



HAL
open science

Impacts de différents traitements sylvicoles sur la diversité et la dynamique spatiale et temporelle d'un peuplement ligneux en forêt dense semi-caducifoliée : étude expérimentale sur le dispositif de Mbaïki (République Centrafricaine)

Olivia Semboli

► **To cite this version:**

Olivia Semboli. Impacts de différents traitements sylvicoles sur la diversité et la dynamique spatiale et temporelle d'un peuplement ligneux en forêt dense semi-caducifoliée : étude expérimentale sur le dispositif de Mbaïki (République Centrafricaine). Sciences agricoles. Université de Picardie Jules Verne, 2017. Français. NNT : 2017AMIE0015 . tel-03651028

HAL Id: tel-03651028

<https://theses.hal.science/tel-03651028>

Submitted on 25 Apr 2022

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.

Thèse de Doctorat

*Mention Sciences Ecologiques
Spécialité Ecologie, Evolution et Biodiversité*

présentée à *l'Ecole Doctorale en Sciences Technologie et Santé (ED 585)*

de l'Université de Picardie Jules Verne

par

Olivia SEMBOLI

pour obtenir le grade de Docteur de l'Université de Picardie Jules Verne

*Impacts de différents traitements sylvicoles sur la diversité et
la dynamique spatiale et temporelle d'un peuplement
ligneux en forêt dense semi-caducifoliée. Etude
expérimentale sur le dispositif de Mbaïki
(République Centrafricaine)*

Soutenue le 12 janvier 2017, après avis des rapporteurs, devant le jury d'examen :

M. P. COUTERON, Directeur de Recherche IRD

Rapporteur

M. B. HERAULT, Chercheur HDR, Université Guyane

Rapporteur

M. M. AUBERT, Professeur

Examinateur

M^{me} H. HOREN, Maître de Conférences

Examinatrice

M^{me} D. CLOSSET-KOPP, Maître de Conférences HDR

Co-directrice

M. G. DECOCQ, Professeur HDR

Directeur de thèse

Dédicace

A ma mère, feu Georgette SEYA,

Remerciements

Ne dit-on pas qu'une thèse n'a qu'un seul auteur ! Seulement nul succès n'est possible sans la contribution des Hommes et nul mérite ne peut s'envisager en dehors des opportunités créées par les Hommes. Que toutes les personnes, qui de loin ou de près ont contribué à la réalisation de ce travail trouvent ici, l'objet de ma reconnaissance et gratitude.

Je remercie tout d'abord mes encadrants, le Pr. Decocq Guillaume et le Dr. Closset-Kopp Déborah pour leur participation à l'élaboration de mon travail de thèse, son suivi durant ces 4 années. Merci pour votre disponibilité, votre patience, vos compétences et conseils constructifs.

J'exprime mes remerciements au Pr. Couteron Pierre et au Dr. Hérault Bruno pour l'intérêt qu'ils ont porté à mon travail, en acceptant d'être les rapporteurs de cette thèse. Merci au Pr. Aubert Michaël d'avoir accepté de participer au jury de la thèse.

Je remercie le Cirad-Forêt, par le biais du Dr. Gourlet-Fleury Sylvie, qui a mis à notre disposition la base de données du dispositif de Mbaïki. Merci au Dr. Gourlet-Fleury Sylvie pour son encouragement et ses conseils.

Merci au projet d'Appui à la Recherche Forestière (ARF) et ses partenaires financiers (AFD (Agence Française de Développement), CIRAD (Centre de coopération Internationale en Recherche Agronomique pour le Développement), ICRA (Institut Centrafricain de Recherche Agronomique), MEFCPE (Ministère centrafricain des Eaux et Forêts, Chasse, Pêche, chargé de l'Environnement), SCAC/MAE (Service de Coopération et d'Actions Culturelles) et SCAD (Société Centrafricaine de Déroulage), et les équipes de terrain du dispositif de Mbaïki qui ont participé à la récolte et la mise en forme des données.

Merci au Pr. Bombo Yongo Olga Diane pour m'avoir donné goût à la recherche scientifique et qui, bien que cela ne soit pas officiel, a co-encadré mes travaux de thèse.

Merci à Lenoir Jonathan pour sa patience et son aide précieuse et capitale dans l'analyse des données par le biais du logiciel R.

Merci à l'Université de Bangui pour cette opportunité qu'elle m'a accordée. Ce projet de thèse s'inscrit dans le cadre du partenariat entre l'Université de Picardie Jules Verne et celle de Bangui.

Merci, Beina Denis, pour les conseils que tu m'as donnés au début de ma thèse, les discussions et la relecture du manuscrit.

Merci, aux membres de l'Unité EDYSAN, pour leur accueil et la bonne ambiance. Particulièrement à Gallet-Moron Emilie, Berquin Frédéric, Horen Helène, Chabrierie Olivier, Wasof Safaa, Hattab Tarek, Chideh Saïda et tous les autres (stagiaires, doctorants et post-doctorants) pour leur accueil, les échanges (scientifiques, historiques, culturels) et bons moments passés ensemble.

Merci aux familles Pakoua et Goma-Ballo pour leur accueil pendant mon séjour en France.

Merci aux collègues de la Faculté des Sciences de l'Université de Bangui pour leur encouragement et soutien moral.

Merci à ma famille, mon père, mes sœurs et frères qui m'ont soutenue moralement et ont bien pris soin de ma fille pendant mes absences. Merci à Marosia, qui a été compréhensive en supportant mes absences.

Merci aux amis et connaissances, qui, de près ou de loin, m'ont soutenue moralement.

Les résultats des analyses spatiales obtenus l'ont été avec le concours des moyens de la plateforme de Modélisation et Calcul Scientifique (MeCS) de l'Université de Picardie Jules Verne.

Cette thèse a bénéficié d'une aide financière du gouvernement français par le biais du Service français de coopération et d'action culturelle (SCAC) de l'Ambassade de France à Bangui (Centrafrique).

Résumé

La gestion durable des forêts tropicales et la conservation de la biodiversité sont des enjeux majeurs, qui ne peuvent être atteints que par une meilleure connaissance du fonctionnement et de la résilience de ces écosystèmes. L'objectif de cette étude, conduite sur le dispositif permanent de Mbaïki (RCA), est d'évaluer l'effet de deux traitements sylvicoles (coupe sélective; coupe sélective + délianage) sur la diversité et la dynamique des peuplements arborescents ($\text{dbh} \geq 9,55 \text{ cm}$) en forêt dense semi-caducifoliée. Après s'être assuré que les parcelles sans traitement pouvaient effectivement servir de témoin, nous avons entrepris des études démographiques (mortalité, recrutement, croissance et survie) et des analyses spatiales uni- (relations intraspécifiques) et bi-variées (relations interspécifiques) sur le peuplement global et 37 espèces abondantes. La diversité spécifique des arbres a également été quantifiée. Nos résultats montrent que les deux types de traitement n'influencent significativement ni la diversité spécifique, ni la mortalité au sein du peuplement. L'intensité du recrutement et la croissance individuelle sont négativement et positivement corrélées, respectivement, à l'intensité de perturbations. L'hétérogénéité environnementale induite par les perturbations (trouées) impacte significativement les patrons de distribution spatiale des espèces arborescentes con- et hétérospécifique, avec des effets espèce- et site-dépendants, sans altérer significativement la diversité spécifique aux différentes échelles spatiales testées. Globalement, nos résultats montrent la grande résilience des peuplements à l'exploitation extensive.

Abstract

To achieve sustainable management and biodiversity conservation of tropical forests, a better understanding of the functioning and resilience of these ecosystems is still needed. This study aims to evaluate the impact of two silvicultural treatments (selective cutting; selective cutting + liana poisoning) on the diversity and dynamics of $\geq 9.55 \text{ cm dbh}$ -tree communities in a semi-deciduous tropical forest. Once verified that unmanaged plots can be used as controls, we implemented demographic studies (mortality, recruitment, growth, survival) and uni- (intraspecific interactions) and bi-variate (interspecific interactions) spatial analyses on the entire tree community and 37 abundant species. We also measured tree species diversity. Our results show that both treatments altered neither species diversity, nor tree mortality. The recruitment rate and radial growth decreased and increased, respectively, with increased disturbance intensity. Disturbance-induced environmental heterogeneity (gaps) significantly altered tree spatial patterns, both within and between species, an effect which was often species- and site-dependent but without impacting tree species diversity at any of the spatial scale assessed. Overall, our results demonstrate the high resilience of tree communities to a moderate management intensity.

Table des matières

Chapitre 1 : Introduction	1
1.1 Pourquoi la diversité des forêts tropicales africaines (FTA) est-elle inférieure à celle des deux autres massifs ?.....	2
1.2 Autres particularités des FTA	4
1.3 Théories expliquant la diversité des forêts tropicales	4
1.3.1 Théorie de la niche.....	5
1.3.2 Théorie neutraliste	6
1.4 Pourquoi les analyses spatiales ?.....	6
1.5 Contexte et objectifs de la thèse.....	12
Chapitre 2 : Site d'étude	16
2.1 Caractéristiques biophysiques.....	16
2.2 Végétation et faune.....	19
2.3 Contexte socio-économique.....	20
2.4 Dispositif expérimental et méthodes	23
2.4.1 Le dispositif forestier permanent de Mbaïki (DFPM)	23
2.4.2 La base de données du CIRAD-Forêt.....	26
2.4.3 Eléments généraux pour les analyses des données.....	27
2.4.3.1 Quantification de l'intensité des perturbations.....	27
2.4.3.2 Caractérisation des espèces étudiées.....	29
Chapitre 3 : Les dispositifs permanents à long terme permettent-ils d'obtenir des données diachroniques fiables ?	31
Chapitre 4 : Peut-on distinguer les effets respectifs de l'hétérogénéité environnementale, de la dispersion limitée et des interactions interspécifiques dans la distribution spatiale des espèces à l'échelle locale ?	52
4.1 Introduction.....	52
4.2 Méthodologie	60
4.3 Résultats et discussion.....	62
4.4 Conclusion	67
Chapitre 5 : L'effet des perturbations sur la démographie et la distribution spatiale des espèces impacte-t-il la diversité des ligneux ?	69
5.1 Impact de l'exploitation et la dévitalisation sur les processus démographiques d'un peuplement forestier africain	71
5.1.1 Introduction	71
5.1.2 Méthodologie.....	72
5.1.3 Résultats et Discussion	77
5.1.3.1 Courbe rang-abondance	77
5.1.3.2 Démographie et croissance sur l'ensemble des arbres du dispositif.....	78
5.1.3.3 Démographie et croissance par espèce.....	79
5.1.3.4 Analyses de survie	85
5.1.4 Conclusion.....	90

5.2 Les perturbations modifient les relations spatiales intra- et interspécifiques sur le dispositif de Mbaïki	94
5.2.1 Introduction	94
5.2.2 Méthodologie.....	95
5.2.2.1 Analyse univariée	95
5.2.2.2 Analyse bivariée	98
5.2.3 Résultats et discussion	99
5.2.3.1 Analyse univariée	99
5.2.3.2 Analyse bivariée	107
5.2.3.3 Relation entre démographie et structure spatiale des espèces	109
5.2.4 Conclusion.....	110
5.3 Les modifications spatiales ne modifient pas la diversité des ligneux à une échelle fine	117
5.3.1 Introduction	117
5.3.2 Méthodologie.....	117
5.3.3 Résultat et discussion.....	118
5.3.4 Conclusion.....	118
Chapitre 6 : Discussion générale, perspectives et conclusion	124
Bibliographie	128
Annexes	143

Liste des tableaux

Tableau 1.1: Cadre hiérarchique pour les processus influençant la biodiversité (Willis et Whittaker, 2002).

Tableau 1.2 : Principales hypothèses proposées pour expliquer la coexistence des espèces en forêts tropicales (Wright, 2002).

Tableau 1.3 : Théories reliant la richesse spécifique aux patrons spatiaux des espèces (Wang et al., 2015).

Tableau 2.4.1 : Intensité de perturbation pour chaque parcelle.

Tableau 2.4.2 : Espèces d'arbre pour lesquelles les analyses ont été réalisées.

Tableau 4.1 : Relations interspécifiques entre les espèces *i*, *j* et *M. cecropioides* dans la parcelle témoin de Boukoko 1.

Tableau 4.2 : Relations interspécifiques entre les espèces *i*, *j* et *M. cecropioides* dans la parcelle témoin de Boukoko 2.

Tableau 4.3 : Relations interspécifiques entre les espèces *i*, *j* et *M. cecropioides* dans la parcelle témoin de La Lolé.

Tableau 5.1.3.1 : Taux de mortalité (*m*), recrutement (*r*) et croissance diamétrale (RG) annuel moyen (1987-2011) par parcelle.

Tableau 5.1.3.2 : Résultat des GLM (GLM($y \sim \Delta G$)) pour toutes espèces confondues.

Tableau 5.1.3.3 : Sorties du GLM par essence.

Tableau 5.1.3.4 : Valeurs de risque relatif (IC 95%), des coefficients et *p* pour les différentes variables.

Tableau 5.1.3.5 : Estimation de la probabilité de survie selon la méthode de Kaplan-Meier (toutes espèces confondues).

Tableau 5.1.3.6 : Valeurs de risque relatif (IC 95%), des coefficients et *p* pour les différentes variables sur les deux intervalles de temps 1987-1998 et 1999-2011.

Tableau 5.1.3.7: Valeurs des coefficients et seuil de significativité pour les différentes variables sur l'intervalle de temps 1987-2011.

Tableau 5.1.3.8: Valeurs des coefficients et seuil de significativité pour les différentes variables sur les intervalles de temps 1987- 1998 et 1999-2011.

Tableau 5.2.1 : Processus ponctuels utilisés et paramètres.

Tableau 5.2.2 : Résultats du GLM.

Tableau 5.2.3 : Synthèse diachronique des relations spatiales bivariées.

Liste des figures

Figure 1.1 : Les trois bassins forestiers tropicaux (mongabay.com).

Figure 1.2 : Emplacement des refuges forestiers au cours des régressions forestières (aires quadrillées) survenue entre 2500 et 2000 ans BP. Le fond de la carte présente l'état actuel des différents biotopes (forêts et savanes) de l'Afrique centrale (Maley, 2001).

Figure 1.3 : Localisation des dispositifs de recherche suivis en totalité ou en partie par le CIRAD-Forêt en Afrique tropicale humide (Favrichon et al., 1998).

Figure 1. 4 : Représentation schématique du rôle de la structure spatiale dans la dynamique d'un peuplement forestier (Goreaud, 2000).

Figure 1.5 : Évolution probable de la mortalité et de la croissance au cours du développement ontogénique pour un arbre (Janzen, 1970 ; Connell, 1971).

Figure 2.1.1 : Carte géologique simplifiée (d'après Boulvert, 1996).

Figure 2.1.2 : Topographie de la région de Mbaïki.

Figure 2.1.3 : Variation quinquennale de la pluviosité à Boukoko.

Figure 2.1.4 : Exemples de profils pédologiques du dispositif de Mbaïki.

Figure 2.2 : Carte phytogéographique de la République Centrafricaine (Boulvert, 1986).
 Figure 2.3.1 : Séchage des grains de café (Semboli, 2012).
 Figure 2.3.2 : Quelques champignons de la Lobaye : *Termitomyces schimperi* (Bouakombèlé en issongo) à gauche et *Termitomyces robustus* (Saii) à droite (Kouagou, 2014).
 Figure 2.3.3 : Feuilles de *Gnetum* sp. (à gauche) et écorce de *Khaya anthoteca* (à droite).
 Figure 2.4.1 : Pancarte à l'entrée de Boukoko 1 (Semboli, 2013).
 Figure 2.4.2 : Arbres marqués à 1,30 m de hauteur et numérotés pour le suivi du dbh (Beina, 2011).
 Figure 2.4.3 : Localisation et présentation du dispositif de Mbaïki. En vert foncé, les zones tampon (50 m de large) et en vert clair, les parcelles (200 x 200 m) divisées en 4 carrés d' 1ha (Beina, 2011).
 Figure 2.4.4 : Repère orthonormé placé au sud-ouest d'une parcelle de 4 ha pour l'obtention des coordonnées (x1,y1) et (x2,y2) des points (arbres) N1 et N2.
 Figure 2.4.5 : Variation de la surface terrière moyenne pour les 3 traitements.

Figure 4.1 : Les trois principaux modes de distribution spatiale.
 Figure 4.2 : Feuillage de *M. cecropioides*.
 Figure 4.3 : Schéma explicatif des types de relation spatiale interspécifique en forêt.
 Figure 4.4 : Principaux processus sous-jacents aux relations spatiales interspécifiques.
 Figure 4.5 : Arbre de décision considérant les possibilités d'interactions entre le couple (i,j) d'espèces quelconques et *Musanga cecropioides*, ainsi que les possibles interprétations afin de distinguer l'effet trouées des interactions entre espèces.
 Figure 4.6 : Du peuplement réel à la liste d'arbres et au semis de points (extrait de Goreaud, 2000).
 Figure 4.7 : Courbe de O_{12} (en trait noir) de *Musanga cecropioides* (espèce 1) vs. *Angylocalyx pynaertii* (espèce 2).
 Figure 4.8 : Cartes des relations entre un couple d'espèces et *M. cecropioides* sur la parcelle (200 x 200m) témoin de Boukoko 1 (a) et (b), et de la Lolé (c) et (d).

Figure 5.1.1 : Compétitions asymétrique et symétrique.
 Figure 5.1.3.1 : Courbes rangs-abondances ajustées selon le modèle de Zipf-Mandelbrot.
 Figure 5.1.3.2 : Courbe de survie pour l'ensemble du peuplement.

Figure 5.2.1 : Courbe du *O-ring* univarié (en trait noir).
 Figure 5.2.2 : Schéma explicatif des variables construites à partir des courbes de fonction $O_{12}(r)$ (en bleu).
 Figure 5.2.3 : Exemple de structure spatiale en analyse univarié. Courbe *O-ring* (en trait noir) suivant les 4 modèles pour l'espèce *Musanga cecropioides* dans la parcelle exploitée de Boukoko 2 pour l'année 1998.
 Figure 5.2.4 : Exemple de structure spatiale en analyse univarié. Courbes *O-ring* (en trait noir) suivant les 4 modèles et réel pour l'espèce *Eribroma oblongum* dans la parcelle exploitée de Boukoko 2 pour l'année 1998.

Figure 5.3.1 : Courbes de raréfaction à l'échelle de 25 x 25 m.
 Figure 5.3.2 : Courbes de raréfaction à l'échelle de 50 x 50 m.
 Figure 5.3.3 : Courbes de raréfaction à l'échelle de 75 x 75 m.
 Figure 5.3.4 : Courbes de raréfaction à l'échelle de 100 x 100 m.
 Figure 5.3.5 : Courbes de raréfaction à l'échelle de 200 x 200 m.

Liste des abréviations

CUNED : Conférence des Nations Unies sur l'Environnement et le Développement,
 FTA : forêts tropicales africaines
 DFPM : dispositif forestier permanent de Mbaïki
 dbh : diameter at breast height (diameter à hauteur de poitrine)

Chapitre 1 : Introduction

Les forêts tropicales sont considérées comme les musées de la diversité (Leigh et al., 2004). Cependant, elles font face à des menaces telles que la surexploitation, le changement d'utilisation des terres, la pollution, le changement climatique, ou l'introduction d'espèces envahissantes. Elles sont localisées, pour la plupart, dans des pays pauvres, dont le développement économique ne peut être conçu sans l'exploitation de leurs ressources naturelles. En plus d'être un réservoir de biodiversité, les forêts tropicales jouent un rôle crucial dans la régulation du climat, la protection des sols... Elles procurent également à la population nourriture, matériel de construction et constituent une source de revenu. Conscient de leur importance pour la biodiversité et la population humaine, ainsi que des menaces qui pèsent sur elles, le sommet de la CUNED (Rio de Janeiro 1992) a abouti au concept de gestion durable des forêts tropicales (un des objectifs de la Convention sur la diversité biologique). Mais pour la plupart de ces pays, un obstacle à la mise en œuvre d'une gestion durable est le manque de connaissances sur la biodiversité, le fonctionnement des écosystèmes, ainsi que leur réponse aux perturbations naturelles et anthropiques (Sheil et Burslem, 2003 ; Réjou-Méchain et al., 2008 ; Parmentier et al., 2007 ; Obame, 2015).

On distingue trois grands bassins forestiers tropicaux (figure 1.1) : l'Amazonie (Amérique latine), le Bassin du Congo (Afrique) et le Bornéo-Mékong (Asie). Les forêts tropicales sont considérées comme des écosystèmes complexes, car composées de nombreuses espèces animales et végétales en interaction entre elles et avec leur environnement. En plus de cette diversité, elles présentent une structure très hétérogène. Cette diversité, naturellement, varie d'un continent à un autre. Celle des forêts du Bassin du Congo est élevée, mais reste inférieure à celle des deux autres massifs forestiers tropicaux : une parcelle d'un hectare en forêt tropicale africaine peut contenir entre 50 et 90 espèces d'arbres de plus de 9,55 cm de diamètre à hauteur de poitrine (dbh) alors qu'une parcelle équivalente en forêt tropicale amazonienne ou asiatique peut contenir 390 espèces (Valencia et al., 2004 ; Vande Weghe, 2004 ; Condit et al., 2005 ; Parmentier et al., 2007). Aussi, le taux d'endémisme y est également élevé.

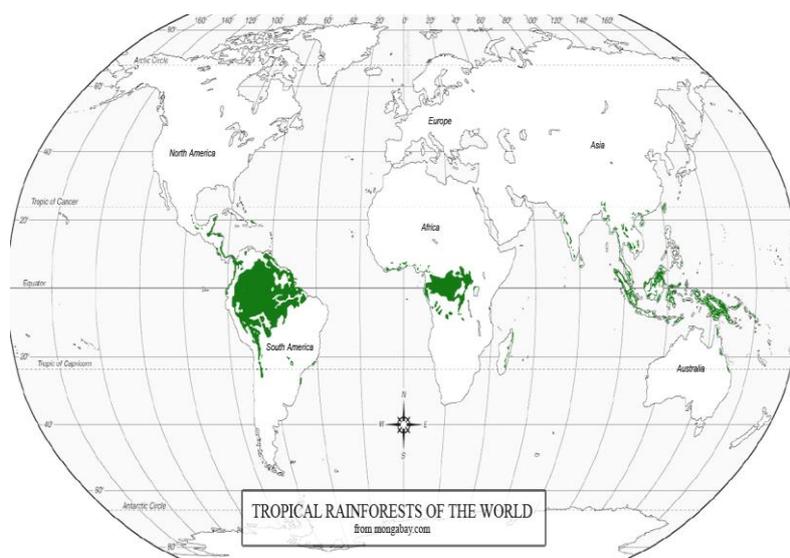


Figure 1.1 : Les trois bassins forestiers tropicaux (mongabay.com)

1.1 Pourquoi la diversité des forêts tropicales africaines (FTA) est-elle inférieure à celle des deux autres massifs ?

Suivant les échelles spatiales et temporelles, différents facteurs influencent la diversité (Tableau 1.1, Willis et Whittaker, 2002, Hamer et Hill, 2000 ; Condit et al., 2002). Les perturbations sont mises en avant pour expliquer la fluctuation de la diversité à l'échelle locale.

Tableau 1.1: Cadre hiérarchique pour les processus influençant la biodiversité (Willis et Whittaker, 2002)

Spatial scale	Scale of species richness	Environmental variables predominantly responsible	Temporal scale at which processes occur
Local scale	Species richness within communities, within habitat patches	Fine-scale biotic and abiotic interactions, e.g., habitat structure, disturbance by fires, storms	Processes occurring on time scales of ~ 1-100 years
Landscape scale	Species richness between communities; turnover of species within a landscape	Soils, altitude, peninsula effect	Processes occurring on time scales of ~ 100-1000 years
Regional scale	Species richness of large geographical areas within continents	Radiation budget and water availability, area, latitude	Processes occurring over the last 10.000 years, i.e., since end of last glacial
Continental scale	Differences in species lineages and richness across continents	Aridification events, glacial/interglacial cycles of the Quaternary, mountain-building episodes, e.g., Tertiary uplift of the Andes	Processes occurring over the last 1-10 million years
Global scale	Differences reflected in the biogeographical realms, e.g., distribution of mammal families between continents	Continental plate movements, sea-level change	Processes occurring over the last 10-100 million years

Les différences de richesse spécifique entre ces 3 massifs forestiers tropicaux s'expliquent par les contraintes évolutives et les facteurs historiques : la faible diversité des FTA est un héritage de l'histoire géologique et biogéographique du continent et des fluctuations climatiques passées (Balmford, 1996 ; Wiens et Donoghue, 2004 ; Corlett et Primack, 2006 ; Parmentier et al., 2007 ; Kissling et al., 2012). Les écosystèmes forestiers tropicaux sont soumis à des perturbations naturelles et anthropiques ayant d'importantes conséquences sur la biodiversité. Les perturbations sont considérées comme des mécanismes de maintien de la diversité en forêt tropicale (Connell, 1978). L'augmentation de la diversité est plus attribuée à l'effet des perturbations naturelles passées, auquel se rajoute l'effet des perturbations anthropiques, telles que l'exploitation forestière (Saxon, 1990 ; Sheil et Burlem, 2003 ; Cordonnier, 2004). Des études géologiques ont montré que pendant environ 80 millions d'années (après l'éclatement du Gondwana, à la fin du Mésozoïque), l'Afrique a été complètement isolée des autres masses continentales et c'est pendant cette période que la plupart des familles et espèces actuelles sont apparues (Vande Weghe, 2004). Ce n'est qu'au Miocène (il y a 18 millions d'années) que l'Afrique est à nouveau entrée en contact avec d'autres masses continentales. Aussi, entre 3000 et 2500 ans BP (avant le présent), il a été

observé une modification de la végétation. Dans les zones tropicales, cette modification s'est traduite par une régression du couvert forestier au profit de la savane avec l'apparition des essences héliophiles (Assi-Kaudjhis et al., 2010). Cette modification de la végétation est essentiellement liée aux changements climatiques passés, en particulier l'épisode d'aridification survenue au cours du 3ème millénaire BP contemporain des périodes glaciaires des zones tempérées. Cette période d'aridification fut beaucoup plus marquée en Afrique tropicale que sur les deux autres continents : la superficie des FTA aurait été réduite de plus de 80%, contrairement à celle du Bassin d'Amazonie qui n'a diminué que de moitié (Bergonzini, 2015). Les forêts tropicales se seraient maintenues par le biais de « refuges forestiers » dispersés dans les zones tropicales (figure 1.2) (Maley, 2001 ; Maley et Brenac, 1998 ; Assi-Kaudjhis et al., 2010). Ces refuges auraient été le siège de la diversification des espèces par des phénomènes de spéciation. Maley (2001) suggère que le maintien d'une humidité atmosphérique élevée (supérieure à 80 %), favorisé par l'abaissement marqué des températures, a joué un rôle crucial dans la mise en place des refuges forestiers. Aussi, la topographie peu variée du continent africain n'a pas offert beaucoup de possibilités de zones de refuges contrairement à celle des deux autres continents. Le retour des conditions humides favorables (dès 2000 ans BP) a été caractérisé par une reconquête forestière, restaurant le couvert initial (Maley, 2001). Cette reconquête fut accompagnée d'une augmentation de la diversité spécifique, avec un déplacement de la composition floristique vers un pôle héliophile (Molino et Sabatier, 2001 ; Beina, 2011). Toutefois, ce regain forestier n'a pas été synchrone entre les différents secteurs, probablement à cause de leur position par rapport aux refuges forestiers (Maley et Brenac, 1998 ; Maley, 2001).

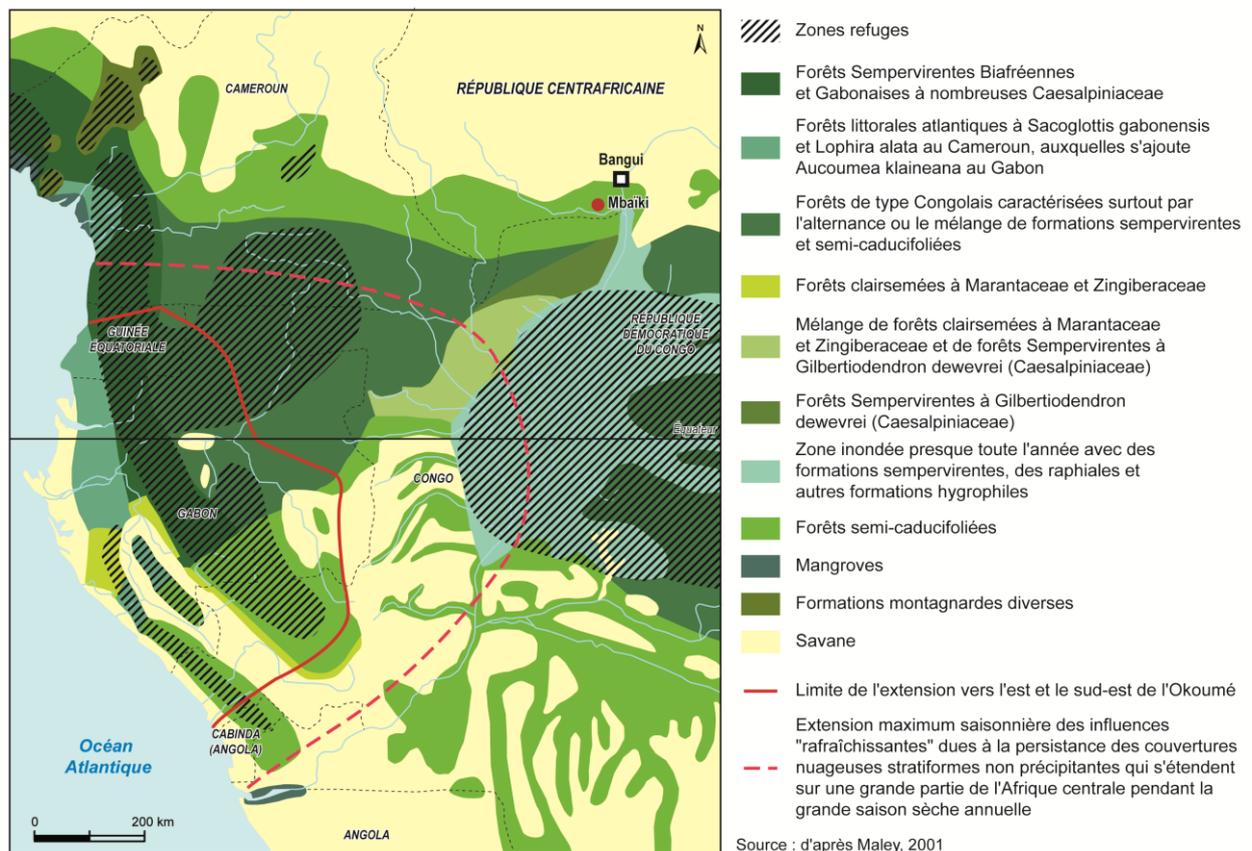


Figure 1.2 : Emplacement des refuges forestiers au cours des régressions forestières (aires quadrillées) survenue entre 2500 et 2000 ans BP. Le fond de la carte présente l'état actuel des différents biotopes (forêts et savanes) de l'Afrique centrale (Maley, 2001 modifié).

Notons aussi, que l'ouverture et la régression de la forêt dues aux variations climatiques auraient favorisé la migration bantoue vers l'Afrique australe (Schwartz, 1992 ; Elega et al., 1996, Oslisly et al., 2013). Des traces de pratiques de la culture du mil (*Pennisetum glaucum*) dans la forêt d'Afrique centrale vers 2200 ans BP ont été retrouvées (Neumann et al., 2011 ; Oslisly et al., 2013). Cette culture nécessite une saison sèche prolongée et est particulièrement pratiquée dans les zones de savane. Ceci constitue une preuve de l'occupation de certaines zones tropicales aujourd'hui forestières par la savane pendant la période d'aridification (figure 1.2).

1.2 Autres particularités des FTA

Certains auteurs argumentent que les perturbations passées ont éliminé les espèces les plus vulnérables, rendant ainsi certains biomes plus résistants aux changements climatiques actuels (Balmford, 1996). De nombreuses études sur les effets du changement climatique passé sur la biodiversité ont prouvé que les FTA sont plus résilientes que les deux autres massifs forestiers. Ceci est lié, non seulement à l'impact du changement climatique passé sur la biodiversité, mais aux fortes perturbations anthropiques auxquelles les FTA étaient soumises et à l'augmentation globale de la concentration atmosphérique en CO₂ (Nicholson, 2000 ; Elega et al., 2000 ; Corlett et Primack, 2006 ; Brncic et al., 2007 ; Brncic et al., 2009 ; Willis et al., 2013 ; Gourlet-Fleury et al., 2013).

Une autre particularité des FTA est que les perturbations naturelles auxquelles elles sont soumises sont quasiment limitées aux chablis, contrairement à leurs homologues d'Amérique latine et d'Asie qui, elles, sont soumises à diverses perturbations naturelles de plus grande ampleur (cyclones, incendies, inondations, insectes ravageurs, glissements de terrain...).

Pour expliquer la grande diversité des forêts tropicales, qui semble aller à l'encontre du principe d'exclusion compétitive, de nombreuses théories ont été évoquées (Wright, 2002 ; Blanc et al., 2003 ; Leigh et al., 2004 ; Condit et al., 2005).

1.3 Théories expliquant la diversité des forêts tropicales

Le principe d'exclusion compétitive (Gause, 1934) stipule que deux espèces présentant les mêmes exigences écologiques ne peuvent coexister indéfiniment car la plus compétitive finira par exclure l'autre à plus ou moins long terme. La diversité des forêts tropicales n'est plus à démontrer : plus d'un millier d'arbres coexistent sur une parcelle de 0,52 km² à Bornéo ou de 0,25 km² en Equateur (Wright, 2002). Palmer (1994) recense plus de 100 mécanismes (dépendant de l'échelle d'investigation ; Flores, 2005) qui empêchent ou retardent l'exclusion compétitive en forêt tropicale, et les regroupent autour de six conditions requises pour l'exclusion compétitive. Les principales hypothèses de coexistence des espèces ont été groupées autour de ces six conditions par Wright (2002) : chacune des conditions nécessaires à l'exclusion compétitive est enfreinte par un ou plusieurs mécanismes (tableau 1.2).

Tableau 1.2 : Principales hypothèses proposées pour expliquer la coexistence des espèces en forêts tropicales (Wright, 2002)

The competitive exclusion principle	
Given a suite of species, interspecific competition will result in the exclusion of all but one species	
Conditions of the competitive exclusion principle	Hypotheses that violate the condition
(1) Rare species are not favored demographically	Janzen-Connell hypothesis (Janzen 1970; Connell 1971) ; Compensatory mortality (Connell et al. 1984)
(2) Species have the opportunity to compete	Recruitment limitation (Hubbell et al. 1999) ; Low understory densities (this review)
(3) (a) The environment is temporally constant	Regeneration niche or Gap dynamics (Grubb 1977; Denslow 1987)
(b) The environment has no spatial variation	Many authors (reviewed by Sollins 1998; Svenning 2001)
(4) Time has been sufficient to allow exclusion	Dynamic equilibrium (Huston 1994) and Intermediate disturbance (Connell 1978)
(5) Growth is limited by one resource	Chance population fluctuations (Hubbell 1979) Nutrient resource ratios (Ashton 1993; Tilman and Pacala 1993)
(6) There is no immigration	Mass effects (Stevens 1992)
Corollary:	
The greater the degree to which these conditions are broken, the greater the number of species that can coexist	

Pour expliquer cette diversité à l'échelle de la communauté (locale), deux grandes théories, qui semblent réconciliables (John & al., 2007 ; Réjou-Méchain et al., 2011) ont été construites: la théorie de la niche et la théorie neutraliste.

1.3.1 Théorie de la niche

Cette théorie se fonde sur le postulat que les espèces sont différentes entre elles car chacune d'elles occupe une niche écologique déterminée au sein de laquelle elle est la meilleure compétitrice pour une ressource donnée (lumière, eau, nutriments).

Selon Hutchinson (1957), la niche est définie comme un hypervolume à n dimensions, où chaque dimension (ou axe de la niche) correspond à une ressource ou une condition environnementale, au sein de laquelle une espèce est capable de se maintenir durablement. A partir de cette définition, une distinction est faite entre la niche fondamentale et la niche réalisée. La niche fondamentale fait référence à la gamme de conditions environnementales dans lesquelles une espèce peut théoriquement persister indéfiniment. Dans un écosystème forestier, il existe des relations positives (facilitation) et négatives (compétition, prédation) qui peuvent respectivement étendre ou restreindre la gamme de conditions environnementales dans lesquelles une espèce peut se développer : cela constitue la niche réalisée. Le sous-ensemble de la niche de l'espèce qui concerne les processus de germination, de production et de dispersion de diaspores dans le temps et dans l'espace constitue la niche de régénération.

Sous cette hypothèse, les espèces occupent différents habitats (niches). La compétition interspécifique, qui se solde par la partition du milieu en fonction de la nature et du niveau des ressources (Blanc et al., 2003), est considérée comme un mécanisme fondamental à la

coexistence des espèces. Cette partition de l'espace est liée à l'hétérogénéité du milieu, qui offre des conditions variables favorables à des espèces différentes dans l'espace et dans le temps (Chesson, 2000). Les facteurs de cette hétérogénéité spatio-temporelle du milieu sont la topographie, le pH du sol et la perturbation qui crée des trouées dans la canopée. Occupant différentes niches, les espèces végétales ne se répartissent pas au hasard. Ce qui veut dire que les espèces sont adaptées à survivre dans un environnement approprié, en utilisant les ressources disponibles (Illian et Burslem, 2007). En déterminant les conditions favorables à l'installation et à la survie d'une espèce, l'environnement constitue un filtre qui régit la structure d'une communauté (Keddy, 1992). On distingue les filtres abiotiques (climat, perturbations, ressources...), des filtres biotiques (qui agissent par le biais des interactions avec les autres espèces pour les ressources disponibles telles que l'eau, les nutriments, la lumière). L'apparition d'une « super-espèce » qui serait plus compétitive sur tous les axes de la niche est empêchée par l'existence de corrélations inverses entre les différents traits de vie et les fonctions biologiques. Compte tenu des connaissances limitées sur l'écologie de la plupart des espèces, la validation de cette théorie semble n'être que partielle (Blanc et al., 2003).

1.3.2 Théorie neutraliste

Proposée par Hubbell (2001), cette théorie suppose que l'apparition ou la disparition d'une espèce au sein d'une communauté est sous contrôle de processus stochastiques. Elle rejette l'existence de niches et met l'accent sur des processus stochastiques tels que la mortalité, la dispersion, la spéciation pour expliquer la coexistence des espèces partageant les mêmes types de ressources (Chase et Myers, 2011). Pour Hubbell et al. (1999), c'est la limitation de la dispersion qui est le mécanisme fondamental de la coexistence des espèces. L'absence ou la présence d'une espèce dans un écosystème ne serait pas due à sa préférence pour des conditions environnementales particulières mais plutôt à son succès de dispersion.

1.4 Pourquoi les analyses spatiales ?

Considérés comme des écosystèmes complexes, la détermination et la caractérisation des processus fondamentaux de la dynamique des peuplements forestiers tropicaux ne semblent pas évidentes. Or, de ces informations dépend la mise en place de règles de gestion appropriées. Afin d'assurer un suivi à long terme des processus dynamique et de comprendre la réponse des essences aux perturbations, de nombreux dispositifs expérimentaux ont été installés dans les forêts tropicales (Favrichon et al., 1998) dont celles d'Afrique (figure 1.3). Mais ils ont été diversifiés et renforcés ces dernières années (Picard et Gourlet-Fleury, 2008). Ces dispositifs permettent de constituer les bases de données indispensables à l'étude des mécanismes impliqués dans la dynamique forestière.

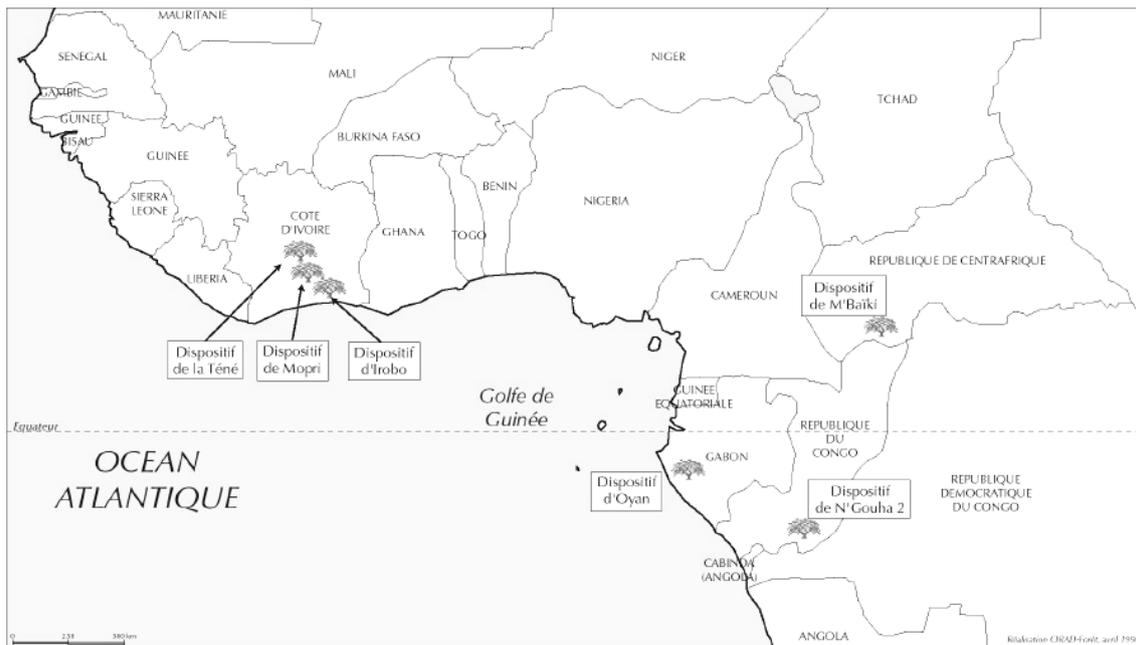


Figure 1.3 : Localisation des dispositifs de recherche suivis en totalité ou en partie par le CIRAD-Forêt en Afrique tropicale humide (Favrichon et al., 1998).

Depuis Rio (1992), la gestion des forêts tropicales repose sur des plans d'aménagement. Afin de garantir une gestion durable, des modifications sont continuellement apportées aux plans d'aménagement des forêts tropicales. Seulement, l'amélioration de ceux-ci requiert une meilleure compréhension de l'organisation et du fonctionnement de ces écosystèmes, ainsi que de leur réponse aux perturbations. Pour les FTA, les connaissances sur l'autoécologie des espèces qui les composent, leur dynamique ainsi que leur structure spatiale sont limitées. La dynamique est principalement étudiée par le biais de trois processus que sont le recrutement, la croissance et la mortalité. Ces derniers constituent trois processus naturels qui déterminent la structure, la composition et la biodiversité d'un peuplement forestier (Comita et al., 2010). Aussi, l'équilibre entre les deux premiers et la mortalité permet d'évaluer la durabilité écologique et économique d'une exploitation forestière (Borden, 2003 ; Lines et al., 2010). Mais les sous-jacents à ces processus ne sont pas bien cernés, d'autant plus qu'ils varient d'une région à une autre et aussi entre les espèces. De nombreuses études ont montré que l'analyse de la structure spatiale du peuplement forestier constituait non seulement un outil de description, mais aussi une approche mécanistique indirecte de la dynamique. L'étude de la structure spatiale des arbres fournit des informations sur l'environnement local autour de chaque arbre, facteur déterminant de l'expression des processus naturels (mortalité, recrutement croissance). La structure spatiale permet d'identifier les mécanismes qui expliquent la coexistence des espèces et le maintien de la diversité en forêts tropicales (Condit et al., 2000 ; Wiegand et al., 2007). Ainsi, la compréhension des mécanismes sous-jacents constitue une clé pour la gestion durable (Goreaud, 2000 ; Boyden, 2005 ; Pommerening, 2006). L'analyse spatiale fournit des informations importantes pour la compréhension des mécanismes de maintien de la diversité dans les écosystèmes forestiers (Goreaud, 2000 ; Shen et al., 2009 ; Wang et al. 2010 ; Lin et al. 2011 ; Cheng et al., 2012). La nature de la répartition spatiale d'une espèce est une réponse aux caractéristiques clés de son cycle de vie et de ses interactions avec son environnement (figure 1.4, Condit et al., 2000 ; Goreaud, 2000 ; Russo et al., 2005). L'environnement comprend les facteurs biotiques (les pollinisateurs, agents pathogènes et herbivore) et

abiotiques (géologie, topographie, climat). Aussi, l'installation et le développement des recrues dans cet écosystème sont déterminés en grande partie par la structure spatiale des gros arbres présents et la variation des facteurs biophysiques (Haase et al., 1996 ; Goreaud et al., 1999).

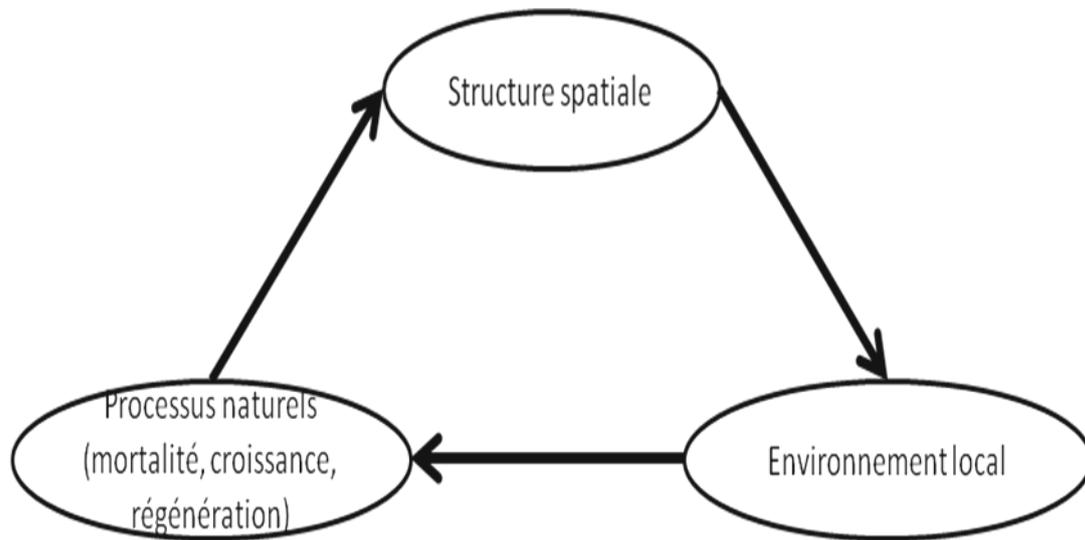


Figure 1. 4 : Représentation schématique du rôle de la structure spatiale dans la dynamique d'un peuplement forestier (Goreaud, 2000).

De nombreuses études ont été réalisées sur la structure spatiale des espèces ligneuses en forêt tropicale, mais elles ont surtout concerné les forêts américaines et asiatiques (Collinet, 1997 ; He et al., 1997 ; Condit et al., 2000 ; Dessart et al., 2004 ; Lin et al., 2011 ; Lin et al., 2013 ; Zhu et al., 2013 ;...). La majorité de ces études spatiales n'a concerné que les relations intraspécifiques (analyses univariées, Collinet, 1997 ; Traissac, 2003). Les relations interspécifiques (analyses bivariées) sont moins étudiées (Ledo, 2015). Aussi, ces études se sont focalisées sur des espèces commerciales (e.g., *Pericopsis elata* (Nnanga Mbenga, 2009 ; Boyemba, 2011), *Vouacapou americana* (Traissac, 2003 ; Traissac et Pascal, 2014), *Guarea thompsonii* (Shalufa et al., 2014),...) ou les espèces abondantes (Do Thi et al, 2016).

Les analyses spatiales univariées permettent de rechercher l'existence d'une association positive (attraction) ou négative (répulsion) entre les individus conspécifiques (i.e., appartenant à une même espèce) si la densité des points (chaque point représentant un individu géoréférencé) de cette espèce à une distance r d'un point (individu) quelconque de cette même espèce est respectivement plus ou moins élevée que ce qui est prédit sous l'hypothèse nulle d'une distribution aléatoire. Les travaux disponibles ont montré que la plupart des espèces en forêt tropicale présentaient une distribution spatiale agrégée (au moins 50 % des essences étudiées ; Traissac, 2003) à différentes échelles variant d'une espèce à une autre et d'une région à une autre (Collinet, 1997 ; He et al., 1997 ; Plotkin et al. 2000 ; Plotkin et al. 2002 ; Condit et al., 2000 ; Traissac, 2003 ; Dessart et al., 2004 ; Wiegand et al., 2007 ; Masumbuko et al., 2008 ; Li et al., 2009 ; Boyemba, 2011 ; Hakizimana et al., 2011 ; Réjou-Méchain et al., 2011 ; Fonton et al., 2012 ; Traissac et Pascal, 2014 ; Cuma et al., 2014 ; Shalufa et al., 2014). La répartition régulière est soit inexistante, soit rare. L'agrégation d'arbres conspécifiques constitue un processus qui favoriserait la coexistence de plusieurs espèces en réduisant l'exclusion compétitive. Dans la littérature, ce phénomène d'agrégation

est attribué principalement à deux mécanismes : les variations environnementales et la dispersion limitée des diaspores (Nathan et Muller-Landau 2000, Plotkin et al., 2000 ; Harms et al., 2001 ; Potts et al., 2002 ; Wiegand et al., 2007 ; Zhu et al., 2013). Ces deux mécanismes sont évidemment liés aux théories de la niche et neutraliste. Sous l'hypothèse de la niche, l'hétérogénéité de l'habitat (e.g., topographie, pH du sol) offre une variété d'habitats (niches) à différentes espèces, ce qui gouverne la distribution spatiale des espèces, car les individus d'une même espèce n'occuperont que les habitats qui leur sont favorables. De nombreuses études ont mis en évidence l'effet des variations environnementales (Nathan et Muller-Landau 2000, Plotkin et al., 2000 ; Harms et al., 2001 ; Potts et al., 2002 ; Flores, 2005). Les études ayant mis en évidence le rôle des modes dispersion sur la distribution spatiale des arbres ont montré que les espèces à forte capacité de dispersion présentaient une distribution spatiale aléatoire, contrairement aux espèces à faible capacité de dispersion, qui sont plutôt agrégées (Collinet, 1997 ; Seidler and Plotkin, 2006). De la même manière, des traits de vie tels que le type de fruits et la taille de graines influencent également le patron de distribution des espèces. Cependant, l'importance relative de ces deux mécanismes sur la répartition spatiale diffère entre les communautés et les régions (Harms et al. 2001 ; Dalling et al., 2002 ; Tuomisoto et al., 2003 ; Valencia et al., 2004; Wiegand et al., 2007). L'impact de chaque mécanisme a été testé, pour la majorité des travaux, séparément ; les études analysant leur importance conjointe sur la répartition spatiale sont rares (Lin et al., 2011).

Des analyses spatiales univariées ont également porté sur la répartition spatiale des différents stades de vie ou classes de diamètre (jeune, adulte) de certaines espèces. La majorité de ces études a montré que les juvéniles des espèces d'arbres présentaient une distribution plus agrégée, qui tend à disparaître avec le développement des individus. Les tiges adultes sont moins agrégées ou présentent une distribution aléatoire (Lan et al., 2012 ; Zhu et al., 2013 ; Traissac et Pascal, 2014). Rarement, cette agrégation tend vers une distribution régulière. Mais, Nguyen et al. (2016) n'ont pas observé d'importantes relations entre les tiges de même classe d'âge. La diminution du degré d'agglomération est observée pendant la phase de transition juvénile-adulte et peut être attribuée :

- a) soit à une mortalité liée à la compétition intraspécifique. Sachant que la dispersion limitée conduit à une agrégation des espèces, elle va induire une forte compétition intraspécifique des individus adultes, qui aura pour conséquence une mortalité des individus les moins compétiteurs au sein de la population ;
- b) soit à une mortalité due à la présence de prédateurs et pathogènes spécifiques (hypothèse de Janzen-Connell, 1970). Cette hypothèse, proposée pour expliquer le maintien de la diversité en forêt tropicale, pourrait expliquer la distribution spatiale des arbres (Bagchi et al., 2011 ; Wiegand et al., 2009 ; Comita et al., 2010 ; Lan et al., 2012). Selon ces auteurs, la mortalité des plantules serait plus élevée, d'une part à proximité des arbres parents et, d'autre part, à des endroits de forte densité de plantules d'une même espèce (figure 1.5). Cette mortalité est due aux prédateurs et agents pathogènes spécifiques qui seraient attirés par les fortes densités de plantules autour des arbres semenciers.

Une des conséquences de cette mortalité densité-dépendante (due à la compétition intraspécifique ou à la présence de pathogènes et prédateurs) serait l'espacement des arbres adultes. Autrement dit, à long terme, les arbres adultes d'une espèce se répartiraient de manière régulière. Cet espacement des individus d'une même espèce promouvrait la diversité et la coexistence de plusieurs espèces, car de nouvelles espèces présentant les mêmes

exigences pour l'habitat mais avec différents prédateurs ou pathogènes vont occuper les espaces libres.

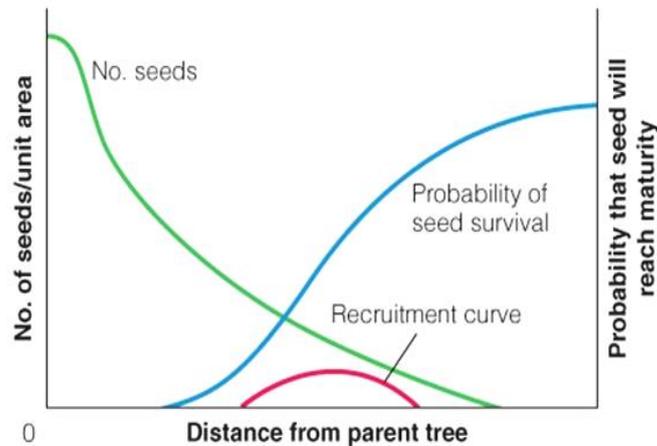


Figure 1.5 : Évolution probable de la mortalité et de la croissance au cours du développement ontogénique pour un arbre (Janzen, 1970 ; Connell, 1971).

Des études récentes ont évalué l'importance relative de ces mécanismes sur la répartition spatiale des arbres (Wiegand et al., 2007 ; Lan et al., 2012 ; Luo et al., 2012 ; Zhu et al., 2013 ; Nguyen et al., 2016). Cependant les conclusions divergent. Certains auteurs mettent en évidence l'importance de l'effet Janzen-Connell (Lan et al., 2012). Zhu et al. (2013) concluent que la diminution du degré d'agrégation serait plutôt due à la compétition qu'à l'effet d'une mortalité densité-dépendante. Pour d'autres encore, les effets conjoints de la variation de l'habitat et la dispersion limitée masquent l'effet Janzen-Connell (Luo et al., 2012 ; Zhu et al., 2013, Nguyen et al., 2016).

D'une manière générale, en analyse spatiale bivariée (analyse de la position relative entre individus de deux espèces distinctes), il existe une association positive (attraction) ou négative (répulsion) entre les espèces 1 et 2 si la densité des points de l'espèce 2 à une distance r des points de l'espèce 1 est respectivement plus ou moins élevée que ce qui est prédit sous l'hypothèse nulle d'une distribution indépendante des individus des 2 espèces. La majorité des études met en évidence l'existence d'associations soit positives entre les populations, qui peut être expliquée (1) par la préférence d'habitats similaires des espèces (Luo et al., 2012) ou (2) par la facilitation (Peters, 2003 ; Lan et al., 2012), soit neutre (Wiegand et al., 2012, Perry et al., 2014). Cette association positive est significative sur de petites échelles et diminue avec la distance. Les associations négatives sont absentes ou rares sur de petites distances et apparaissent sur une distance plus importante (par exemple à partir de 20 m ; Zhu et al., 2013). Pour d'autres auteurs (Luo et al., 2012 ; Wiegand et al., 2012), ce serait plutôt des relations neutres ou nulles qui prédomineraient en forêt tropicale : la faible abondance des espèces pourrait expliquer un tel résultat. Les relations interspécifiques ne seraient significatives que si l'une ou les deux espèces sont abondantes dans la parcelle.

Des études se sont intéressées à la relation existant entre la richesse spécifique et la prévalence de relations entre les espèces : des théories reliant l'abondance aux patrons spatiaux des espèces ont été proposées. Wang et al. (2015) proposent un tableau récapitulatif de ces théories (tableau 1.3). Les espèces rares présentent des patrons spatiaux plus agrégés

que les espèces dont l'abondance est intermédiaire ou forte, et le degré d'agrégation est négativement corrélé à la densité (Condit et al., 2000, Li et al., 2009, Guo et al., 2013). Aussi, les relations entre deux espèces ne sont pas toujours symétriques (Wiegand et al, 2007 ; Luo et al., 2012 ; Lan et al., 2012 ; Nguyen et al., 2016) : la distribution des arbres (points) de l'espèce 2 à une certaine distance r des arbres de l'espèce 1 n'est pas forcément identique à celle des arbres de l'espèce 1 à la même distance r des arbres de l'espèce 2. En outre, Nguyen et al., (2014) montrent que les conditions environnementales des sites peuvent affecter les relations interspécifiques : l'attraction est la relation interspécifique dominante observée sur un site homogène tandis que la répulsion est plus fréquente sur un site hétérogène.

Tableau 1.3 : Théories reliant la richesse spécifique aux patrons spatiaux des espèces (Wang et al., 2015)

Name	Mechanisms	Expectation	References
A) Mechanisms generating nonrandom patterns in placement of species with regard to their biotic neighborhood			
Coexistence theory	Deterministic effects of habitat filtering and species interactions lead to local exclusion of species if stabilizing niche differences are smaller than is needed to overcome relative performance differences.	Species are either surrounded locally by ecologically more similar or more dissimilar species.	Chesson (2000), HilleRisLambers et al. (2012)
B) Mechanisms generating independent placement of species with regard to their biotic neighborhood			
Opposing influences of multiple mechanisms	Particular combinations of ecological processes may erase each other's signature.	Positive and negative interactions with neighbors equilibrate and species appears to be placed independently with regard to their biotic neighborhood.	Kraft and Ackerly (2010), Punchi-Manage et al. (2015)
Neutral theory	All species are functionally equivalent and stochastic births, deaths, and dispersal limitation drive community dynamics.	Species are placed independently with regard to their biotic neighborhood.	Hubbell (2001)
Dilution hypothesis	Large variability among the biotic neighborhoods of individuals of a given species does not allow for directed responses of the species with respect to their biotic neighborhood.	The proportion of species that are placed independently with regard to their biotic neighborhood increases with species richness.	Wiegand et al. (2007b, 2012), Volkov et al. (2009), McGill (2010)
Statistical null expectation	Signals of species interactions are more difficult to detect statistically for species-rich communities because sample sizes for individual species become on average smaller if species richness increases.	The proportion of species showing statistically detectable interactions with their neighbors declines if species richness increases.	Lieberman and Lieberman (2007), Volkov et al. (2009), McGill (2010)
C) Mechanisms that can produce functional equivalence of species			
Diffuse coevolution	Species live and evolve against a highly stochastic and averaged competitive environment of all species within the community that does not allow directional selection for niche differentiation.	Lead to evolutionary convergence on similar strategies and functional species equivalence.	Goldberg and Werner (1983), Hubbell and Foster (1986), Hubbell (2006)
Emergent neutrality	An intricate balance between direct and indirect competition effects allows for coexistence of sufficiently dissimilar species and for transient coexistence of sufficiently similar species.	Competing species self-organize into (transient) groups of species similar in their traits.	Scheffer and van Nes (2006)

Les analyses spatiales bivariées ont surtout concerné les relations spatiales entre les stades de vie d'une espèce (arbres jeunes vs arbres adultes, arbres morts vs arbres vivants) (Pélissier, 1998 ; He et Duncan, 2000 ; Nguyen et al., 2016 ; Zhu et al., 2013). Celles testant les caractères attractifs ou répulsifs de deux espèces sont rares. La difficulté de suivre un grand nombre d'espèces en interaction et l'absence de connaissances sur l'écologie de nombreuses espèces pourraient l'expliquer (Ledo, 2015).

1.5 Contexte et objectifs de la thèse

Afin de rendre pérennes les valeurs économiques, sociales et écologiques des forêts, ces dernières font l'objet, depuis quelques décennies, d'une gestion qui repose sur des plans d'aménagement forestier. Cependant, les connaissances sur la diversité, l'autoécologie des essences et la réponse aux perturbations des forêts tropicales d'Afrique Centrale en général et de la Centrafrique en particulier, sont rares ou limitées (Parmentier et al., 2007; Réjou-Méchain et al., 2008). Ce qui constitue une limite à la mise en place d'une gestion durable au sein des pays d'Afrique tropicale (Godoy, 1992 ; Sheil et Burslem, 2003 ; Parmentier et al., 2007 ; Réjou-Méchain et al., 2008). Cette gestion nécessite de pouvoir prédire l'évolution du peuplement en fonction de différents types de perturbations (naturelles et anthropiques).

Les forêts du Bassin du Congo constituent, par leur superficie, le second bloc forestier après l'Amazonie et demeurent l'un des blocs les moins fragmentés (Verhegghen et al., 2012). La déforestation y est relativement faible par rapport aux deux autres massifs forestiers tropicaux, mais cela n'exclut pas que les menaces demeurent. Les principales causes de la déforestation sont multiples et varient entre les trois continents et, sur un même continent, ces causes n'ont pas la même ampleur d'une région à une autre. La déforestation dans le Bassin du Congo est surtout due à la pression démographique, l'agriculture sur brûlis, l'exploitation artisanale du bois d'œuvre, la collecte de bois de feu, l'exploitation forestière... (de Wasseige et al., 2014). En Centrafrique, contrairement à d'autres pays de la sous-région (Gabon, République du Congo), l'exploitation forestière n'est pas considérée comme le principal facteur de la déforestation en raison des faibles densités d'exploitation, limitées à quelques essences de valeur commerciale (de Wasseige et al., 2014). La forêt fermée centrafricaine couvre 15 % du territoire (Billand, 2008). Elle se répartit en deux sous-ensembles forestiers : la forêt de Bangassou, localisée dans le sud-est, et celle du sud-ouest. La déforestation y est relativement faible (de Wasseige et al., 2014). L'exploitation forestière industrielle n'est pratiquée que dans la forêt du sud-ouest (3 800 000 ha). Cette forêt de production a été délimitée en Permis d'Exploitation et d'Aménagement (PEA) attribués à des sociétés forestières. Presque 72% des permis forestiers sont exploités conformément à des plans d'aménagement dans le cadre de la gestion durable. Mise en application au début des années 2000 dans les forêts du Bassin du Congo, ces plans d'aménagement présentent des limites (Picard et Gourlet, 2008), car les connaissances acquises à ce jour ne sont pas suffisamment détaillées pour permettre une prise de décision pertinente sur la gestion durable des forêts. Aussi, ils doivent être adaptés au contexte socio-économique de chaque pays. Aussi, des études ont montré que dans le Bassin du Congo, l'exploitation pratiquée est d'intensité très faible pour assurer la régénération des espèces commerciales (Makana et Thomas, 2005 ; Doucet et al., 2009 ; Beina, 2011).

Les perturbations constituent un moteur de la dynamique et de la diversité en forêt tropicale. Elles provoquent une hétérogénéité environnementale dans le temps et l'espace, et induisent des mécanismes essentiels au maintien de la biodiversité (Sheil et Burslem, 2003). Les écosystèmes forestiers sont touchés par une grande variété de perturbations pouvant être d'origine naturelle (cyclones, tempêtes, ouragans, incendies, sécheresse...) ou anthropique (exploitation forestière ou minière, feu...). L'exploitation forestière crée des trouées dans le couvert forestier, à l'origine d'une hétérogénéité spatio-temporelle de la lumière. La distribution de la lumière, facteur environnemental essentiel à la croissance et à la survie des plantes, et moteur de la dynamique forestière, impacte le patron de régénération des essences

forestières. La régénération des arbres s'effectue principalement au sein de ces zones qu'Oldeman (1983) qualifie d'éco-unités. Du fait du rôle de la lumière dans la régénération et la croissance des arbres, Hawthorne (1995) propose trois tempéraments (*regeneration guilds*) : les espèces pionnières (e.g., *Musanga cecropioides*), les héliophiles non pionnières (e.g., *Entandrophragma cylindricum*) et les espèces tolérantes à l'ombre (e.g., *Garcinia smeathmanii*). Les premières présentent un optimum de germination des graines et de croissance de plantules dans les trouées, une durée de vie limitée (quelques décennies) ; leurs graines peuvent conserver le pouvoir germinatif pendant plusieurs années et constituer une banque abondante dans le sol (Blanc et al., 2003). Les deuxièmes, qui sont intermédiaires entre les deux autres, présentent certaines caractéristiques des pionnières mais elles ont une croissance moins rapide et une durée de vie plus longue. Les dernières comprennent les espèces tolérant l'absence de lumière, que l'on retrouve dans toutes les strates.

De nombreuses études se sont intéressées à l'impact de différents régimes d'exploitation forestière sur la diversité et la dynamique des espèces en forêt tropicale (Chapman et Chapman, 1997 ; Bedel et al., 1998 ; Fuhr et al., 1998 ; Mbae et al., 2010 ; Duah-Gyamfi et al., 2014). Les travaux portant sur la diversité mettent en évidence un faible impact de l'exploitation sur la biodiversité de Mbaïki (Beina, 2011 ; Gourlet-Fleury et al., 2013). Les travaux de Gourlet-Fleury et al. (2013) montrent que les forêts de Mbaïki sont résilientes aux traitements sylvicoles plus de 20 ans après leur mise en œuvre. Cependant, Decocq et al. (2014), en comparant la réponse des différentes strates du peuplement aux traitements sylvicoles en terme de diversité spécifique, montrent que l'on ne peut conclure à la résilience de cette forêt en ne considérant que la réponse des arbres adultes (dbh > 9,55 cm) à la perturbation, car celle-ci ne reflète pas celle de toute la communauté (arbres, arbustes, lianes, herbacées). En plus d'initier le renouvellement de la population d'arbres, l'exploitation forestière favorise la prolifération d'essences sans intérêt commercial, de lianes et d'herbacées (Beina, 2011). La prolifération de ces lianes et herbacées pourrait bloquer ou réduire la croissance des arbres à valeur commerciale (Bedel et al., 1998). Les études portant sur la dynamique en Centrafrique (plus précisément sur le dispositif de Mbaïki) sont celles réalisées par Bedel et al. (1998). Elles ont porté uniquement sur la dynamique d'essences commerciales et commercialisables et sur la période 1982-1995. Bedel et al. (1998) observent des taux de recrutement et de croissance plus élevés dans les parcelles perturbées qu'en parcelles témoins (sans intervention humaine) et, ceci, pendant les cinq premières années qui ont suivi l'application des traitements. Aussi, l'exploitation seule favorise la régénération d'espèces à caractère héliophile.

En Afrique, des analyses spatiales ont été réalisées au Cameroun (Hardy et Sonké, 2004), en Ouganda (Lawes et al., 2008), en République Démocratique du Congo (Boyemba, 2011 ; Kumba et al., 2013 ; Cuma et al., 2014), au Burundi (Havyarimana et al., 2013) et en Centrafrique (Réjou-Méchain et al., 2011). Elles ont surtout concerné la distribution spatiale d'une seule espèce (des espèces commerciales telles que *Pericopsis elata*, *Guarea thompsonii*...). Les conclusions ne font pas l'unanimité. Hardy et Sonké (2004) concluent que la dispersion limitée explique mieux la distribution agrégée des espèces que la variabilité d'habitat. Pour Réjou-Méchain et al. (2011), la variation environnementale explique mieux les patrons de distributions des espèces à l'échelle régionale. Boyemba (2011) considère l'agrégation des individus de l'espèce *Pericopsis elata* comme résultant de l'effet conjoint de la dispersion limitée et de l'hétérogénéité des habitats. Peu d'études ont été réalisées sur la structure spatiale des espèces d'arbres du dispositif de Mbaïki, à l'exception de l'étude de Branchereau (2009). Son étude a porté sur l'importance de la limitation de dispersion sur la distribution spatiale des arbres en parcelles témoins du dispositif de Mbaïki. Ce dernier

montre que bien que la proportion d'espèces agrégées soit faible sur le dispositif, la majorité des espèces d'arbres montrent une distribution agrégée sur au moins une des parcelles et met en évidence l'importance de la dispersion limitée sur le dispositif. Aussi, l'effet des perturbations sur la distribution spatiale des espèces n'a encore fait l'objet d'aucune étude à notre connaissance. Les relations spatiales entre deux espèces, de type attraction ou répulsion, ont été considérées dans la majorité des cas comme des interactions entre espèces. Elles n'ont pas été liées à la présence de trouées dans la canopée (Plotkin et al., 2000). Le mode de dispersion majoritaire en forêt tropicale est la zoochorie. Cependant, il a été constaté une raréfaction de la faune aux alentours de Mbaïki, plus précisément des mammifères du fait de la chasse excessive (Branchereau, 2009 ; Beina, 2011). Sur le dispositif de Mbaïki, la topographie est plane et les sols homogènes sur l'ensemble des parcelles. L'hétérogénéité environnementale est principalement due aux trouées dans la canopée. Il serait important de connaître la distribution des espèces sur le dispositif de Mbaïki ainsi que les mécanismes les générant. A partir de là, les objectifs de cette thèse sont de :

- décrire la dynamique du peuplement et analyser l'impact des perturbations anthropiques (exploitation forestière et traitement sylvicole) sur la dynamique ;
- décrire les patrons spatiaux des espèces et en déduire les mécanismes qui en sont à l'origine ;
- évaluer l'impact des perturbations sur la répartition spatiale des espèces et, donc, sur la diversité spécifique.

Les questions traitées sont les suivantes :

- 1) Quels sont les biais liés à la mise en place du dispositif expérimental ?
- 2) Quels sont les impacts de l'exploitation forestière sur la dynamique, à long terme, du peuplement arborescent ?
- 3) Quels sont les patrons spatiaux de distribution des espèces abondantes du dispositif ?
- 4) Existe-t-il une distribution spatiale non aléatoire des individus d'une espèce au stade adulte ?
- 5) Le mode de dispersion des espèces et/ou l'hétérogénéité environnementale créée par les trouées peuvent-ils expliquer la structure spatiale des populations d'arbres ?
- 6) Comment évolue la répartition spatiale des espèces au cours du temps et en fonction des perturbations ?
- 7) Les modifications des patrons spatiaux impactent-elles la diversité du cortège ligneux ?

La présente thèse est subdivisée en six chapitres. L'introduction constituait le premier chapitre ; elle proposait une description générale des forêts tropicales en mettant l'accent sur leur diversité spécifique, qui varie d'un continent à l'autre, ainsi que les causes de cette variation et de la déforestation. Les principales théories expliquant les mécanismes de coexistence des espèces ainsi que l'intérêt des analyses spatiales pour l'étude de la dynamique du peuplement ont été décrits.

Le chapitre 2 qui suit est consacré à une description générale du site d'étude, du dispositif de Mbaïki et des méthodes générales d'analyses.

Le chapitre 3, dont l'objectif est de tester la fiabilité des parcelles témoins considérées comme référence, permet de répondre à la question 1.

Le chapitre 4, dont l'intérêt est de distinguer l'effet de la variabilité de l'habitat de celui de la dispersion limitée, donne des réponses à la question 6.

Dans le chapitre 5, il est question d'évaluer l'effet des traitements sur la dynamique forestière par le biais de l'étude démographique (question 2), des analyses spatiales (questions 3, 4 et 5) et enfin il s'agira d'identifier les effets des perturbations anthropiques sur la diversité (question 7).

La synthèse des résultats, la discussion générale et les perspectives sont présentées dans le dernier chapitre.

Chapitre 2 : Site d'étude

L'étude a été conduite dans le massif forestier de Mbaïki, localisé dans la préfecture de la Lobaye (3°90' N, 17°93' E) en Centrafrique et, plus particulièrement, sur le dispositif expérimental installé à environ 15 km au sud-ouest de la ville de Mbaïki, dans les forêts de Boukoko et de La Lolé. Considérées comme représentatives des forêts de ce secteur biogéographique, ces zones ont été classées en aires protégées d'intérêt scientifique sous le nom de « Forêt classée de Lolé » (Lanly, 1966).

2.1 Caractéristiques biophysiques

Géologie : Géologiquement le plateau de Boukoko est composé de grès quartzite précambrien (figure 2.1.1) (Boulvert, 1996 in Gourlet-Fleury et al., 2010). Ceci confère à cette région un caractère acide très contrasté avec les formations carbonatées localisées à l'est de Mbaïki.

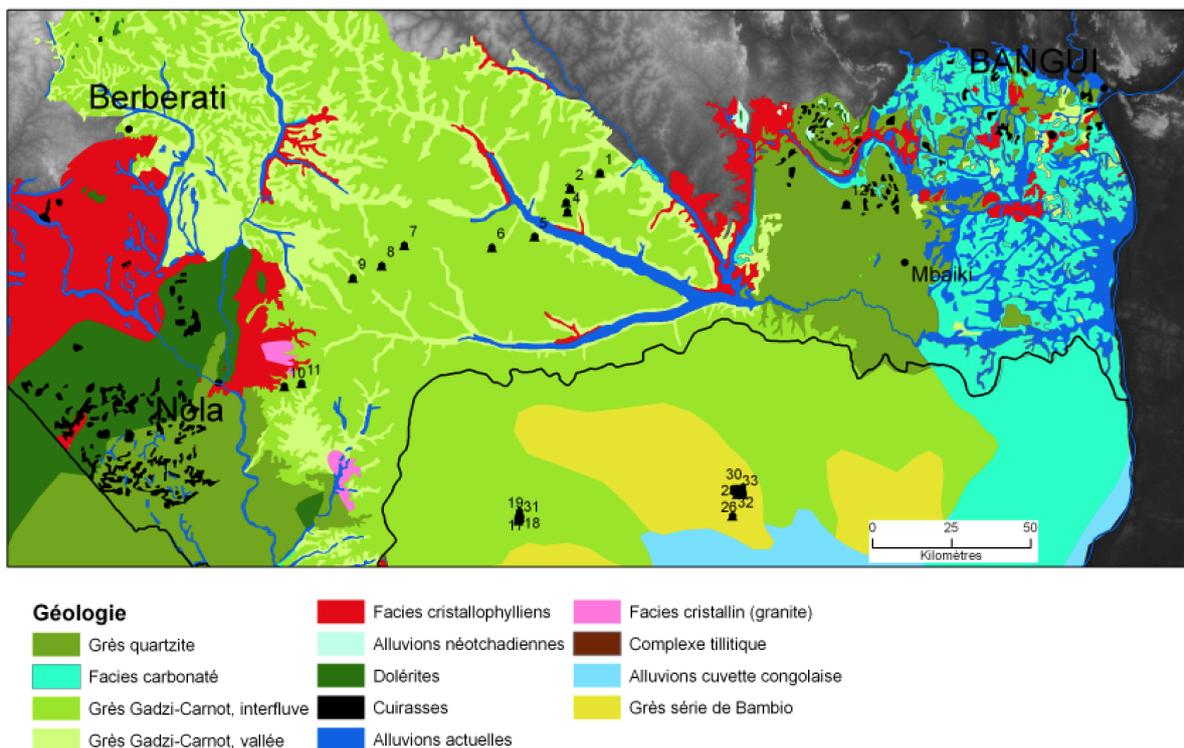


Figure 2.1.1 : Carte géologique simplifiée (d'après Boulvert, 1996 in Gourlet-Fleury et al., 2010)

Relief : La topographie est généralement plane. La forêt de Mbaïki est localisée sur le plateau de Boukoko (figure 2.1.2) dont l'altitude varie entre 500 et 600 m. Il est entaillé de plusieurs cours d'eau qui forment des vallées plus ou moins profondes. Au sein du dispositif étudié, ces dénivelés n'excèdent pas 20-30 m.

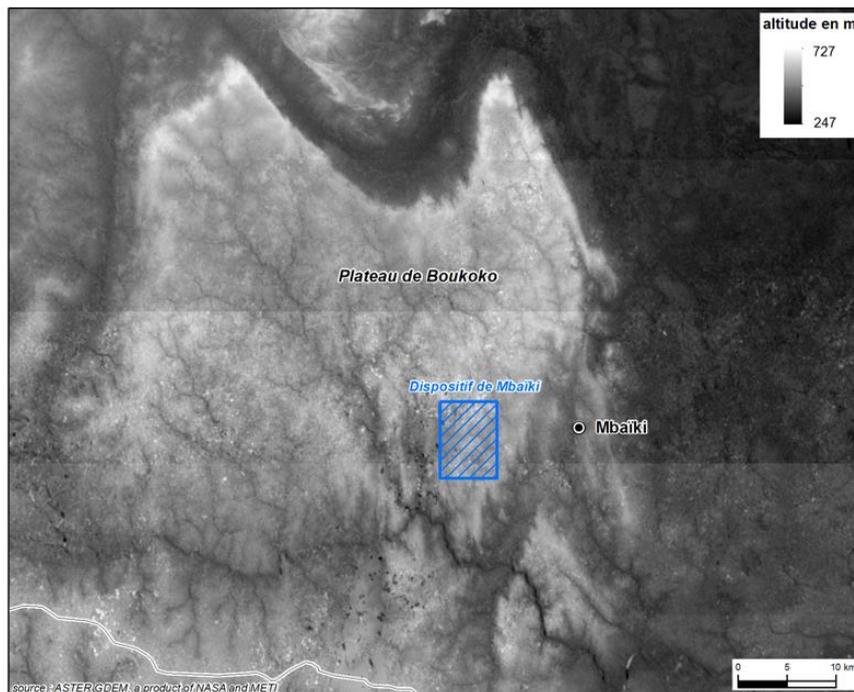


Figure 2.1.2 : Topographie de la région de Mbaiki

Climat : La région est dominée par un climat de type guinéen forestier, marqué par une saison sèche qui peut durer 3 à 4 mois (Novembre à Février) et une saison pluvieuse (8 à 9 mois). La température moyenne est de 24,9 °C pour des extrêmes allant de 19 °C à 31 °C et la pluviosité moyenne est de 1738 mm à Boukoko. Beina (2011) constate que la pluviosité a connu une baisse graduelle d'environ 43 mm de pluie en moyenne tous les 5 ans de 1970 à 1994, soit sur une période de 24 ans centrée sur 1982, année de mise en exploitation de quelques parcelles du dispositif (Figure 2.1.3).

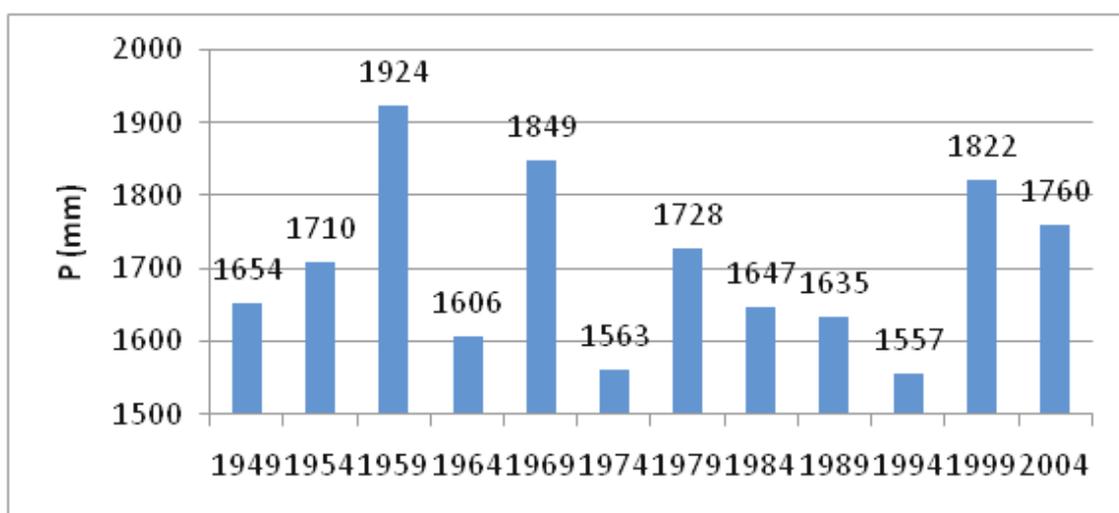


Figure 2.1.3 : Variation quinquennale de la pluviosité à Boukoko (Données de la station météorologique de l'Institut Centrafricain de Recherche Agronomique (ICRA) de Boukoko). On note une baisse de 1970 à 1994, soit douze ans avant et douze ans après la mise en place du dispositif de Mbaiki. (Beina, 2011)

Pédologie : Les sols développés sur ces grès quartzites sont majoritairement des sols ferrallitiques rouges moyennement à fortement désaturés (Ceccato et al., 1992) et

correspondent aux ferralsols selon la classification WRB (IUSS, Working Group WRB, 2015). La carte pédologique (Boulvert, 1983) montre également des sols à caractères hydromorphes temporaires ou permanents associés au réseau hydrographique ainsi que des sols ferrallitiques ocres. Enfin, la couverture pédologique est parfois absente, laissant la roche mère à l’affleurement (Boulvert, 1983).

Un ensemble de fosses pédologiques et sondages tarière réalisé sur le dispositif de Mbaïki permet de décrire la variabilité locale de ces sols (Gourlet-Fleury et al., 2010) (figure 2.1.4) :

- les sols ferrallitiques sont majoritairement rouge sombre, mais parfois ocre selon la nature des oxydes de fer présents (hématite ou goethite respectivement). Ces différences traduisent une légère variabilité de quantité et taille des sables induisant un caractère plus drainant et sec dans les sols rouges que dans les ocres ;
- malgré ces couleurs très contrastées, les données physico-chimiques varient peu, les pH sont dans les deux cas inférieurs à 5, les CEC sont très faibles (< 5) et désaturées. Du fait d’une rapide minéralisation, les teneurs en carbone organique avoisinent 1% ;
- si les sols sont majoritairement épais et permettent globalement d’atteindre des profondeurs d’enracinement de 2 m, la présence de la roche mère, d’un horizon riche en quartz ou riche en graviers de cuirasse réduit localement cette profondeur d’enracinement à 50 voire 25 cm.

Ainsi globalement, l’hétérogénéité des sols semble avant tout reposer sur leurs épaisseurs et leurs capacités de rétention d’eau. L’état actuel des connaissances suggère au contraire que les propriétés physico-chimiques varient peu.



Figure 2.1.4 : Exemples de profils pédologiques du dispositif de Mbaïki : sols ferrallitiques profonds rouge (1, 2, 3, 4, 5 et 9) ou ocre (6 et 7) et sols peu profonds (8, 10, 11 et 12). Une boîte retournée correspond à un blocage tarière, une boîte vide non retournée correspond à un arrêt décidé du sondage (Gourlet-Fleury et al., 2010)

2.2 Végétation et faune

D'après Boulvert (1986), la ville de Mbaïki se trouve dans le centre régional d'endémisme Guinéo-Congolais (figure 2.2).

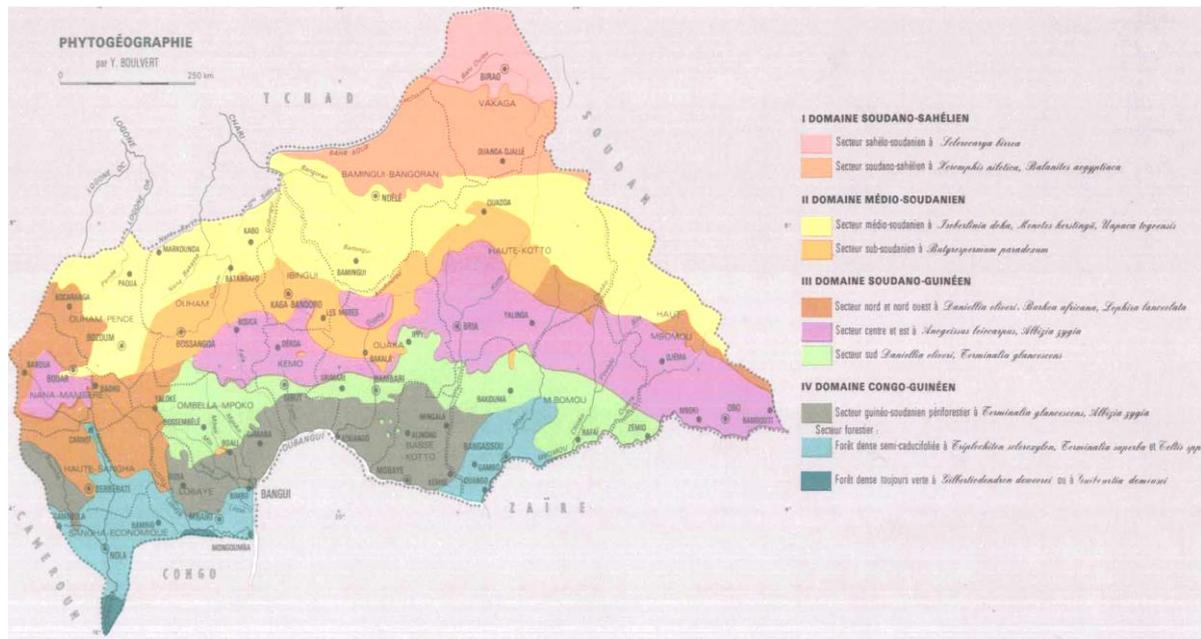


Figure 2.2 : Carte phytogéographique de la République Centrafricaine (Boulvert, 1986)

La végétation est constituée d'une forêt dense humide semi-décidue dont la canopée est dominée par les espèces des familles d'Ulmaceae, Malvaceae, Meliaceae, Sapotaceae (Aubreville in Beina, 2011). La présence en abondance des arbres des genres *Entandrophragma*, *Austranella* et *Manilkara* montre que c'est une forêt de caractère primaire, mais qui comporte de nombreuses espèces caractéristiques de forêts secondaires, telles que *Ricinodendron heudelotii* et *Pycnanthus angolensis*. Aussi, la composition floristique de cette forêt est-elle caractérisée par les espèces *Celtis zenkeri*, *Staudtia kamerounensis* var. *gabonensis*, *Coelocaryon preusii*, *Garcinia punctata*, *Carapa procera*, *Dasylepis seretti* (Beina, 2011). Cette forêt fait partie intégrante de la forêt semi-caducifoliée camerouno-congolaise (Vande Weghe, 2004).

Les études paléoécologiques montrent que pendant l'aridification du Würm, non seulement la zone d'étude mais toute la Centrafrique était recouverte de savanes (figure 1.2). L'occupation de ce territoire par des essences de savane, couplée aux activités humaines (qui ont été plus importantes en Afrique que sur les deux autres continents) expliquerait la dominance de la canopée de cette forêt par des espèces pionnières (Gourlet-Fleury et al., 2013).

Les ouvrages décrivant la faune de la forêt du sud-ouest de la Centrafrique sont rares. Les travaux de recherche relatifs à la faune de la Centrafrique se sont intéressés surtout à celle du Nord (savane), à des fins touristiques, et dans les parcs nationaux et aires protégées. Néanmoins, la population riveraine se plaint du fait qu'elle doit parcourir, de nos jours, des dizaines de kilomètres pour avoir du gibier, alors qu'hier, le gibier pouvait être prélevé juste

derrière sa maison. Beina (2011) a également constaté la raréfaction de la faune aux environs de la ville de Mbaïki, qui est presque réduite aux oiseaux et rongeurs. Les mammifères tels que le céphalophe et le singe sont presque inexistants. Des études ont également constaté l'appauvrissement du gibier à proximité des villages dans la région d'Afrique centrale (Kümpel et al., 2009; Coad et al., 2013).

2.3 Contexte socio-économique

Avec une densité de 12,8 hab/km², la population de Mbaïki est composée des ethnies Mbati (issongo), Ngbaka, Gbaya et des pygmées Aka (peuple minoritaire et originel de la Lobaye). Région de forêt, la Lobaye est appréciée par les exploitants de bois d'œuvre ainsi que des vendeurs de bois de chauffage (exploitation artisanale et informelle). C'est également une région de cultures de rente (café) et vivrières. Malgré la proximité de Bangui, la capitale de la République Centrafricaine, et l'atout d'être le berceau de la plupart des anciens Chefs d'Etat et des hauts cadres, la préfecture de la Lobaye souffre d'un sous-développement chronique caractérisé par l'analphabétisme et la carence en infrastructures socio-économiques de base : manque d'enseignants qualifiés ; routes et pistes rurales dégradées ; rareté des points d'eau aménagés ou, s'ils existent, ils ont été abandonnés à cause d'une contamination par le fer d'origine géologique ; structure sanitaire limitée à un seul centre de santé pour la ville de Mbaïki et les villages environnants ; absence d'aires de séchage (les producteurs de caféier font sécher les grains de café à même le sol chez eux ; figure 2.3), etc.

L'exploitation forestière industrielle, qui a débuté en Centrafrique en 1940, est le premier employeur privé. Elle contribue à hauteur de 10% au PIB national. Elle est dite sélective car limitée à quelques essences de valeur commerciale telles que le sapelli (*Entandrophragma cylindricum*) et à 1 à 2 tiges.ha⁻¹. La forêt est exploitée sur la base de permis d'exploitation et d'aménagement (PEA). Le dispositif de Mbaïki, ainsi que la Réserve de la Biosphère de la Basse Lobaye, font partie du PEA 171 attribué à la Société Centrafricaine de Déroulage (SCAD). Ce PEA dispose d'un plan d'aménagement depuis le 10 juin 2005.

Activité principale de la région avec l'exploitation forestière, l'agriculture (itinérante sur brûlis) a pour but principal de satisfaire les besoins alimentaires familiaux (autoconsommation) et la commercialisation vers les régions déficitaires (ville de Bangui, zones minières telles que Bagandou). Les espèces les plus cultivées sont le caféier, le manioc (*Manihot esculenta*), les bananiers (banane douce et banane plantain), le taro (*Colocasia antiquorum*), l'igname (*Dioscorea sp.*, bien qu'il existe certaines espèces sauvages d'ignames qui poussent à l'état naturel dans la forêt et qui soient plus appréciées par la population), l'arachide (*Arachis hypogaea*), le maïs (*Zea mays*) et certains arbres fruitiers (papayers, manguiers, avocatiers...). De nos jours, on note une baisse de la culture de caféiers qui est fortement concurrencée par la commercialisation des produits forestiers non ligneux (PFNL) tels que les feuilles de kôkô (*Gnetum africanum* et *G. buchholzianum*), les chenilles et la viande de chasse, très prisés par la population centrafricaine. Le rendement faible et la baisse des cours du café sur le plan international pourraient expliquer l'abandon de la culture du caféier : la production est faible car pratiquée sur de petites parcelles et l'outillage (composé de houes, haches et machettes) demeure rudimentaire.

La République Centrafricaine dispose d'un potentiel minier important. En dépit de cela, la contribution du secteur minier dans le développement du pays reste en deçà de ce qui est attendu : seuls l'or et le diamant sont exploités d'une manière artisanale. Cette exploitation est localisée dans de nombreuses villes, dont Mbaïki.



Figure 2.3.1 : Séchage des grains de café (Semboli, 2012)

La cueillette, activité qui emploie le plus de monde, permet la diversification des sources d'alimentation. Les produits de la cueillette peuvent être des plantes ou certains organes des plantes tels que les feuilles de kôkô ou des écorces d'arbre (figure 2.3.3) ou noix d'oléagineux, des insectes (larves de coléoptères, chenilles), du miel, des champignons (figure 2.3.2). Le ramassage des fruits sauvages, dont certains peuvent être consommés pendant le déplacement dans la forêt avec rejet des noyaux ou des graines, contribue à la fois à la réduction du potentiel de régénération et à la dissémination des semences des espèces récoltées. Cependant, les méthodes de récoltes destructrices (pour certains produits forestiers tels que le Gnetum, les chenilles, le miel...) et excessives contribuent à réduire les populations sauvages en dessous du seuil de régénération. Waneyombo-Brachka et Beina (2010) montrent que les modes d'exploitation des produits forestiers non ligneux ne favorisent pas le renouvellement de ces derniers.



Figure 2.3.2 : Quelques champignons de la Lobaye : *Termitomyces schimperi* (Bouakombélé en issongo) à gauche et *Termitomyces robustus* (Saii) à droite (Kouagou, 2014)



Figure 2.3.3 : Feuilles de *Gnetum* sp. (à gauche) et écorce de *Khaya anthoteca* (à droite).

Dans de nombreux pays d'Afrique centrale, la pêche et, surtout, la chasse procurent les principales sources de protéines. La vente des produits de chasse et pêche constituent également une source de revenus pour la population. La chasse est exclusivement réservée aux hommes. Elle est pratiquée toute l'année mais la période favorable est la saison pluvieuse. Les techniques sont diverses et adaptées au comportement et à la taille du gibier. A Mbaïki, la chasse est pratiquée au moyen de pièges à câbles, d'arbalètes et d'armes à feu. A la chasse traditionnelle, pratiquée jadis pour la subsistance, se sont ajoutés depuis quelques années la chasse commerciale, le braconnage et le trafic d'espèces, ce qui a entraîné une raréfaction voire une disparition locale de certaines espèces chassées. La pêche occupe une place modeste au sein de l'économie du pays. Dans cette région, elle est surtout traditionnelle et orientée vers l'autoconsommation. Elle est pratiquée dans les cours d'eau et marigots, surtout par les femmes pendant la saison sèche. Les techniques et matériel de pêche demeurent rudimentaires : nasses, barrage, poison d'origine végétale... Le Tilapia, l'anguille, le silure, la

carpe,... sont les espèces de poissons rencontrées à Mbaïki. Ces produits de pêche sont directement vendus sur place à Mbaïki.

2.4 Dispositif expérimental et méthodes

2.4.1 Le dispositif forestier permanent de Mbaïki (DFPM)

Le DFPM a été mis en place entre mars 1981 et avril 1982 par le Ministère centrafricain en charge des Forêts et de l'Environnement avec l'appui scientifique et technique du CIRAD-forêt de Montpellier et sur financement de la Coopération française (Bedel et al., 1998). Il est localisé dans la forêt classée de la Lolé. Cette forêt est réputée riche en espèces à haute valeur commerciale, en particulier les *Entandrophragma* spp. (Smichtt, 1982). L'objectif initial du dispositif était d'étudier l'impact de traitements sylvicoles (l'exploitation et l'éclaircie par dévitalisation) sur la régénération, la dynamique forestière et la production. Depuis la conférence de Rio (1992), d'autres thématiques ont été abordées, telles que l'effet du changement climatique sur l'évolution des peuplements ainsi que l'effet de l'exploitation forestière sur les stocks de carbone (Ouédraogo, 2011).



Figure 2.4.1 : Pancarte à l'entrée de Boukoko 1 (Semboli, 2010)

Avec celui de la Lopé au Gabon, le DFPM figure parmi les plus anciens dispositifs du Bassin du Congo qui demeurent encore actifs : sa longévité et la qualité du suivi qui y sont réalisés en font un dispositif de référence dans le Bassin du Congo (Picard et Gourlet-Fleury, 2008). Un dispositif similaire existe par ailleurs en Guyane. Le DFPM comprend 10 parcelles de 4 ha réparties en 3 blocs (figure 2.4.2) : deux blocs de 3 parcelles chacun dans la forêt de Boukoko et un bloc de 4 parcelles dans la forêt de Lolé. Chaque parcelle est entourée d'une

zone tampon de 5 ha, soumise aux mêmes types de traitement afin de limiter les biais induits par les phénomènes de bordures. Trois types de traitement sylvicole ont été testés sur ce dispositif : les traitements « témoin » et « exploitation » ont été répétés sur 3 parcelles et le traitement « exploitation-dévitalisation » sur 4 parcelles. Chaque parcelle est divisée en 4 carrés de 1 ha. Dans chaque parcelle, tous les arbres de diamètre à hauteur de poitrine (dbh) supérieur ou égal à 9,55 cm ont été recensés, géoréférencés, déterminés botaniquement et mesurés. Un inventaire est effectué annuellement et les arbres nouvellement recrutés (ayant atteint le dbh de 9,55 cm) sont déterminés, géoréférencés et mesurés également. Tous les résultats des différentes campagnes de terrain sont ensuite saisis dans une base de données du CIRAD-Forêt.



Figure 2.4.2 : Arbres marqués à 1,30 m de hauteur et numérotés pour le suivi du dbh (Beina, 2011)

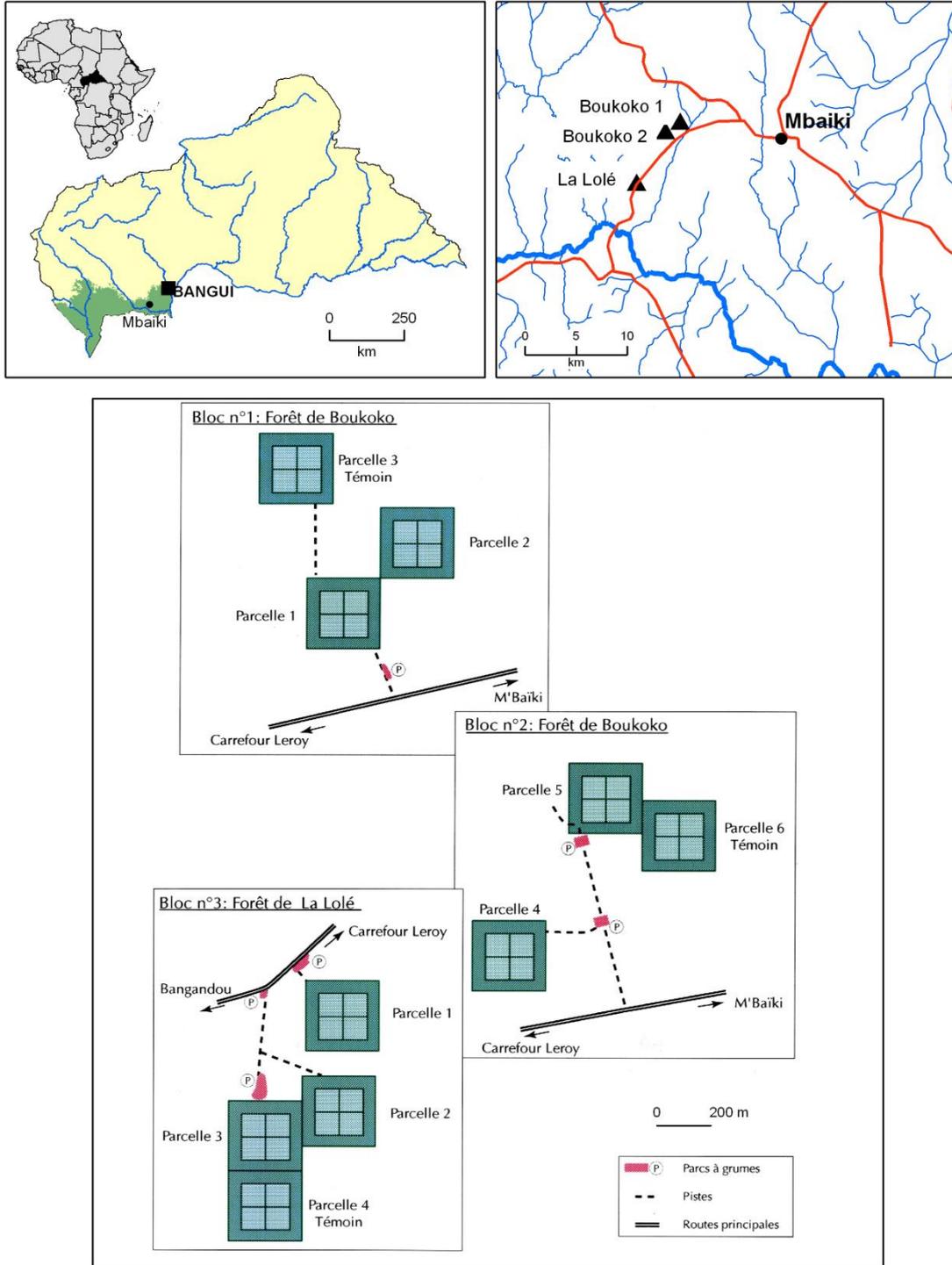
Traitements sylvicoles appliqués

Afin de répondre aux objectifs de départ, deux types de traitements sylvicoles ont été testés :

- Entre juillet 1984 et juin 1985, 7 des 10 parcelles ont fait l'objet d'une exploitation sélective des arbres de diamètre ≥ 80 cm appartenant à 16 espèces commerciales ;
- De juin à juillet 1986, 4 de ces 7 parcelles exploitées ont été en plus soumises à une éclaircie par dévitalisation des arbres de plus de 50 cm de diamètre appartenant aux essences non commerciales mais commercialisables. Ce traitement a été complété par un délianage systématique et, pour la parcelle 2 du bloc 1 de Boukoko, tous les arbres de l'espèce *Musanga cecropioides* ont été éliminés (les petits plants étant arrachés à la main et les plus gros subissant une annélation sans phytocide).
- Les 3 parcelles restantes sont demeurées intactes afin de servir de témoin.

A noter que les parcelles exploitées sont plus riches en espèces commerciales que celles exploitées et dévitalisées (Favrillon, 1997 ; Bedel et al., 1998) : donc l'intensité d'exploitation dans les premières parcelles peut être supérieure à celle dans les secondes (il est difficile de déterminer si la différence entre l'exploitation simple et l'exploitation couplée de la dévitalisation s'explique plutôt par la dévitalisation ou l'intensité moindre de l'exploitation, Bedel et al., 1998).

Dispositif de Mbaïki République Centrafricaine



N. Fauvet CIRAD - UR 105
Septembre 2011

Figure 2.4.3 : Localisation et présentation du dispositif de Mbaïki. En vert foncé, les zones tampon (50 m de large) et en vert clair, les parcelles (200 x 200 m) divisées en 4 carrés d' 1ha. (Beina, 2011)

2.4.2 La base de données du CIRAD-Forêt

La plupart des analyses effectuées dans cette thèse a utilisé des jeux de données préexistants, principalement la base de données du CIRAD-Forêt pour ce dispositif. C'est un tableau de suivi annuel de 37 539 individus pour la période de 1982 à 2011, excepté les années 1997, 1999 et 2001 (absence d'inventaire). Pour chaque individu (arbre de dbh $\geq 9,55$ cm), ce tableau renseigne sur la localisation (la forêt, la parcelle et le carré dans lequel l'individu a été relevé), le numéro unique qui lui a été attribué (identifiant ID qui est marqué à la peinture permanente sur le tronc de l'individu sur le terrain), les coordonnées (x, y), et la circonférence pour chaque année de 1982 à 2011. Un repère orthonormé avec pour origine l'angle sud-ouest de chaque parcelle a été placé (figure 2.4.3). Les deux côtés adjacents du carré sont considérés comme les axes d'un repère orthonormé, avec pour axe des abscisses le côté situé à la droite d'un observateur placé à l'origine et pour axe des ordonnées le côté situé à sa gauche (Beina, 2011). Les coordonnées (x, y) de chaque arbre ont été déterminées en mesurant la distance aux deux bords de la parcelle.

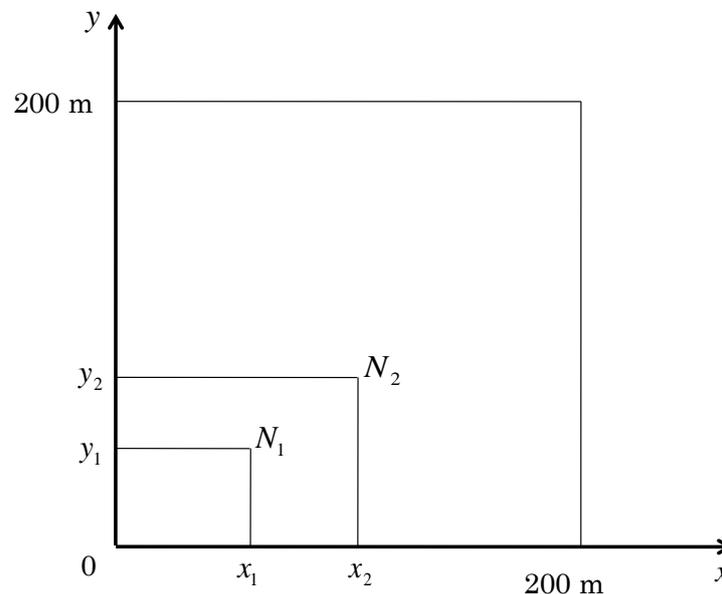


Figure 2.4.4 : Repère orthonormé placé au sud-ouest d'une parcelle de 4 ha pour l'obtention des coordonnées (x₁,y₁) et (x₂,y₂) des points (arbres) N₁ et N₂.

Pour les espèces identifiées, il leur est attribué un code « espèce ». Les espèces non déterminées ont pour code vernaculaire "0". Des informations dans la base de données renseignent sur l'année de recrutement ou de mort. L'état sanitaire et le type de mort pour les tiges mortes sont relevés. Initialement, lorsque la base de données a été construite, seules les espèces commerciales et commercialisables avaient été identifiées botaniquement ; toutes ont été re-déterminées, en même temps que l'ensemble des autres espèces ligneuses recrutées et, pour certains carrés de 1 ha seulement, l'ensemble des espèces ligneuses et herbacées (sauf les épiphytes), par Denis Beina, au cours de ses travaux de thèse (Beina, 2011 ; Gourlet-Fleury et al. 2013). Les noms scientifiques des ligneux ont alors été intégrés dans la base de données. Le second jeu de données que nous avons utilisé provient de cette thèse, pour une partie de la présente étude (Chapitre 3).

2.4.3 Eléments généraux pour les analyses des données

2.4.3.1 Quantification de l'intensité des perturbations

Pour tester l'influence du régime de perturbation sur la dynamique forestière ou la distribution spatiale, nous avons quantifié, pour chaque parcelle de 4 ha, l'intensité de la perturbation, par la variation de la surface terrière ΔG (en $m^2 \cdot ha^{-1}$) entre 1984 (avant exploitation) et 1987 (après l'application des différents traitements). La surface terrière d'un arbre i (G_i) est l'aire de la section du tronc de cet arbre calculée à 1,30 m du sol. Etant donné qu'en pratique c'est la circonférence (C_i) du tronc de l'arbre (à 1,30 m au dessus du sol) qui est mesurée, la surface terrière de l'arbre i est calculée à partir de la relation : $G_i = C_i^2 / 4 \cdot \pi$ (Picard et Gourlet, 2008).

A l'échelle d'un peuplement (parcelle), la surface terrière (G) est la somme des surfaces des sections transversales des troncs des arbres prélevés (exploitation et dévitalisation) et renversés lors des travaux d'ouverture des pistes et/ou par les dégâts collatéraux de l'exploitation. Elle a été calculée de la manière suivante :

$$G = \sum_{i=1}^N (C_i^2 / 4 \cdot \pi)$$

avec C_i , la circonférence de l'arbre i et N le nombre total d'individus (Favrichon et al., 1998).

La variation de la surface terrière (ΔG) est la différence des surfaces terrières en 1987 et 1984.

Tableau 2.4.1 : Intensité de perturbation pour chaque parcelle (p11 à p24 : numéro des parcelles, E : exploitation, ED : exploitation+dévitalisation, T : témoin, ΔG : surface terrière perdue entre 1984-1987).

Bloc	Parcelle	Traitement	G_1984 ($m^2 \cdot ha^{-1}$)	G_1987 ($m^2 \cdot ha^{-1}$)	ΔG ($m^2 \cdot ha^{-1}$)
Boukoko 1	p11	E	30	24,5	5,4
	p12	ED	27,8	21,3	6,4
	p13	T	31,7	32,3	0
	p14	E	33,1	24,5	8,6
Boukoko 2	p15	ED	31,5	20,2	11,2
	p16	T	33,4	34,3	0
	p21	E	34,1	25,6	8,4
La Lolé	p22	ED	34,8	21,7	13,6
	p23	ED	32	18,9	13,1
	p24	T	30,5	30,3	0

La figure 2.4.5 décrit la variation de la surface terrière moyenne pour les trois types de traitements testés sur le dispositif de Mbaïki de 1982 à 2011 (dernière date pour laquelle nous disposons de données).

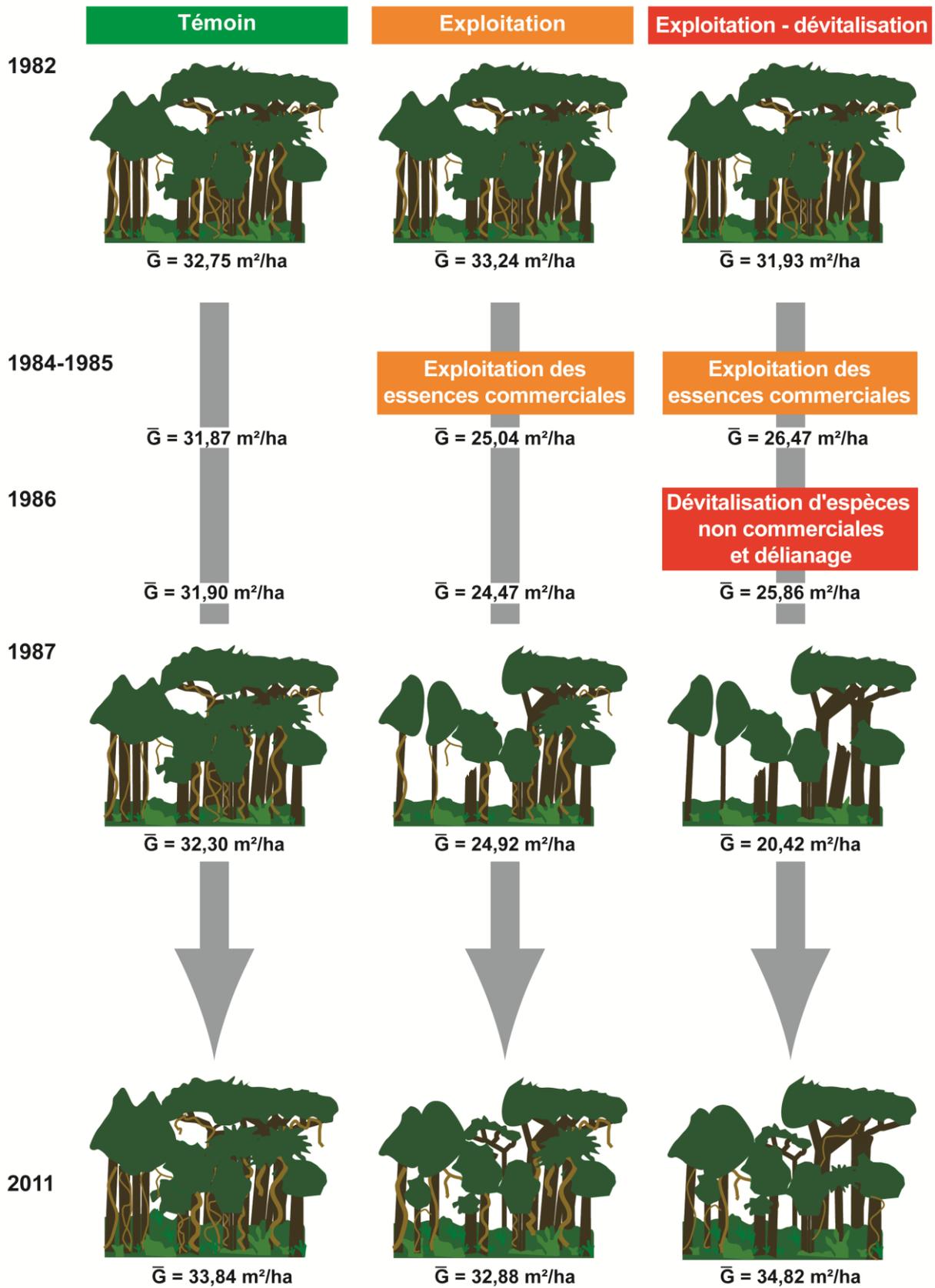


Figure 2.4.5 : Variation de la surface terrière moyenne pour les 3 traitements

2.4.3.2 Caractérisation des espèces étudiées

La majorité des espèces, en forêt tropicale, sont représentées par un nombre réduit d'individus, ce qui limite considérablement l'utilisation d'analyses statistiques à l'échelle des populations. Les analyses à l'échelle spécifique ont porté sur les 37 espèces qui étaient représentées par au moins 10 individus (tiges) dans chacune des 10 parcelles. Notons qu'il n'y a pas autant d'espèces sur les 10 parcelles. Les analyses ont été réalisées pour certains pour la totalité des parcelles et pour d'autres uniquement dans les parcelles où elles étaient représentées par au moins 10 tiges. La nomenclature des familles suit le système APG IV (Angiosperm Phylogeny Group, 2016).

Les espèces ont été caractérisées par leur guildes de régénération et leurs traits de reproduction (type de diaspore et mode de dissémination). Ces caractéristiques sont celles utilisées dans Beina (2011).

- a) Guildes de régénération : On distingue : les espèces pionnières (P), les espèces héliophiles non-pionnières (NPLD) et les espèces tolérantes à l'ombre (SB).
- b) Type de diaspore : Les types de diaspores pour ces espèces sont :
 - les barochores (Bar), diaspores non charnues, lourdes, prédisposée à la barochorie ;
 - les ptérochores (Pter), diaspores munies d'appendices aliformes favorisant la dispersion par le vent ;
 - les sarcochores (Sar), diaspores totalement ou partiellement charnues, favorisant la zoochorie ;
 - les sclérochores (Sclé), diaspores non charnues relativement légères, à vocation anémochore.
- c) Mode de dissémination : A ces types de diaspores correspondent les 3 modes de dispersion suivants :
 - la zoochorie (Zoo) : principalement de l'endozoochorie, les animaux constituent les agents disséminateurs ;
 - l'anémochorie (Ané) : la dissémination des diaspores est réalisée par le vent ;
 - l'autochorie (Aut) : la dissémination est réalisée par la plante elle-même. Ce dernier mode de dispersion regroupe des espèces barochores et ballistochores.

Tableau 2.4.2 : Espèces d'arbre pour lesquelles les analyses ont été réalisées (TB : type biologique, TD : type de diaspore, MD : mode de dissémination). En gras, les noms des espèces abondantes sur la totalité des 10 parcelles.

N°	Espèce	Famille	TB	Guild	TD	MD
1	<i>Entandrophragma cylindricum</i>	Meliaceae	MgPh	NPLD	Ptér	Ané
4	<i>Entandrophragma angolense</i>	Meliaceae	MgPh	NPLD	Ptér	Ané
19	<i>Pycnanthus angolensis</i>	Myristicaceae	MgPh	NPLD	Sar	Zoo
22	<i>Staudtia kamerounensis</i>	Myristicaceae	MsPh	SB	Sar	Zoo
25	<i>Eribroma oblongum</i>	Malvaceae	MgPh	SB	Sar	Zoo
33	<i>Peterscianthus macrocarpus</i>	Lecythidaceae	MgPh	NPLD	Ptér	Ané
36	<i>Cola ballayi</i>	Malvaceae	McPh	SB	Sar	Zoo
101	<i>Diospyros iturensis</i>	Ebenaceae	MsPh	SB	Sar	Zoo
109	<i>Garcinia smeathmanii</i>	Clusiaceae	McPh	SB	Sar	Zoo
143	<i>Pancovia laurentii</i>	Sapindaceae	McPh	SB	Sar	Zoo
162	<i>Musanga cecropioides</i>	Urticaceae	MsPh	P	Sar	Zoo
212	<i>Anonidium mannii</i>	Annonaceae	MsPh	SB	Sar	Zoo
216	<i>Dasylepis seretti</i>	Salicaceae	McPh	SB	Bar	Bar
218	<i>Aubrevillea kerstingii</i>	Fabaceae	MgPh	NPLD	Bar	Bar
220	<i>Greenwayodendron suaveolens</i>	Annonaceae	MgPh	SB	Sar	Zoo
224	<i>Celtis toka</i>	Ulmaceae	MgPh	NPLD	Sar	Zoo
227	<i>Dialium pachyphyllum</i>	Fabaceae	MsPh	SB	Sclé	Ané
229	<i>Santiria trimera</i>	Burseraceae	MsPh	SB	Sar	Zoo
237	<i>Manilkara mabokoensis</i>	Sapotaceae	MgPh	SB	Sar	Zoo
243	<i>Celtis adolfo-federici</i>	Ulmaceae	MgPh	NPLD	Sar	Zoo
246	<i>Angylocalyx pynaertii</i>	Fabaceae	MsPh	SB	Sar	Zoo
254	<i>Cola lateritia</i>	Malvaceae	MgPh	SB	Sar	Zoo
259	<i>Rinorea oblongifolia</i>	Violaceae	McPh	SB	Sar	Zoo
261	<i>Synsepalum stipulatum</i>	Sapotaceae	MsPh	SB	Sar	Zoo
265	<i>Corynanthe pachyceras</i>	Rubiaceae	MsPh	SB	Sclé	Ané
266	<i>Trichilia rubescens</i>	Meliaceae	MsPh	SB	Sar	Zoo
277	<i>Garcinia punctata</i>	Clusiaceae	McPh	SB	Sar	Zoo
279	<i>Pausinystalia macroceras</i>	Rubiaceae	MsPh	SB	Sar	Zoo
284	<i>Manilkara aubrevillei</i>	Sapotaceae	MsPh	SB	Sar	Zoo
287	<i>Celtis tessmanii</i>	Ulmaceae	MgPh	NPLD	Sar	Zoo
300	<i>Trichilia prieuriana</i>	Meliaceae	MsPh	SB	Sar	Zoo
303	<i>Carapa procera</i>	Meliaceae	MsPh	SB	Sar	Zoo
306	<i>Trilepisium madagascariense</i>	Moraceae	MsPh	SB	Sar	Zoo
324	<i>Diospyros canaliculata</i>	Ebenaceae	MsPh	SB	Sar	Zoo
325	<i>Lecanodiscus cupanioides</i>	Sapindaceae	MsPh	NPLD	Sar	Zoo
559	<i>Coelocaryon preusii</i>	Myristicaceae	MsPh	SB	Sar	Zoo
713	<i>Strombosia pustulata</i>	Olacaceae	MsPh	SB	Sar	Zoo

Chapitre 3 : Les dispositifs permanents à long terme permettent-ils d'obtenir des données diachroniques fiables ?

D'après : Semboli O., Beina D., Closset-Kopp D., Gourlet-Fleury S. et Decocq G. 2014. Does long-term monitoring of tropical forests using permanent plots provide unbiased results? *Applied Vegetation Science* 17: 737-743. doi: 10.1111/avsc.12097.

Résumé

L'étude de la dynamique des forêts tropicales passe par la mise en place de dispositifs expérimentaux permanents destinés à des suivis diachroniques sur le long terme. Dans ces dispositifs, on distingue les traitements, décrits comme des perturbations, et le « non-traitement » ou « témoin », laissé en évolution libre de toute influence humaine. Ce « témoin » ou absence d'intervention sylvicole sert de référence. Dans ce premier volet de notre thèse, nous avons cherché à vérifier la fiabilité de cette « référence ». Nous avons testé le principe d'incertitude d'Heisenberg sur les trois parcelles témoins du dispositif de Mbaïki pour rechercher un éventuel biais lié aux observations lors du suivi à long terme de la dynamique d'une forêt afro-tropicale. Ce dispositif fait l'objet de visites annuelles pour le suivi de la dynamique des arbres depuis son installation en 1982. Les trois parcelles témoins sont laissées sous influence des perturbations naturelles (chablis) mais ont néanmoins subi de légères perturbations anthropiques pendant l'installation du dispositif telles que l'ouverture des layons à l'intérieur des parcelles et leur entretien annuel pour le passage de l'équipe d'inventaire. Ces interventions pourraient avoir un impact non négligeable sur la réponse du peuplement, *a priori* à 2 niveaux : une modification (1) de la structure et de la composition du peuplement et (2) des patrons de mortalité, de recrutement et de croissance des individus ligneux. Pour cela, trois zones ont été identifiées : Z0 : layon, correspondant aux mailles traversées par un layon ; Z1 : mailles adjacentes au layon et Z2 : intérieur de la forêt à distance d'un layon. Les résultats montrent que les visites annuelles modifient la composition floristique : l'intérieur forestier est caractérisé par un grand nombre d'espèces tolérantes à l'ombre alors que les layons présentent des espèces de petits arbres héliophiles, des lianes et herbes sciaphiles typiques des sols compactés. La richesse spécifique et la diversité ainsi que les taux de mortalité, recrutement et croissance des ligneux ne diffèrent pas entre les trois zones. Ces résultats montrent que les visites répétées des dispositifs expérimentaux influent significativement sur la composition floristique de ces derniers, mais que les paramètres démographiques et la richesse spécifique ne sont pas significativement affectés.

DOES LONG-TERM MONITORING OF TROPICAL FORESTS USING PERMANENT PLOTS PROVIDE UNBIASED RESULTS?

Olivia SEMBOLI¹, Denis BEINA¹, Déborah CLOSSET-KOPP¹, Sylvie GOURLET-FLEURY² and Guillaume DECOCQ¹

¹*Jules Verne University of Picardie, UR «Ecologie et Dynamique des Systèmes Anthropisés» (EDYSAN, FRE 3498 CNRS), 1 rue des Louvels, F-80037 AMIENS Cedex, France, ²CIRAD Montpellier, UPR « Biens et Services des Ecosystèmes Forestiers tropicaux » (BandSEF), Campus International de Baillarguet, TA C-105/D, F-34398, Montpellier, France.*

Abstract

Aim: Long-term ecological research sites have become essential tools in the study of tropical forest dynamics but the potential impacts of researcher activity on the permanent plots being studied is often ignored. Here we ask whether seemingly benign repeated surveys themselves significantly affect stand dynamics and plant species diversity when implementing long-term monitoring of permanent plots?

Location: Old-growth semi-deciduous tropical forest of M’Baïki, Central African Republic.

Methods: We compared demographic parameters of trees ($\text{dbh} \geq 9.55\text{cm}$) and plant community diversity and composition across three zones of three permanent plots: along trails crossing a plot, in areas adjacent to trails, and in the forest interior. We assessed differences in radial growth, mortality, recruitment, and species diversity using analyses of variance. We examined the dynamics of tree death over time using Cox proportional hazards regression models. We analyzed plant species composition using permutational multivariate analyses of variance and indicator species analyses.

Results: Tree mortality, recruitment and radial growth did not differ among the three zones. Species richness and evenness did not differ among the three zones investigated, but species composition did, with significantly different indicator species between trails and forest interiors. In trails, communities were characterized by light-demanding small trees and lianas, and shade-tolerant herbs of trampled soils, whilst forest interiors exhibited more shade-tolerant tree species.

Conclusions: Even in observational studies conducted in the wild, visitors may unintentionally but artificially influence the natural patterns and processes under investigation, an influence whose intensity may depend upon study design, habitat type and natural disturbance regimes. Permanent plots may not be a benign influence on the study system, as is generally assumed, and responses to repeated visitation may place fundamental limits on the questions that can be addressed, especially when species composition is assessed under low levels of natural disturbances or high density of trails.

Keywords: Diaspore dispersal; Disturbance; Edge effect; Plant community; Visitation effect

Nomenclature: Lebrun & Stork (1991-1997)

Abbreviations: GLM= Generalized Linear Model; HUP = Heisenberg Uncertainty Principle; ISA = Indicator Species Analysis; NPMANOVA = Permutational multivariate analysis of variance; RGR = Radial Growth Rate

Running head: Visitation bias in permanent plots

Introduction

Heisenberg's uncertainty principle (HUP) proposes that there are fundamental limitations to the study of subatomic particles, as the act of measuring their physical properties affects their behavior (Heisenberg 1927). Some general aspects of the HUP have transcended the field of quantum physics to be questioned in many scientific disciplines, including ecology. The fundamental question is whether seemingly benign experimental methods may themselves significantly affect the performance of experimental subjects. This has been first suggested for bird behavior (*e.g.* Burley et al. 1982; Metz & Weatherhead 1991; but see *e.g.* Verboven et al. 2001) and seed predation by rodents (Wenny 2002; but see Duncan et al. 2002), and later on in plant ecology. The question was first raised by Cahill et al., who introduced the 'Herbivore uncertainty principle' to account for the alteration of plant-insect relationships by experimenters during field studies, an observer effect that can cause a shift in the competitive hierarchy of plants and thus alter community composition (Cahill et al. 2001). These early results found further support (Hik et al. 2003) but also conflicting findings (Schnitzer et al. 2002; Bradley et al. 2003), so that the ecological relevance of observer effects remains controversial.

Recently, a direct effect of researchers on vegetation has been suspected in long-term monitoring studies. As permanent plots support repeated censuses in a circumscribed area, the potential for cumulative researcher impacts is high, making such areas suitable for evidencing the HUP in ecology. However, no effect of soil trampling on the structure and composition of the seedling layer was found following 25 years of concentrated research in the permanent plot of Barro Colorado Island (BCI), Panama (Goldsmith et al. 2006) but only short-term effects on the survival of canopy tree and liana seedlings immediately after a census event (Comita et al. 2009).

As long-term ecological research sites have become essential tools in the study of tropical forest dynamics and impacts of forest management (Rees et al. 2001), it is of utmost importance to quantify the potential impacts of researcher activity on the system being studied to insure the validity of derived conclusions. The main characteristic of many permanent plots in tropical forests is that a trail system must be created and maintained to allow the researchers to survey the plots (Condit 1995). The trail system can be expected to alter vegetation via different mechanisms: (1) changes in the mortality and recruitment rates of the resident species due to soil compaction and physical damage to the seedlings and saplings by walkers: the most vulnerable species may decrease in number of individuals, freeing space for other species to recruit or releasing them from competition to grow faster and/or larger; (2) introduction of new species into the stands via the diaspores carried upon the body of visitors and animals traveling along the trails; (3) increased germination of certain species and facilitation or hindrance of their establishment due to the repeated passing-induced disturbance of litter and seed banks (Sheil 1995); (4) increased importance of less shade-tolerant species thanks to the increased light reaching the understorey (Ballaré et al. 1990).

The aim of this study was to search for a visitation bias in assessing long-term vegetation dynamics in a tropical rainforest and, more generally, to test whether the HUP applies to plant community ecology when using long-term monitoring of permanent plots. More specifically, we tested the following research hypotheses: (H1) Patterns of recruitment, survival and growth of resident tree species are altered along trails as a result of repeated passing of people (including scientist teams and locals) and altered local environment; (H2) Species originating from outside enter closed-canopy forests following the trails created by

the researchers and are subsequently incorporated into the understory plant community, altering the structure and composition of the community.

Methods

Study area

We conducted the study in the M'Baïki rainforest, located in the Lobaye basin, Central African Republic (3°90'N, 17°90'E, 560 m a.s.l.). The climate is of the Guinean type with annual rainfall and mean temperature of 1738 mm and 24.9°C, respectively, and a dry season from December to February. The substrate consists of Precambrian quartzites and sandstones, and supports acidic, nutrient-poor red ferralitic soils. The vegetation is an old-growth semi-deciduous rainforest of the Guineo-Congolian type (*sensu* White 1979), with a canopy dominated by the Malvaceae and Meliaceae families.

We used the long-term monitoring experiment established by the CIRAD (Appendix S1). In 1981-1982 ten 9-ha forest plots were randomly selected, of which three were kept untouched (controls), and seven were selectively cut at various intensities. Each plot consists of a 4-ha central square surrounded by a 5-ha 50 m wide buffer zone. To conduct censuses annually, a trail system was created, which consists of parallel north-south *ca.* 1m-wide trails distant 10 m from each other crossing the central square. At the time of their creation, the trails were established on a regular basis and thus the original vegetation was removed at random, except for very large trees which were preserved. In 1982, all stems (dbh \geq 9.55 cm) were tagged, numbered and mapped, but only species of commercial value were botanically identified. Since 1982, each plot is visited once a year in May for monitoring purposes by a group of 12 to 18 persons during *ca.* two days. All newly recruited stems (*ca.* 10 stems.ha⁻¹.yr⁻¹ in control plots) are recorded, and standing stems are measured for their dbh (*ca.* 3180 stems.ha⁻¹ in control plots) and scored for their status (healthy, damaged, dead). Trails are maintained annually, just before the census event. Moreover, locals often use the same trails on their hunting and/or gathering trips, contributing to their maintenance. A quite dense trail system is needed due to the density of understory shrubs.

Field survey

For the purpose of this study, we focused our attention on the three control plots. In 2008, we disposed a 40 x 40 m quadrat in one inner corner of one of the four 1-ha subplots (hence 16 possibilities), chosen at random, in each of the three control plots (Q3, Q4, Q6). Setting the quadrat in a corner allowed us to easily relocate it and materialize the cells. The quadrat was then divided into 256 2.5 x 2.5 m cells (see Appendix S1 for details), and cells were assigned to one of the three following zones: Z0= trail (including all cells crossed by a trail; *n*= 91 cells per quadrat), Z1= trail edge (including all cells adjacent to a trail; *n*= 120), and Z2= forest interior (including all cells distant from a trail; *n*= 45). For pure effect of chance, the number of cells per zone was the same in the three quadrats. All vascular plant species except epiphytes were recorded in each cell and botanically identified, directly in the field or later at the herbarium from voucher specimen collected in the field.

Statistical analyses

Demographic parameters- We considered all trees with a $dbh \geq 9.55\text{cm}$, irrespective of the species, over the 1994-2008 census interval (14 years). The year 1994 was taken as the starting point since this is the first year for which all $\geq 9.55\text{cm}$ -dbh standing stems were botanically identified (Appendix S1).

First, tree mortality and recruitment were assessed using Generalized Linearized Models (GLM) and a logistic function. Mortality was a binary variable measured at the individual tree level: all trees occurring in the quadrats over the census interval were assigned to one of the two following categories: dead (1) or alive in 2008 (0). Recruitment was measured as a binary variable at the cell level (1: recruitment or 0: no recruitment): all stems that recruited over the 14-yr census interval were assigned to a cell and we subsequently tested whether the position of the cells where the recruits occurred was biased towards a zone. We were mainly interested in the effect of zone on tree mortality, which was considered a fixed factor in our model. Since local environmental conditions may slightly differ between the three plots, we incorporated the quadrat (Q3, Q4, Q6) as a fixed factor, as well as its interaction with zone. As tree species with different light-requirement may be impacted differently, we incorporated the guild of the tree (P: pioneer, NPLD: non-pioneer, light-demanding, SB: shade bearer) as a supplementary fixed factor. For this purpose, species were assigned to one of these three guilds following Gourlet-Fleury et al. (2013). Also, as we can expect a larger impact of trails on trees that established after the creation of the trails compared to trees that were already established, we added the time of recruitment (R: recruited after 1982; E: established before trail creation in 1982) as a fixed factor.

Second, we calculated tree radial growth rate (RGR) as:

$$RGR = \frac{\ln(dbh_t) - \ln(dbh_{t_0})}{t - t_0} \quad (1)$$

where dbh_t and dbh_{t_0} are the diameters at breast height (1.30m) of individual i as measured in the year of the last census ($1994 < t \leq 2008$) and the year of recruitment ($1994 \leq t_0 < 2008$), respectively. To test whether the trails influenced the RGR of trees while accounting for potentially confounding factors we ran the same GLM as above, but with a linear function instead of a logistic function, and the Box-Cox transformed RGR as the dependent variable.

Species diversity and composition- To test whether the structure and composition of the plant community were altered by the trail system, we used different types of variance analysis. We first computed species richness (S), Shannon's index of diversity (H') for each 2.5 x 2.5m cell. Differences in S and H' between the three zones were tested using a two-way ANOVA with *post-hoc* Tukey tests ($P < 0.05$). As no significant variation in species richness and diversity was expected within this old-growth forest (Gourlet-Fleury et al. 2013) and because we were interested in the relative effect of the quadrat and zone, zone and quadrat, together with their interaction, were incorporated as fixed factors. To meet ANOVA assumptions, S was ln-transformed prior to analysis.

We then conducted a permutational multivariate analysis of variance (NPMANOVA; McArdle & Anderson 2001) to test for species composition differences among the three zones once controlled by the quadrat (strata factor). Because patterns of species composition is largely influenced by dispersal- and recruitment-limitation of tropical forest species (Wright 2002), hence spatial autocorrelation is likely, we used a nested design with the zone nested in

the quadrat. F -ratios are estimated from variance estimates that are provided by non-parametric multivariate analysis of variance. Species composition difference between the three zones was subsequently described using Indicator species analysis for each quadrat as we previously found a significant quadrat effect (ISA; Dufrêne & Legendre 1997). This method combines information on the relative abundance and relative frequency to assign an indicator value between a species and a particular group (here each of the three zones). The indicator values range from 0 (no indication) to 100 (perfect indication). The statistical significance of the indicator values was assessed using a Monte Carlo randomization procedure with 1000 randomizations ($P < 0.05$).

All analyses were conducted using SPSS® v. 17 software (SPSS Inc. 2008), except NPMANOVA and ISA which used R v. 2.12.0 ('adonis' function in 'vegan' package; Oksanen et al. 2010) and PC-ORD® v. 5 (McCune & Mefford 1999) software, respectively.

Results

A total of 508 species were recorded in the three quadrats, of which 24 were unidentified and considered as "morphospecies". Over the census interval, 58 trees recruited whilst 73 died (see Appendix S2 for details). The cumulated number of stems with a $\text{dbh} \geq 9.55\text{cm}$ in the three quadrats was 306 and 291 in 1994 and 2008, respectively. RGR was measured for 350 stems, of which 238 were present over the 14 yr-period and 112 for a shorter time (stems that died or recruited between 1994 and 2008).

The GLM describing tree mortality was significant (Deviance= 43.5, $\text{df} = 35$, Pearson $\text{Chi}^2 = 24.8$, $P = 0.010$) but the zone had no significant effect, neither alone ($\text{Chi}^2 = 3.405$, $P = 0.182$), nor in interaction with the quadrat ($\text{Chi}^2 = 2.040$, $P = 0.728$). The GLMs describing tree recruitment and RGR were not significant, revealing no significant effect of any of the fixed factors incorporated in the models.

Table 1. Results of Type III tests of the fixed effects in a two-way ANOVA for species richness (S) and diversity (H'). To meet assumptions of homoscedasticity species richness was ln-transformed prior to the analyses. The zone ($n=3$) and the quadrat ($n=3$) were fixed effects. Statistically significant results are listed in bold type.

	Sums of squares	df	Mean squares	D	P
ln S ($R^2_a = 0.068$)					
Zone	0.018	2	0.009	0.106	0.900
Quadrat	2.661	2	1.330	16.082	<0.0001
Zone X Quadrat	0.910	4	0.227	2.749	0.027
H' ($R^2_a = 0.190$)					
Zone	0.009	2	0.005	3.047	0.050
Quadrat	0.266	2	0.133	85.959	<0.0001
Zone X Quadrat	0.035	4	0.009	6.674	<0.0001

We found no significant difference of species richness and diversity among the three zones at the quadrat scale (Table 1). The two-way ANOVA revealed a significant quadrat effect for both species richness (26.9 ± 7.7 for Q3 and 25.2 ± 6.3 for Q6 *versus* 30.1 ± 7.4 for Q4)

and diversity (0.975 ± 0.020 for Q3 and 0.973 ± 0.031 for Q6 versus 0.936 ± 0.058 for Q4), indicating that the inter-quadrat variability was higher than the trail system-associated within-quadrat heterogeneity. The interaction term was significant in both cases, suggesting that the effect of the trail system on species richness and diversity was quadrat-dependant.

Species composition significantly differed between the three zones (Table 2). The trails exhibited an original floristic combination compared to the rest of the quadrat, as revealed by the ISA (Table 3). Among indicator species associated with trails (see Appendix S3, col. Z0), several were strictly restricted to the trails (indicator value of 100), such as e.g. *Marantochloa leucantha*, *Geophila afzelii*, *Trachyphrynium braunianum*, *Mallotus oppositifolius*. The forest interior was also characterized by a number of indicator species (col. Z2 in Appendix S3), but most of them also occurred in the other two zones (indicator value <100), with a lower abundance or frequency. The edge area (col. Z1 in Appendix S3) exhibited intermediary characteristics, with indicator species only in one quadrat. Remarkably, each set of indicator species was quadrat-specific, that is almost none of the indicator species was associated with a given zone in more than one quadrat. A notable exception was Z0, for which three species were common to two quadrats (*Marantochloa leucantha*, *Geophila obvallata*, *Streptogyna crinita*).

Table 2. Results of the permutational multivariate analysis of variance (NPMANOVA) testing for species composition differences among the three zones once controlled by the quadrat (strata factor). Statistically significant results are listed in bold type.

	Sums of squares	df	Mean squares	F model	R ²	<i>p</i>
Zone	1.309	2	0.655	1.771	0.005	0.001
Residuals	282.790	765	0.370		0.995	
Total	284.099	767			1.000	

Discussion

First, we found no effect of the trails on the demographic characteristics of trees, indicating that using permanent plots for the long-term monitoring of tree death, recruitment and growth provides reliable results. This suggests that the potential negative effects of trails (e.g. repeated passing of people, biotic damages, altered microclimatic conditions; Benitez-Malvido & Lemus-Albor 2005, Pohlman et al. 2007) is counterbalanced by their potential positive effects (e.g. space and resource freed by the removal of understories; Comita & Goldsmith 2008).

Second, we found that the trail system had a very limited impact on community structure compared to the site location. Species richness was not significantly altered by the trail system (no zone effect) but significantly differed from one site to another (quadrat effect), whilst species evenness was variously impacted by the trail system, depending on the site considered (significant interaction term in the ANOVA). This suggests that habitat conditions were more crucial to plant community structure than monitoring practices, consistent with Bradley et al. (2003).

Table 3. Summary of the results of the Indicator species analysis conducted for each quadrat separately. N is the total number of species within each zone; N_{ind} is the number of significant ($P < 0.05$) indicator species (in brackets the number of species strictly associated with the zone); examples of indicator species are given, with their indicator value (IV) in brackets.

	Quadrat 3	Quadrat 4	Quadrat 6
Trail (zone 0; $n = 91$)			
N	319	273	263
N_{ind} (with IV=100)	28 (16)	8 (0)	10 (1)
Examples (IV)	<i>Xylopia aethiopica</i> (100), <i>Marantochloa leucantha</i> (100), <i>Geophila afzeli</i> (100), <i>Geophila repens</i> (80)	<i>Dalbergia hostilis</i> (79), <i>Acacia kamerunensis</i> (72), <i>Geophila obvallata</i> (58), <i>Streptogyna crinita</i> (58)	<i>Mallotus oppositifolius</i> (100), <i>Diplazium sammatii</i> (75), <i>Streptogyna crinita</i> (88), <i>Geophila obvallata</i> (50)
Trail edge (zone 1; $n = 120$)			
N/N_{45}	308	292	263
N_{ind} (with IV=100)	2 (1)	0	0
Examples (IV)	<i>Campylospermum elongatum</i> (100), <i>Neuropeltis acuminata</i> (86)		
Forest interior (zone 2; $n = 45$)			
N	236	218	202
N_{ind} (with IV=100)	18 (1)	9 (1)	17 (1)
Examples (IV)	<i>Hexalobus monopetalus</i> (100), <i>Salacia longipes</i> (84), <i>Ceiba pentandra</i> (73), <i>Macaranga heudelottii</i> (59)	<i>Aorantho cladantha</i> (100), <i>Morus mesozygia</i> (64), <i>Lasiodiscus mannii</i> (58), <i>Celtis adolfi-friderici</i> (51)	<i>Lomariopsis guineensis</i> (100), <i>Tiliacora dinklagei</i> (89), <i>Drypetes pellegrinii</i> (48), <i>Carapa procera</i> (45)

Third, although the three zones shared most species, we found a significant divergence in species assemblage, irrespective of the quadrat considered. Indicator species of the forest interior were mostly late-successional, rather shade-tolerant tree species with diaspores dispersed by rodents (e.g. *Carapa procera*), birds (e.g. *Celtis adolfi-friderici*, *Hexalobus monopetalus*,) or monkeys (e.g. *Drypetes pellegrinii*); and long-living light-demanding, pioneer tree species dispersed by wind (e.g. *Ceiba pentandra*), birds (e.g. *Macaranga heudelottii*, *Aorantho cladantha*) or bats (e.g. *Morus mesozygia*). No species was common to two quadrats, due to the well-known low probability of finding two individuals of the same species at such spatial scales in tropical rainforests (Wright 2002). In contrast, indicator species of trails were gap-dependent species having their optimum in disturbed areas. Most of them were spiny scramblers (e.g. *Acacia kamerunensis*, *Dalbergia hostilis*) or fast-growing small trees (*Xylopia aethiopica*) that characterize forest edges and early-successional stages of forest regrowth. Many of these species have ants as their primary or secondary seed dispersers (e.g. *A. kamerunensis*, *X. aethiopica*, *Mallotus oppositifolius*, *Marantochloa leucantha*). In common to at least two quadrats were shade-tolerant herb species: *Geophila* species are creeping rhizomatous forbs characterizing tracks with a thin or no litter layer (Steentoft 1988); *Streptogyna crinita* is an epizoochoreous grass which is likely to disperse along trails by attaching to the clothes of visitors and/or the fur of animals. Although the number of shared species is again low, we can interpret this as a trend towards a convergence in species composition among trails. Such an effect is likely to accumulate over time, as visitors will increase soil trampling and disturbance of litter and seed banks (Sheil 1995), alter the movement of animal vectors, and import new diaspores from outside into the forest, especially sticky, barbed, or hooked seeds or fruits. Hence, the risk of biased observations during long-term monitoring increases over time.

To summarize, our results clearly show that species originating from outside enter closed-canopy forests following the trails created by the researchers and are subsequently

incorporated into the understory plant community (H2), but without increasing species richness of the local community, indicating a species shift at small spatial scales instead of species accumulation. Conversely, trail creation and repeated passing of the people (including inventory teams and locals) do not alter the demographic patterns of resident trees within the permanent plots (H1), at least at the 1600 m² scale and 14 years time span covered in this study. Our results apparently conflict with the previously accepted idea that repeated visitations do not alter vegetation patterns in long-term monitoring sites (Goldsmith et al. 2006; Comita & Goldsmith 2008; Comita et al. 2009).

A first explanation is the different design between these studies and ours, which made us more prone to detect changes in the community. The studies cited above focused on the seedling community (free standing, woody stems \geq 20cm tall and $<$ 1cm dbh) whilst we considered the entire plant community (except epiphytes). Species composition was either ignored (Comita & Goldsmith 2008; Comita et al. 2009) or considered via the relative abundance of the 10 more common species (Goldsmith et al. 2006), whilst we addressed the occurrence of every species. Seedling dynamics was compared between the entire permanent plot and plots located outside (Goldsmith et al. 2006; Comita et al. 2009), whilst we compared three zones within the permanent plots. Comita & Goldsmith also evaluated the impact of trails inside the permanent plot; they detected a significant impact on seedling dynamics up to 20m from trails but concluded that this impact was not ecologically significant as the affected areas constituted only a small fraction (12%) of the total plot area (Comita & Goldsmith 2008). In contrast, in our study sites trails were distant of 10m from each other; it is thus likely that the entire permanent plots were affected by the trail system. It should be noted indeed that ca. 10% of the area of the plots we studied consisted in trails, a value similar to some other permanent plots (e.g. also 10% at Paracou, French Guyana; Molino & Sabatier 2001) but denser than others (e.g. 6% at BCI, Panama; Comita & Goldsmith 2008).

Another explanation may root in the different disturbance regimes. The above mentioned studies were conducted on the single, large permanent plot of BCI, Panama (50ha), whilst we studied three small permanent plots (4ha) in an African semi-deciduous rain forest. Anthropogenic disturbances are likely to be similar between the two sites, as they both undergo repeated visitation since ca. 25 years. However, natural disturbances are likely to be less influential in our study site than in BCI, as afro-tropical forests are not exposed to catastrophic events such as windthrows or earthslides compared to their neotropical counterparts (Corlett & Primack 2006). This is also true for animal disturbances, with far less forest mammal species in our study area than in the BCI site. Hence, we can hypothesize that Comita et al.'s conclusion of only short-term impacts of intense research activity on seedling dynamics without accumulation over time (see Comita et al. 2009) may be due to the fact that natural disturbances rapidly mask the effects of anthropogenic disturbances.

We conclude that even in observational studies conducted in the wild, visitors (including researchers and locals) may unintentionally but artificially influence the natural patterns and processes under investigation, an influence whose intensity may depend upon habitat type and natural disturbance regimes. It is likely that monitoring-associated disturbances can be carried out within the range of naturally occurring disturbances without substantially affecting resident plant communities. Moreover, when these disturbances affect a small portion of the plot area, their overall impact on forest dynamics and data quality may be negligible even though statistically significant, especially when tree population dynamics or community structure, not composition, is monitored. We recommend that scientists carefully take into account this potential visitation bias when designing long-term studies,

especially when they use repeated measure of permanent plots in plant communities experiencing low levels of natural disturbances. Further work is needed however to evaluate the circumstances under which the anthropogenic signal is not masked by natural disturbances, as well as the spatial and temporal scales at which this signal becomes ecologically significant. More generally, we conclude that Heisenberg uncertainty principle may apply to community ecology: in certain cases, ecologists may not always be a benign influence on their study system as is generally assumed and responses to the act of measuring plants may place fundamental limits on the questions that can be addressed.

Acknowledgements

We thank the ARF Project (Appui à la Recherche Forestière) and its six funding partners (Agence Française de Développement; Centre de coopération Internationale en Recherche Agronomique pour le Développement; Institut Centrafricain de Recherche Agronomique, Ministère centrafricain des Eaux, Forêts, Chasse et Pêche; Service de Coopération et d'Action Culturelle; Société Centrafricaine de Déroulage); Emilien Dubiez, Fidèle Baya and the field workers at the M'Baïki experimental station who helped and/or participated in data collection; Jonathan Lenoir who helped in statistical analyses. This work is part of the PhD work of Denis Beina, funded by AFD, SCAC/MAE and CIRAD, and part of the Master thesis of Olivia Semboli, funded by the French 'Agence Nationale de la Recherche' (ANR) through the ERA-Net BiodivERsA project "CoForChange".

References

- Ballaré, C.L., Scopel, A.L. & Sanchez, R.A. 1990. Far red radiation reflected from adjacent leaves: an early signal of competition in plant canopies. *Science* 247: 329-332.
- Benitez-Malvido, J. & Lemus-Albor, A. 2005. The seedling community of tropical rain forest edges and its interaction with herbivores and pathogens. *Biotropica* 37: 301-313.
- Bradley, K.L., Damschen, E.I., Young, L.M., Kuefler, D., Went, S., Wray, G., Haddad, N.M., Knops, J.M.H. & Louda, S.M. 2003. Spatial heterogeneity, not visitation bias, dominates variation in herbivory. *Ecology* 84: 2214-2221.
- Burley, N., Krantzberg, G. & Radman, P. 1982. Influence of colour-banding on the conspecific preferences of zebra finches. *Animal Behaviour* 30: 444-455.
- Cahill, J.F., Castelli, J.P. & Casper, B.B. 2001. The herbivory uncertainty principle: visiting plants can alter herbivory. *Ecology* 82: 307-312.
- Castilho, C.V., Magnusson, W.E., Araujo, R.N.O., Costa Pereira, E. & Souza, S.S. 2006. The use of French spikes to collect botanical vouchers in permanent plots: evaluation of potential impacts. *Biotropica* 38: 555-557.
- Comita, L.S. & Goldsmith, G.R. 2008. Impact of research trails on seedling dynamics in a tropical forest. *Biotropica* 40: 251-254.
- Comita, L.S., Goldsmith, G.R. & Hubbell, S.P. 2009. Intensive research activity alters short-term seedling dynamics in a tropical forest. *Ecological Research* 24, 225-230.
- Condit, R. 1995. Research in large, long-term tropical forest plots. *Trends in Ecology and Evolution* 10: 18-22.
- Corlett, R.T. & Primack, R.B. 2006. Tropical rainforests and the need for cross-continental comparisons. *Trends in Ecology and Evolution* 21: 104-110.
- Dufrêne, M. & Legendre, P. 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs* 67: 345-366.

- Duncan, R.S., Wenny, D.G., Spritzer, M.D. & Whelan C.J. 2002. Does human scent bias seed removal studies? *Ecology* 83: 2630-2636.
- Goldsmith, G.R., Comita, L.S., Morefield, L.L., Condit, R. & Hubbell, S.P. 2006. Long-term research impacts on seedling community structure and composition in a permanent forest plot. *Forest Ecology and Management* 234: 34-39.
- Gourlet-Fleury, S., Beina D., Fayolle A., Ouédraogo, D.Y., Mortier, F., Bénédet, F., Closset-Kopp, D. & Decocq G. 2013. Silvicultural disturbance has little impact on tree species diversity in a Central African moist forest. *Forest Ecology and Management* 304: 322–332.
- Heisenberg, W. 1927. Über den anschaulichen Inhalt der quantentheoretischen Kinematik und Mechanik. *Zeitschrift für Physik* 43: 172-198.
- Hik, D.S., Brown, M., Dabros, A., Weir, J. & Cahill, J.F. 2003. Prevalence and predictability of handling effects on plants in field studies: results from field experiments and a meta-analysis. *American Journal of Botany* 90: 270-277.
- Lebrun, J.P. & Stork, A.L. 1991–1997. Enumération des plantes à fleurs d’Afrique tropicale. vol. 1 (1991), vol. 2 (1992), vol. 3 (1995), vol. 4 (1997). Conservatoire et Jardin Botaniques, Genève.
- McArdle, B.H. & Anderson, M.J. 2001. Fitting multivariate models to community data: a comment on distance-based redundancy analysis. *Ecology* 82: 290-297.
- McCune, B. & Mefford, M.J. 2001 PC-Ord. Multivariate analysis of ecological data, version 4. MjM Software Design, Gleneden Beach.
- Metz, K.J. & Weatherhead, P.J. 1991. Color bands function as secondary sexual traits in male Red-winged Blackbirds. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 28: 23-27.
- Molino, J.F. & Sabatier, D. 2001. Tree diversity in tropical rain forests: a validation of the intermediate disturbance hypothesis. *Science* 294: 1702-1704.
- Oksanen, J, Blanchet, F.G., Kindt, R., Legendre, P., Simpson, G.L., Solymos, P., Stevens, M.H.H. & Wagner, H. 2010. vegan: Community Ecology Package. R package version 1.17-4, <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>.
- Pohlman, C.L., Turton, S.M. & Goosem, M. 2007. Edge effects of linear canopy openings on tropical rain forest understory microclimate. *Biotropica* 39: 62-71.
- Rees, M., Condit, R., Crawley, M., Pacala, S. & Tilman, D. 2001. Long-term studies of vegetation dynamics. *Science* 293: 650-655.
- Schnitzer, S.A., Reich, P.B., Bergner, B. & Carson, W.P. 2002. Herbivore and pathogen damage on grassland and woodland plants: a test of the herbivore uncertainty principle. *Ecology Letters*. 5: 531-539.
- Sheil, D. 1995. A critique of permanent plot methods and analysis with examples from Budongo forest, Uganda. *Forest Ecology and Management*. 77: 11-34.
- SPSS Inc. 2008 SPSS Statistics 17.0. SPSS Inc, Chicago.
- Steentoft M. 1988 *Flowering plants in West Africa*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Verboven, N., Ens, B.J. & Dechesne, S. 2001. Effect of investigator disturbance on nest attendance and egg predation in Eurasian oystercatchers. *The Auk* 118: 503-508.
- Wenny, D.G. 2002. Effects of human handling of seeds on seed removal by rodents. *The American Midland Naturalist Journal* 147: 404-408.
- White, F. 1979. The Guineo-Congolian region and its relationships to other phytochoria. *Bulletin du Jardin Botanique National de Belgique* 49: 11-55.
- Wright, S.J. 2002. Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia* 130: 1-14.

Supporting Information

Additional supporting information may be found in the online version of this article:

Appendix S1. Experimental design.

Description of the long-term experiment– The Mbaïki Experimental Station (3°90'N, 17°93'E) was established in the primary forest of Mbaïki (Lobaye Province, Central African Republic, 110 km southwest to Bangui) in 1981-1982 by the “Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement” (CIRAD, Montpellier, France). The initial objective was to implement a long-term experiment to monitor the effects of different silvicultural treatments on the regeneration of economically interesting tree species (Bedel et al., 1998). For this purpose, ten 9-ha forest plots were randomly selected in the old-growth forest, of which 3 were kept untouched (controls), and 7 were selectively cut at various intensities between 1984 and 1985. Each plot consists in a 4-ha central square divided in four 1-ha smaller squares (subplots) by ca. 1m-wide trails, and surrounded by a 5-ha buffer zone (Fig. S1: left panel). To conduct censuses annually, another trail system was created, which consisted in “parallel” trails distant of ca. 10m from each other crossing the central square. To create trails, all standing stems (dbh < 9.55cm) and lianas were removed on a ca. 1m-wide, ca. 4-5m-high corridor. Due to the huge density of vegetation and the need to bypass trees (dbh ≥ 9.55 cm), trails were not exact straight lines, hence were not strictly parallel between each other (Fig. S1: right panel). As a result, ca. 10% of the plot consisted of trails. Each plot is visited once a year for monitoring purpose since 1982, by a group of 3 to 6 persons. Prior to the annual field visit, forest regrowth is removed for trail maintenance purposes.

During annual surveys all stems (dbh ≥ 9.55 cm) are tagged, numbered, georeferenced, botanically identified (directly in the field or later at the herbarium from voucher specimen collected in the field), and their status determined (healthy, damaged, dead). The number of species targeted by botanical surveys was progressively enlarged since 1982, due to evolving research questions:

- from 1982 to 1993, only a set of commercial species were identified;
- since 1994, all standing tree species with a dbh ≥ 9.55 cm are identified;
- between 2008 and 2010, all plant species (except epiphytes) were identified by a professional botanist (Denis Beina); this includes herbs, ferns, palms, lianas, scrubs, shrubs and trees.

Field survey– For the purpose of this study, we retained the three control plots, taken as three replicates, which are the only plots free of human disturbances (except monitoring operations), hence expected to reflect natural succession.

In 2008, we disposed a 40 x 40 m quadrat in one corner of one of the four 1-ha subplots (hence 16 possibilities), chosen at random, in each of the three control plots. The quadrat was then divided into 256 2.5 x 2.5 m cells (Fig. S1: right panel). Setting the quadrat in a corner allowed us to easily relocate it and materialize the cells. The cells were distributed among three zones: Z0= trail (including all cells crossed by a trail), Z1= trail edge (including all cells adjacent to a cell crossed by a trail), and Z2= forest interior (including all cells distant from a trail, i.e. separated from a Z0 cell by a Z1 cell). For pure effect of hazard, the three quadrats included the same number of cells within the three zones, respectively 91, 120 and 45 into Z0, Z1, and Z2.

All species (except epiphytes) were recorded in each cell. Tree species were further assigned to one of the three regeneration guilds defined by Hawthorne (1995), namely Pioneers (P; species requiring full light conditions all their life cycle long), non-pioneer light-demanders (NPLD; species

able to recruit in understories but needing light to grow up to the canopy), and shade-bearers (SB; species able to recruit and grow in shade conditions). We followed the classification by Gourlet-Fleury et al. (2013).

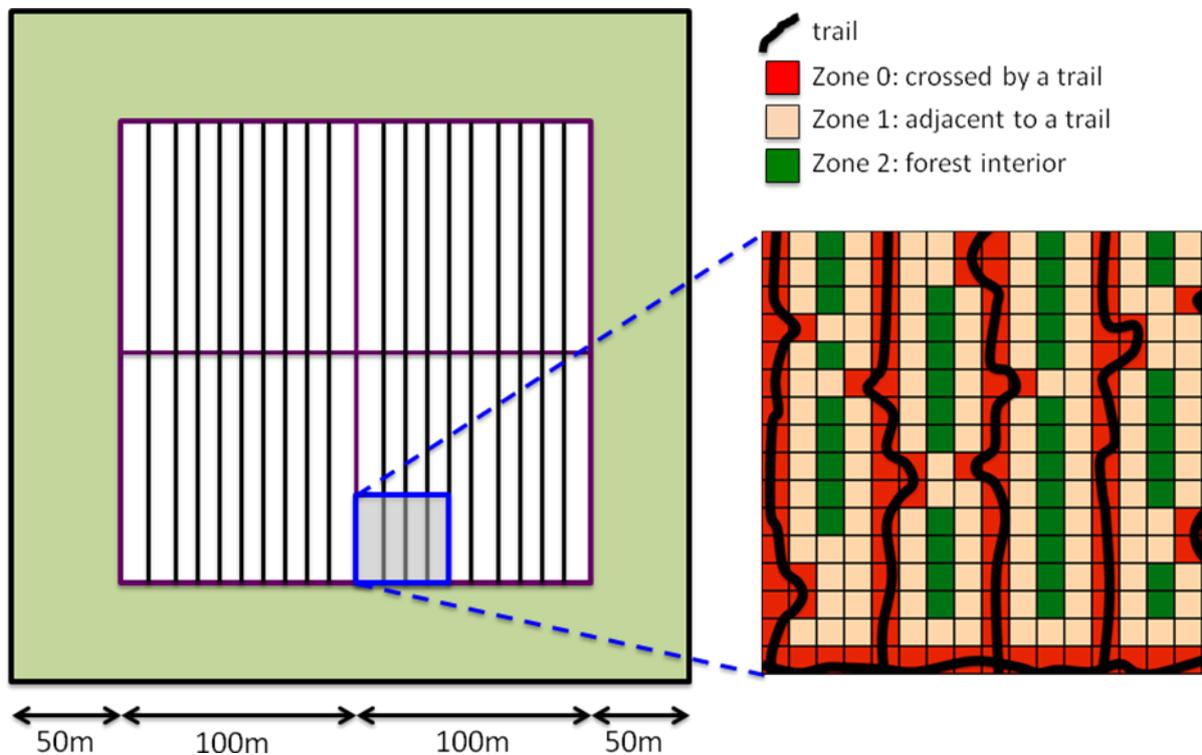


Figure S1: Map showing a permanent plot of the M’Baïki long-term research experiment. On the left, the central 4-ha plot is delimited by a trail and divided into four 100x100-m subplots (violet lines). The central plot is surrounded by a 50-m wide buffer zone where vegetation was left untouched (light green area). A trail system has been created for vegetation monitoring purposes, consisting of “parallel” 1-m wide trails that are ca. 10m distant from each other (black lines). In the present study, we laid a 40x40-m quadrat in one corner of a 1-ha subplot, which was randomly chosen among the 16 possible corners (blue square as an example).

On the right, the quadrat was divided into 256 2.5x2.5m cells prior to the survey. Cells were distributed among 3 categories: zone 0 grouped all cells crossed by a trail (red cells); zone 1 grouped all cells adjacent to a cell crossed by a trail (beige cells); zone 2 grouped cells distant from a trail, i.e., surrounded by cells of zone 1 (green cells). Note that at the time of creation trails were not strictly parallel straight lines since they had to avoid trees with a dbh ≥ 9.55 cm (black lines).

Description of the long-term experiment– The M’Baïki Experimental Station (3°90’N, 17°93’E) was established in the primary forest of M’Baïki (Lobaye Province, Central African Republic, 110 km southwest to Bangui) in 1981-1982 by the “Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement” (CIRAD, Montpellier, France). The initial objective was to implement a long-term experiment to monitor the effects of different silvicultural treatments on the regeneration of economically interesting tree species (Bedel et al., 1998). For this purpose, ten 9-ha forest plots were randomly selected in the old-growth forest, of which 3 were kept untouched

(controls), and 7 were selectively cut at various intensities between 1984 and 1985. Each plot consists in a 4-ha central square divided in four 1-ha smaller squares (subplots) by ca. 1m-wide trails, and surrounded by a 5-ha buffer zone (Fig. S1: left panel). To conduct censuses annually, another trail system was created, which consisted in “parallel” trails distant of ca. 10m from each other crossing the central square. To create trails, all standing stems (dbh < 9.55 cm) and lianas were removed on a ca. 1m-wide, ca. 4-5m-high corridor. Due to the huge density of vegetation and the need to bypass trees (dbh ≥ 9.55 cm), trails were not exact straight lines, hence were not strictly parallel between each other (Fig. S1: right panel). As a result, ca. 10% of the plot consisted of trails. Each plot is visited once a year for monitoring purpose since 1982, by a group of 3 to 6 persons. Prior to the annual field visit, forest regrowth is removed for trail maintenance purposes.

During annual surveys all stems (dbh ≥ 9.55 cm) are tagged, numbered, georeferenced, botanically identified (directly in the field or later at the herbarium from voucher specimen collected in the field), and their status determined (healthy, damaged, dead). The number of species targeted by botanical surveys was progressively enlarged since 1982, due to evolving research questions:

- from 1982 to 1993, only a set of commercial species were identified;
- since 1994, all standing tree species with a dbh ≥ 9.55 cm are identified;
- between 2008 and 2010, all plant species (except epiphytes) were identified by a professional botanist (Denis Beina); this includes herbs, ferns, palms, lianas, scrubs, shrubs and trees.

References

- Bedel, F., Durrieu de Madron, L., Dupuy, B., Favrichon, V., Maître, H.F., Bar-Hen, A., Narboni, P. 1998. *Dynamique de croissance dans les peuplements exploités et éclaircis de forêt dense africaine: dispositif de M’Baiki en République Centrafricaine (1982–1995)*. CIRAD-Forêt, Montpellier.
- Hawthorne, W.D. 1995. *Ecological Profiles of Ghanaian Forest Trees*. Tropical Forestry Paper 29, Oxford Forestry Institute, Oxford.
- Gourlet-Fleury, S., Beina D., Fayolle A., Ouédraogo, D.Y., Mortier, F., Bénédet, F., Closset-Kopp, D. & Decocq G. 2013. Silvicultural disturbance has little impact on tree species diversity in a Central African moist forest. *Forest Ecology and Management* 304: 322–332.

Appendix S2. Basic data on forest structure and demography of trees over the 1994-2008 census interval.

Table S2.1. Species richness and stem number among quadrats (Q) and zones (Z).

		S_t	S_m	N_{1994}	N_{2008}	N_r	N_m
Q3		391		106	99	22	29
	Z0	319	27.7±8.8	36	34	10	12
	Z1	308	26.5±6.9	40	37	9	12
	Z2	236	26.6±7.7	30	28	3	5
Q4		341		83	85	20	18
	Z0	273	30.5±8.0	33	34	9	8
	Z1	292	30.7±7.0	35	35	7	7
	Z2	218	27.6±6.6	15	16	4	3
Q6		331		117	107	16	26
	Z0	263	26.2±6.8	46	39	3	10
	Z1	263	24.1±5.8	53	50	12	15
	Z2	202	26.1±6.2	18	18	1	1
TOTAL		508		306	291	58	73

S_t = total species richness; S_m = mean number of species per 2.5 x 2.5 m cell ± standard deviation; N_{1994} = number of ≥ 9.55cm-dbh stems in 1994; N_{2008} = number of ≥ 9.55cm-dbh stems in 2008; N_r = number of trees recruited over the 14-yr time interval; N_m = number of trees died over the 14-yr time interval.

Table S2.2. Distribution of the trees among classes of diameter at breast height (dbh) as measured in 2008 per quadrat (Q).

dbh class (cm)	Q3	Q4	Q6
<20	64	53	65
[20-40[27	27	30
[40-60[4	5	8
[60-80[2	0	2
[80-100[1	0	0
>100	1	0	2
Total	99	85	107

Appendix S3. Complete list of indicator species with their indicator value.

Taxon	Z0	Z1	Z2	P
QUADRAT 3				
<i>Hymenocoleus libericus</i> (A. Chev. ex Hutch. & Dalz.) Robbrecht	100	0	0	0.0010
<i>Lomariopsis guineensis</i> (Underw.)Alst.	100	0	0	0.0010
<i>Diospyros mannii</i> Hiern	100	0	0	0.0040
<i>Psychotria peduncularis</i> var. <i>suaveolens</i> (Hiern) Verdc.	100	0	0	0.0040
<i>Rinorea</i> sp.	100	0	0	0.0040
<i>Xylopia aethiopica</i> (Dunal) A.Rich.	100	0	0	0.0040
<i>Marantochloa leucantha</i> (K. Schum.) Milne - Redh.	100	0	0	0.0060
Ngengue nguengue	100	0	0	0.0060
<i>Iodes pierlotii</i> Boutique	100	0	0	0.0070
<i>Irvingia gabonensis</i> (Aubry-LeComte ex O'Rorke) Baill.	100	0	0	0.0090
<i>Mildbraediodendron excelsum</i> Harms	100	0	0	0.0090
<i>Rothmannia urcelliformis</i> (Hiern) Robyns	100	0	0	0.0100
<i>Psychotria kirkii</i> var. <i>mucronata</i> (Hiern) Verdc.	100	0	0	0.0110
<i>Geophila afzelii</i> Hiern	100	0	0	0.0190
<i>Combretum aculeatum</i> Vent.	100	0	0	0.0230
<i>Maranthes glabra</i> (Oliv.) Prance	100	0	0	0.0240
<i>Erythrococca atrovirens</i> (Pax) Prain	100	0	0	0.0320
<i>Trachypodium braunianum</i> (K. Schum.) Bak.	100	0	0	0.0320
<i>Tiliacora dinklagei</i> Engl.	92	2	6	0.0020
<i>Neuropeltis pseudovelutina</i> Lejoly & Lisowski	91	9	0	0.0160
<i>Irvingia grandifolia</i> (Engl.) Engl.	90	10	0	0.0030
<i>Hippocratea vignei</i> Hoyle	90	10	0	0.0070
<i>Stemonocoleus micranthus</i> Harms	90	10	0	0.0090
<i>Triclisia patens</i> Oliv.	89	11	0	0.0120
<i>Geophila repens</i> (L.) I. M. Johnston	80	9	12	0.0040
Kalabè 2	74	4	22	0.0090
<i>Mammea africana</i> Sabine	70	30	0	0.0350
<i>Drypetes floribunda</i> (Müll.Arg.) Hutch.	64	25	10	0.0090
<i>Cuviera longiflora</i> Hiern	63	29	8	0.0170
<i>Entandrophragma utile</i> (Dawe & Sprague) Sprague	57	24	20	0.0080
<i>Rourea thomsonii</i> (Bak.) Jongkind	55	12	33	0.0280
<i>Campylospermum elongatum</i> (Oliv.) Van Tiegh.	0	100	0	0.0320
<i>Neuropeltis acuminata</i> (P. Beauv) Benth.	14	86	0	0.0540
<i>Hexalobus monopetalus</i>	0	0	100	0.0290
Unidentified 1	0	0	100	0.0290
<i>Combretum cinereopetalum</i> Engl. & Diels	0	11	89	0.0380

<i>Chrysophyllum beguei</i> Aubrév. & Pellegr.	0	16	84	0.0510
<i>Salacia longipes</i> (Oliv.) N. Hallé	0	16	84	0.0580
<i>Pachystella brevipes</i> (Baker.) Engl.	0	20	80	0.0560
<i>Ceiba pentandra</i> (L.) Gaertn.	0	27	73	0.0290
<i>Illigera pentaphylla</i> Welw.	21	10	69	0.0100
<i>Petersianthus macrocarpus</i> (P.Beauv.) Liben	14	17	69	0.0020
<i>Tabernanthe iboga</i> Baill.	16	17	66	0.0020
<i>Desplatsia subericarpa</i> Bocq.	0	36	64	0.0420
<i>Macaranga heudelotii</i> Baill.	11	30	59	0.0090
<i>Heisteria parvifolia</i> Smith	12	31	57	0.0170
<i>Grewia pubescens</i> P.Beauv.	21	24	56	0.0360
<i>Motandra senegalensis</i>	30	15	55	0.0140
<i>Iodes africana</i> Welw. ex Oliv.	18	28	54	0.0070
<i>Pteleopsis hylo dendron</i> Mildbr.	14	36	50	0.0470
<i>Diospyros zenkeri</i> (Gürke) F.White	24	27	49	0.0490
<i>Hemandradenia mannii</i> Stapf	32	23	45	0.0180

QUADRAT 4

<i>Dalbergia hostilis</i> Benth.	79	21	0	0.0010
<i>Acacia kamerunensis</i> Gandoger	72	17	11	0.0050
<i>Belenophora coriacea</i> Hoyle	66	34	0	0.0240
<i>Geophila obvallata</i> (Schumach.) F. Didr.	58	32	10	0.0020
<i>Streptogyna crinita</i> P. Beauv.	58	24	18	0.0040
<i>Aubrevillea kerstingii</i> (Harms) Pellegr.	58	27	15	0.0390
<i>Hymenocoleus hirsutus</i> (Benth.) Robbrecht	56	29	15	0.0090
<i>Gouania longipetala</i> Hemsl.	51	32	18	0.0100
<i>Pleioceras</i> sp.	0	0	100	0.0310
<i>Aoranche cladantha</i> (K.Schum.) Somers	0	0	100	0.0350
<i>Irvingia gabonensis</i> var. <i>excelsa</i> (Mildbr.) Okafor	0	16	84	0.0560
<i>Napoleona</i> sp.	0	16	84	0.0560
<i>Morus mesozygia</i> Stapf	22	14	64	0.0050
<i>Chytranthus atroviolaceus</i> Baker f. ex Hutch. & Dalziel	6	35	59	0.0530
<i>Salacia staudtiana</i> var. <i>leonensis</i>	20	22	58	0.0330
<i>Lasiodiscus mannii</i> Hook. f. ex Hemsl.	18	23	58	0.0550
<i>Neuropeltis acuminata</i> (P. Beauv) Benth.	19	26	55	0.0060
<i>Celtis adolfi-friderici</i> Engl.	22	27	51	0.0150
<i>Rhyncosia</i> sp3	25	31	45	0.0040
<i>Triclisia dictyophylla</i> Diels	26	32	42	0.0470

QUADRAT 6

<i>Mallotus oppositifolius</i> (Geiseler) Müll.Arg.	100	0	0	0.0020
<i>Streptogyna crinita</i> P. Beauv.	88	12	0	0.0030
<i>Diplazium sammatii</i>	75	13	12	0.0050
<i>Palisota alopecurus</i> Pellegr.	73	27	0	0.0020
<i>Drypetes klainei</i> Pierre ex Pax	58	25	17	0.0590
<i>Entandrophragma cylindricum</i> (Sprague) Sprague	53	27	19	0.0060

<i>Geophila obvallata</i> (Schumach.) F. Didr.	50	29	21	0.0250
<i>Marantochloa leucantha</i> (K. Schum.) Milne - Redh.	45	28	27	0.0180
<i>Rhinacanthus virens</i> (Nees) Milne - Redh.	45	27	28	0.0300
Kalabè 1	44	25	32	0.0250
<i>Thomandersia laurifolia</i> (T.Anderson ex Benth.) Baill.	42	31	27	0.0260
<i>Lomariopsis guineensis</i> (Underw.)Alst.	0	0	100	0.0050
<i>Tiliacora dinklagei</i> Engl.	0	11	89	0.0190
<i>Chlamydocola chlamydantha</i> (K.Schum.) M.Bodard	14	22	64	0.0010
<i>Pancovia harmsiana</i> Gilg	20	22	58	0.0020
<i>Turraea vogelii</i> Hook. f. ex Benth.	15	28	56	0.0150
<i>Guarea thompsonii</i> Sprague & Hutch.	15	29	56	0.0440
<i>Paullina pinnata</i> L.	14	31	55	0.0490
<i>Drypetes pellegrinii</i> Leandri	29	23	48	0.0110
<i>Drypetes iturensis</i> Pax & K.Hoffm.	25	26	48	0.0560
<i>Manniophyton fulvum</i> Müll. Arg.	26	28	46	0.0020
<i>Angylocalyx pynaertii</i> De Wild.	27	27	46	0.0480
<i>Carapa procera</i> DC.	22	33	45	0.0020
<i>Hypselodelphys scandens</i> Louis & Mullenders	19	35	45	0.0280
<i>Pancovia laurentii</i> (De Wild.) Gilg ex De Wild.	30	27	43	0.0520
<i>Penianthus longifolius</i> Miers	28	30	42	0.0050
<i>Microdesmis puberula</i> Hook.f. ex Planch.	29	32	39	0.0170
<i>Rourea obliquifolia</i> Gilg	27	35	39	0.0540

Z0: trail; Z1: trail edge; Z2: forest interior.

P is the *P*-value of the indicator species analysis. Maximal indicator values are in bold.

Les résultats acquis dans ce chapitre démontrent que sur la durée de l'expérimentation, les infrastructures mises en place pour étudier la dynamique forestière à Mbaïki n'ont pas impacté significativement les paramètres démographiques et la richesse spécifique des communautés végétales des parcelles témoins. Nous pouvons donc raisonnablement utiliser celles-ci comme références pour analyser l'effet des perturbations anthropiques sur la dynamique des peuplements forestiers dans les autres parcelles du dispositif.

Les mesures des taux de mortalité et recrutement effectuées dans ce travail manquent de puissances statistiques, car il est observé peu de morts et de recrues sur la totalité des arbres. L'analyse de survie par le modèle deCox, indépendante des effectifs, permet de faire abstraction de cette absence de puissance statistique.

A noter que ce résultat ne concerne pas seulement les dispositifs expérimentaux installés en forêt tropicale, mais, comme l'a suggéré Ferretti (2014) en commentaire à la publication de nos résultats, le même phénomène est attendu en forêt tempérée et est même susceptible d'être de plus grande ampleur sous l'effet combiné d'une plus faible richesse spécifique et d'une intensité de passage plus importante (Ferretti, 2014 ; voir annexe 1).

Chapitre 4 : Peut-on distinguer les effets respectifs de l'hétérogénéité environnementale, de la dispersion limitée et des interactions interspécifiques dans la distribution spatiale des espèces à l'échelle locale ?

4.1 Introduction

La structure spatiale d'une population d'arbres représente l'organisation des individus dans l'espace. Il existe, en écologie, trois modes de distribution spatiale d'éléments ponctuels : aléatoire, agrégée, régulière ou uniforme (Dajoz, 2003). En forêt, ces trois types de configurations spatiales sont observés suivant l'emplacement des arbres (figure 4.1).

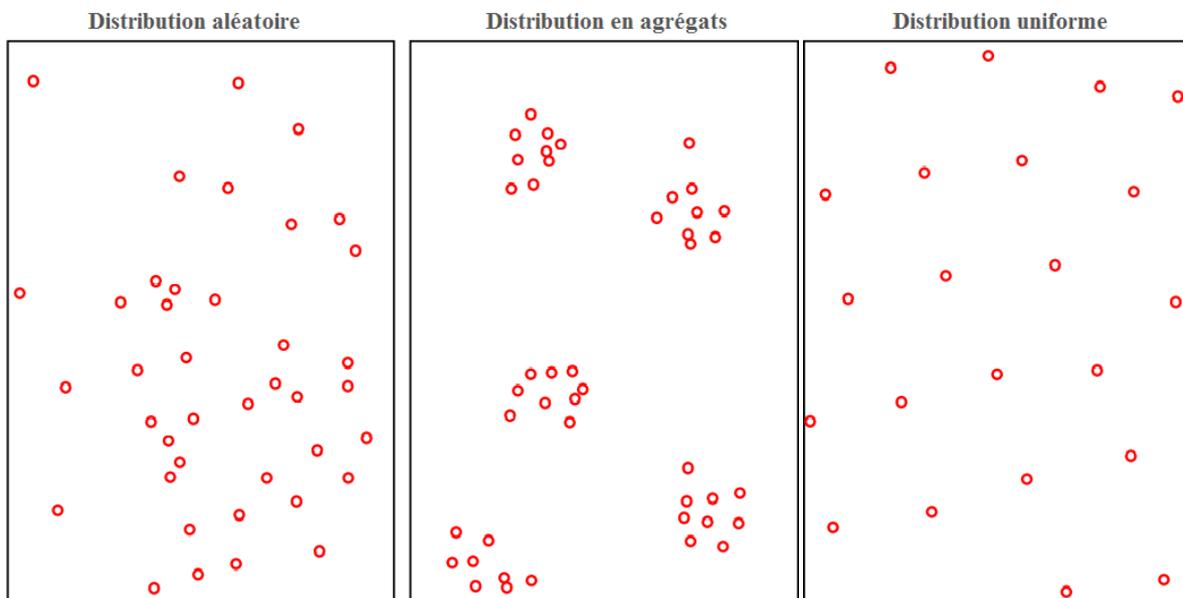


Figure 4.1 : Les trois principaux modes de distribution spatiale

- La distribution peut être aléatoire, lorsque tous les individus ont une même probabilité de s'installer dans l'espace disponible et l'emplacement de l'individu est indépendant de celui des autres ;

- La distribution est dite agrégée, lorsque les individus forment des groupes. La concentration des ligneux se fait alors principalement, là où les conditions de survie sont les plus favorables ou là où sont préférentiellement déposées les diaspores. La probabilité qu'un individu se trouve à proximité d'un autre arbre est alors élevée. C'est le type de répartition le plus fréquemment observé en forêt tropicale (Collinet, 1997 ; He et al., 1997 ; Condit et al., 2000 ; Plotkin et al. 2002 ; Chao et al., 2007, ...) ;

- Enfin, la distribution peut être régulière ou uniforme ou hyperdispersée : cette répartition implique que la distance séparant les individus soit approximativement toujours la même.

Dans ce cas, la probabilité d'avoir un voisin à proximité d'un arbre est réduite. C'est le type de distribution le plus rare (Traissac, 2003).

Les analyses spatiales, dans le but de décrire la structure spatiale des communautés, occupent aujourd'hui une place importante en écologie. Ces dernières décennies, de nombreux travaux se sont intéressés à la structure spatiale des arbres en forêt tropicale, majoritairement en Amérique et en Asie. La nécessité de connaître la distribution spatiale des arbres des forêts tropicales et de comprendre les mécanismes qui la génère a été largement montrée (Haase et al., 1996 ; Goreaud et al., 1999 ; Condit et al., 2000 ; Goreaud, 2000 ; Boyden, 2005 ; Pommerening, 2006, Comita et al. 2007). L'étude des interactions intra- et interspécifiques entre les arbres en forêt tropicale permet de comprendre comment plusieurs centaines d'espèces, dépendantes d'un nombre limité de ressources peuvent coexister sur des surfaces parfois réduites, de la taille d'un seul hectare. Cette distribution spatiale est le résultat des interactions de l'espèce avec son environnement abiotique et biotique. Aussi renseigne-t-elle sur le mécanisme de dispersion et les préférences stationnelles des espèces. En effet, les patrons de distribution spatiale des arbres sont influencés par le mode de dispersion de diaspores des arbres, la variabilité des habitats, les perturbations et les interactions entre les espèces.



Figure 4.2 : Feuillage de *M. cecropioides*, Semboli, 2012

Les études spatiales testant l'attraction, le neutralisme ou la répulsion entre deux espèces sont rares. La difficulté de suivre un grand nombre d'espèces en interaction et l'absence de connaissances sur l'écologie de nombreuses espèces pourraient l'expliquer. La figure 4.3 présente les scénarios possibles de relations spatiales interspécifiques que l'on peut

observer en forêt suivant le tempérament ou autoécologie (a), le mode de dispersion des espèces (b) et les interactions biotiques entre espèces (c).

(a) Relations interspécifiques lié à l'autoécologie des espèces (habitat)

En fonction de leur réponse à la lumière et les corrélations inverses (*trade-off*) entre croissance à la lumière et survie à l'ombre, les espèces d'arbres ont été catégorisées en trois groupes de tempérament. Le tempérament exprime la position des espèces le long d'un axe de niche qui correspond au gradient lumineux. A une extrémité de cet axe, on trouve les espèces pionnières (P), héliophiles strictes dont *M. cecropioides*; à l'autre extrémité, les espèces sciaphiles ou tolérantes à l'ombre (SB). Entre les deux, un troisième groupe se caractérise par un tempérament intermédiaire, les espèces héliophiles non-pionnières (NPLD), qui peuvent se développer au moins partiellement à l'ombre (en général dans les stades juvéniles) et dans les trouées.

M. cecropioides (le parasolier) est une espèce de la famille des Urticaceae. Le parasolier se rencontre dans les forêts humides secondaires d'Afrique, depuis le Sierra Leone et le Liberia jusqu'en Angola. Il s'étend jusqu'à l'est de l'Ouganda, en passant par les forêts du Bassin du Congo. Espèce pionnière, elle colonise les forêts secondaires et les trouées forestières. Les trouées dans la canopée jouent un rôle important dans la germination de ses graines : elles la stimulent. C'est une espèce sarcochore (dont les graines sont totalement ou partiellement charnues dispersée de façon exclusive par les animaux tels que le touraco, la chauve-souris, le singe, l'éléphant).

Dans l'aire d'étude, *M. cecropioides* est une espèce pionnière strictement héliophile qui réagit fortement à l'ouverture de la canopée : dès qu'une trouée survient, cette espèce l'envahit très rapidement et massivement. Grâce à la germination d'un très grand nombre de graines et à une croissance exceptionnellement rapide des plantules, un grand nombre d'individus atteignent le seuil de recrutement très rapidement et bien avant toute autre espèce locale. Son caractère héliophile fait que la population pionnière qui se met en place immédiatement dans une trouée ne « déborde pas » de celle-ci pour coloniser le sous-bois adjacent (Hardy et Sonké 2004). Par conséquent, *M. cecropioides* peut être considéré comme un excellent marqueur des trouées et les groupes de points sur une carte des peuplements reflètent la distribution et la taille des trouées.



représente sur la figure 4.3 (a) un individu d'une espèce héliophile pionnière, *Musanga cecropioides* dans notre étude.

- Les individus de deux espèces héliophiles présenteront une distribution agrégée (relation positive) car ils partageront le même habitat (la trouée, naturelle ou artificielle) ; on dit que ce sont des espèces de chablis (*gap-dependent species*). Il arrive cependant que des individus d'espèces pionnières présentent une distribution « répulsive », quand, par exemple, les individus des deux espèces se trouvent dans des trouées différentes, ou « neutre », notamment quand il n'y a pas assez de tiges pour que l'expression de l'interaction agrégée soit significative.
- Par contre, les individus d'une espèce pionnière et ceux d'une espèce d'ombre seront séparés dans l'espace (relation négative) car ils n'occuperont pas les mêmes habitats (trouées vs. ombre). Les individus de l'espèce d'ombre fuient la lumière des trouées (*gap avoiders*).

- Et le troisième cas de figure concerne l'interaction entre un individu d'espèce pionnière et celui d'une espèce héliophile non-pionnière, souvent généraliste (ou « nomade »). On peut observer soit une attraction, soit une répulsion, soit une relation d'indépendance. La relation d'attraction est expliquée par le fait que les individus de ces deux espèces vont partager le même type d'habitat (trouée). La répulsion est expliquée par le fait que les individus se trouvent dans des trouées différentes ou encore dans des habitats différents (trouées vs ombre). L'indépendance signifie soit l'absence d'interaction, soit le fait qu'il n'y a pas assez de tiges pour exprimer significativement la relation.

(b) Relations interspécifiques suivant la capacité de dispersion des espèces

En fonction du mode de dissémination et l'agent disperseur (ou vecteur), on distingue les espèces à dispersion limitée et celles à dispersion non limitée. La première catégorie concerne les espèces dont les graines sont dispersées à proximité de plante mère telles que les espèces autochones, dépourvues de vecteurs de dispersion. Et la seconde catégorie regroupe les espèces dont les graines peuvent être dispersées sur de longues distances (espèces anémochores et, surtout, zoochores).

- Les individus de deux espèces à dispersion limitée présenteront une répartition agrégée si les pieds parents se situent à proximité l'un de l'autre, puisque les graines seront dispersées à proximité des pieds parents. L'interaction sera répulsive si la distance qui sépare les pieds parents est importante et, de fait, ne permet pas l'attraction. Elle sera neutre quand les espèces présentent une faible abondance ne permettant pas d'exprimer significativement la relation.
- La relation spatiale entre les individus de deux espèces à dispersion non limitée devrait être neutre.

(c) Interactions interspécifiques

L'agrégation hétérospécifique a été considérée, pour la majorité des analyses spatiales, comme l'existence de relations interspécifiques telles que la facilitation (certaines espèces vont favoriser l'installation d'autres). Par contre, la répulsion est liée à la des mécanismes de compétition, comme par exemple l'allélopathie (certaines espèces vont limiter l'installation d'autres en émettant dans le sol ou l'atmosphère des composés chimiques empêchant l'établissement de ces derniers).

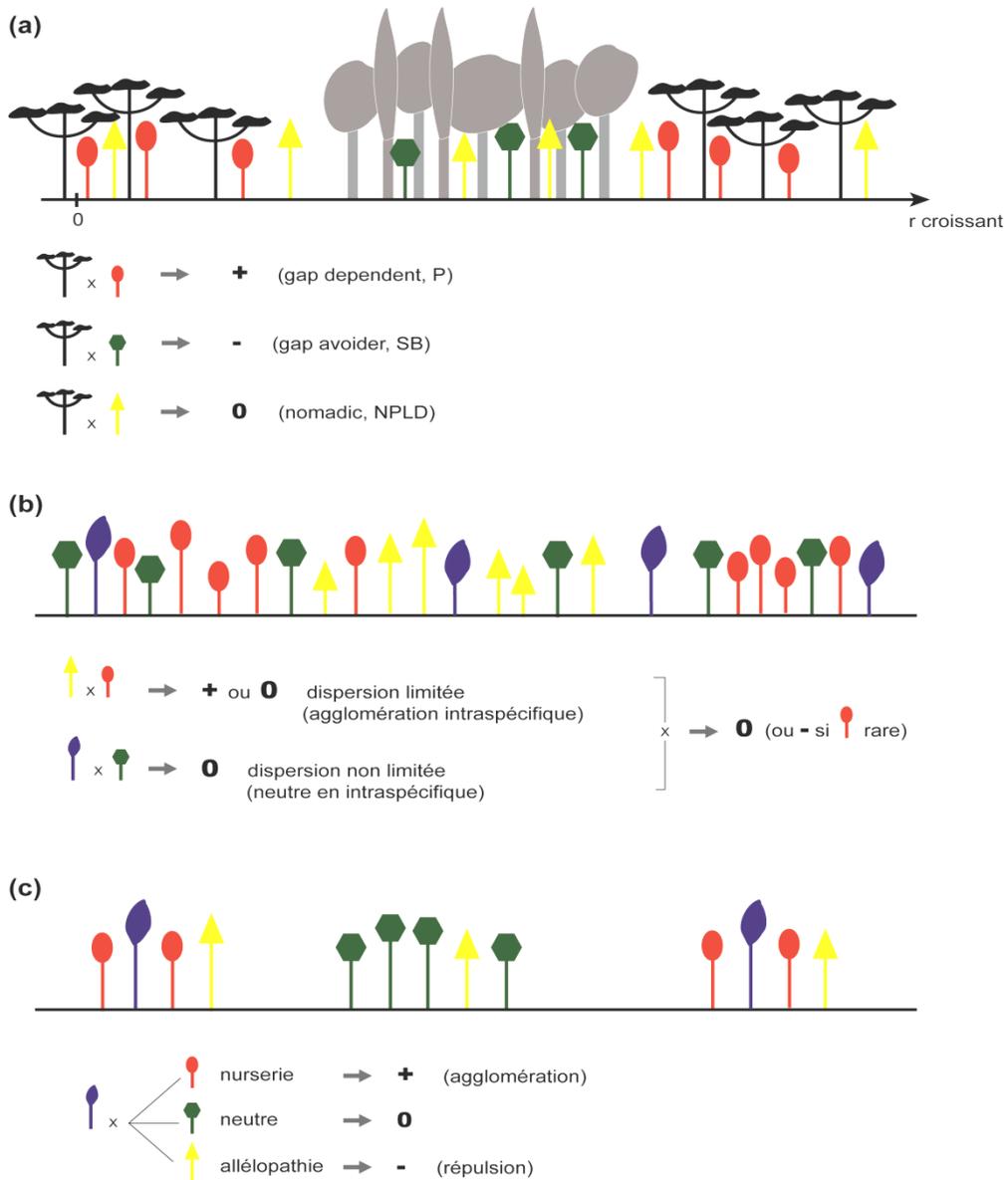


Figure 4.3: Schéma explicatif des types de relation spatiale interspécifique en forêt. (a) en fonction de l'habitat, (b) en fonction du mode de dispersion et (c) en fonction des interactions biotiques entre les espèces.

Pour ce qui est de la représentation mathématique et graphique des espèces, on distingue trois types de relations spatiales interspécifiques (figure 4.4) : l'attraction (+), la répulsion (-) et l'indépendance (0), et pour chacune de ces interactions, nous avons décrit, ci-dessus, le scénario correspondant observé en forêt d'après ce qui précède.



Figure 4.4: Principaux processus sous-jacents aux relations spatiales interspécifiques

Les relations spatiales significatives peuvent décrire soit une préférence pour un habitat ou non, soit l'existence d'une relation entre les espèces. Afin de distinguer l'effet trouée (habitat) des interactions entre espèces, nous avons analysé les relations pouvant exister entre un couple d'espèce (i, j) et *Musanga cecropioides* (figure 4.5) dans les parcelles témoins et pour l'année 2011, car plus récente et nous ne disposons pas de données au-delà de cette année. Cette espèce est l'unique espèce pionnière héliophile stricte qui soit suffisamment abondante sur le dispositif. Nous l'avons considérée comme indicatrice des trouées. Dans les parcelles témoins, les trouées sont dues à la mortalité naturelle des arbres et non à l'exploitation forestière ou la dévitalisation.

Trois types d'interactions peuvent être observés entre les espèces i et j : soit une attraction, soit une répulsion ou encore une indépendance. Et suivant que ce couple d'espèces présente une distribution agrégée ou répulsive ou encore indépendante, on peut distinguer différents scénarios synthétisés sur la figure 4.5.

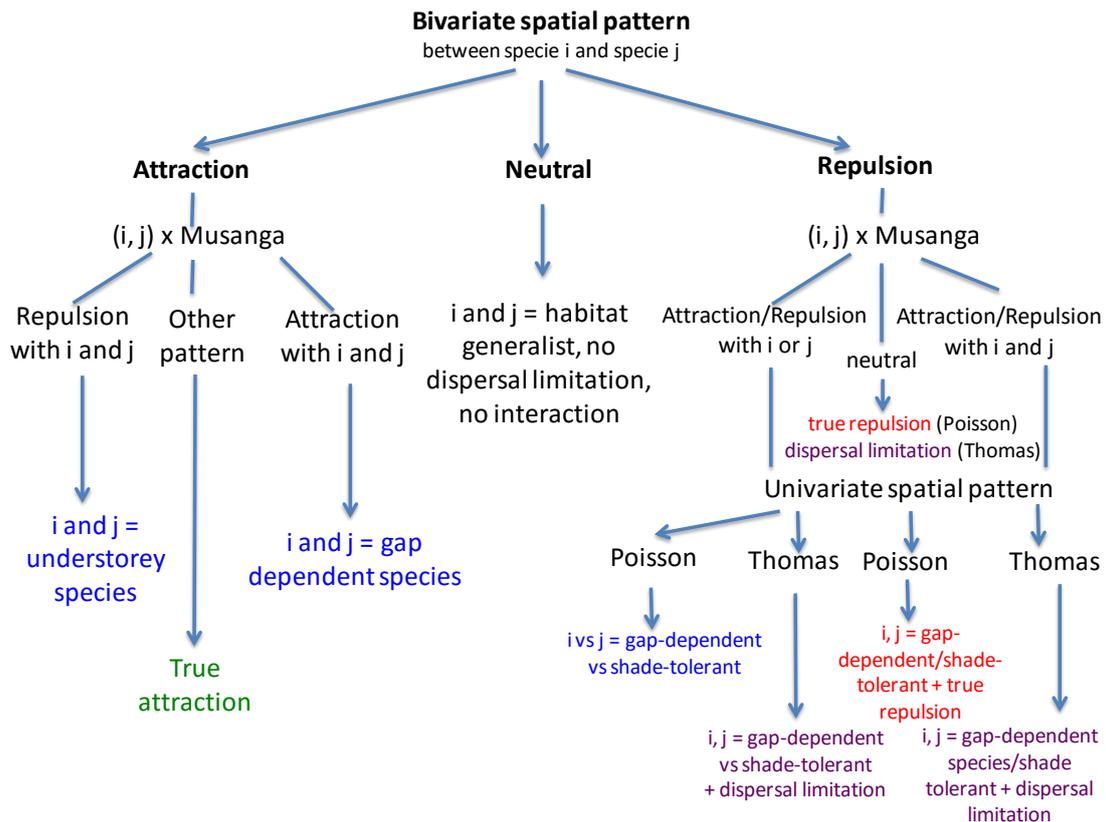


Figure 4.5 : Arbre de décision considérant les possibilités d'interactions entre le couple (i, j) d'espèces quelconques et *Musanga cecropioides*, ainsi que les possibles interprétations afin de distinguer l'effet trouées des interactions entre espèces.

1- Lorsque les individus des espèces i et j s'attirent, ils peuvent présenter trois types d'interaction avec *M. cecropioides* :

- (a) Soit les individus de ce couple d'espèces présentent une interaction négative (répulsion) avec les individus de *M. cecropioides* : ces deux espèces sont alors tolérantes à l'ombre puisque fuyant les trouées ;
- (b) Soit le couple d'espèces (i, j) présente une interaction positive (attraction) avec les individus de *M. cecropioides* : ces deux espèces sont alors inféodées aux trouées ;
- (c) Soit on peut observer d'autres cas de figure tels que le couple (i, j) est indifférent par rapport à *M. cecropioides* (indépendance des espèces i et j par rapport à *M. cecropioides*) ou encore que l'une présente une relation positive avec *M. cecropioides* et l'autre une relation négative. Il peut s'agir alors d'interactions entre espèces ou bien de biais statistiques du fait de la différence du nombre de tiges.

2- Les individus des espèces i et j sont cette fois séparés dans l'espace. Ils peuvent présenter trois types de relations avec *M. cecropioides* :

- (a) Ces 2 espèces bien qu'éloignées l'une de l'autre, présentent le même type de relation positive à l'égard de *M. cecropioides* : elles peuvent être toutes les deux associées aux trouées (et donc à *M. cecropioides*), alors ce sont deux espèces de chablis, mais elles ne colonisent pas les mêmes trouées, d'où la répulsion entre i et j . Par contre, si leurs

individus présentent une répulsion vis-à-vis de *M. cecropioides*, ce sont deux espèces tolérantes à l'ombre ; elles ne colonisent pas les trouées. La limitation de la dispersion entre les espèces *i* et *j* pourrait expliquer pourquoi elles s'évitent l'une l'autre, et cela peut être vérifié à partir des résultats des analyses univariées (chapitre 5.1).

(b) Soit les uns sont attirés (individus de l'espèce *i* par exemple) et les autres (individus de l'espèce *j* par exemple) sont repoussés par *M. cecropioides* : l'espèce dont les individus exprimeront une répulsion avec ceux de *M. cecropioides* seront tolérantes à l'ombre et ceux de l'espèce exprimant une agrégation avec ceux de *M. cecropioides* sont dépendantes des trouées.

(c) Soit les individus des deux espèces ne présentent aucune interaction avec *M. cecropioides*.

3- Enfin, l'indépendance est la relation la plus simple qui puisse exister entre le couple d'espèces (*i,j*) et *M. cecropioides*. L'absence d'interaction et de dispersion limitée ou la différence du nombre de tiges entre les espèces pourrait expliquer ce type de relation spatiale entre les espèces.

L'étude des relations spatiales interspécifiques est souvent complexe du fait qu'il n'est pas évident de séparer les effets de premier ordre (préférence écologique lié à un habitat, un type de sol, ...) de ceux de second ordre (mode de dispersion des diaspores, relations interspécifiques) (Wiegand et al., 2007) car la préférence pour un habitat et les relations interspécifiques non, seulement interagissent mais constituent deux distinctes hypothèses expliquant la co-existence des espèces en forêt tropicale. La variabilité environnemental peut agir à des longues distances (> 15 m) alors que les effets des relations interspécifiques sont limités sur de courtes distances (e.g. 0-15m) (Wiegand et al., 2007 ; Luo et al., 2012, Guo et al., 2013). Les théories de la niche et neutraliste admettent respectivement que des mécanismes déterministes en relation avec les variations environnementales et neutres déterminent la structure spatiale des communautés d'arbres de la forêt tropicale. La topographie, les facteurs édaphiques et les trouées décrivent les variations environnementales alors que les processus neutres incluent la stochasticité démographique et les limites de dispersion. De nombreuses études ont montré le rôle de ces variables environnementales sur la distribution spatiale des arbres en forêt d'Afrique centrale (Chuyong et al., 2011 ; Réjou-Méchain et al., 2011). Sur le dispositif de Mbaïki, Branchereau (2009) démontre l'importance de la dispersion limitée. Celle des facteurs environnementaux sera testée au chapitre 5.2. Dans ce chapitre, nous analysons les relations spatiales interspécifiques dans les parcelles témoins afin de séparer les effets de premier ordre (variabilité environnementale) des effets secondaires (compétition, facilitation).

4.2 Méthodologie

En analyse spatiale, le peuplement forestier est représenté par une liste d'arbres A_i ($i=1, \dots, N$) (figure 4.6).

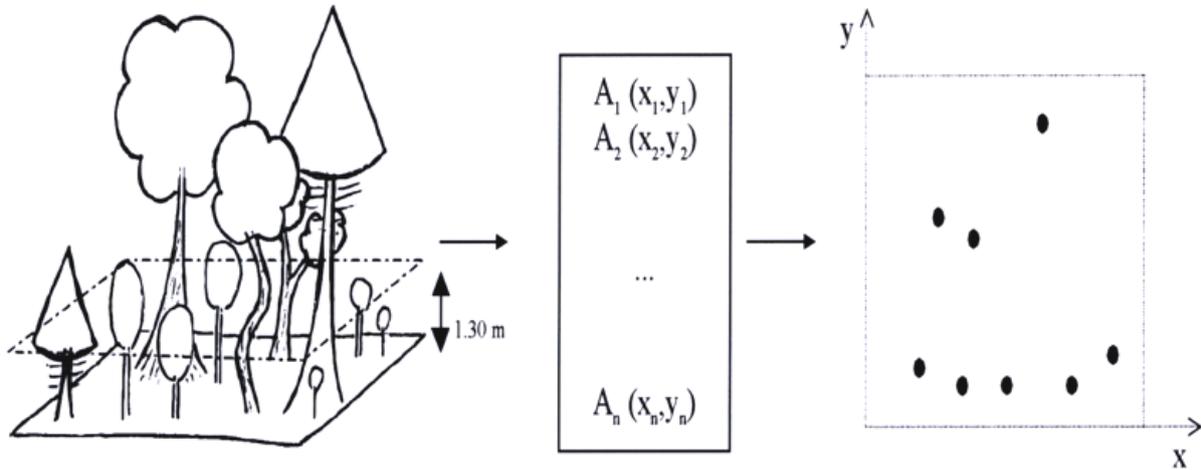


Figure 4.6 : Du peuplement réel à la liste d'arbres et au semis de points (extrait de Goreaud, 2000)

Dans ce chapitre, les analyses spatiales ont été réalisées pour les 37 espèces (tableau 2.4.2) pour l'année 2011 et les parcelles témoins. Elles n'ont concerné que les arbres dont le $dbh \geq 9,55$ cm. Pour chacun des arbres, les informations suivantes ont été renseignées : dbh , coordonnées (x, y) , parcelle, type de perturbation de la parcelle, tempérament, mode de dissémination des diaspores, devenir (mortalité, recrutement, survie). Les coordonnées (x_i, y_i) ont été déterminées en mesurant la distance aux deux bords de la parcelle (figure 2.4.2). L'origine du repère orthonormé a été fixée à l'angle sud-ouest de chaque parcelle. A chaque inventaire, les recrues sont numérotés, géoréférencés et identifiés. Des codes dans la base de données permettent de déterminer l'année de recrutement et de mort de chaque individu.

Il existe différentes méthodes statistiques d'analyses de la répartition spatiale. Elles sont regroupées en deux catégories : celles basées sur les quadrats et celles basées sur la distance (Collinet, 1997 ; Goreaud, 2000). Nous allons utiliser, dans notre étude, une méthode d'analyse de la seconde catégorie : le « *O-ring statistic* ». Nous avons choisi de ne pas présenter ici un état de l'art des techniques d'analyses spatiales. Velázquez et al. (2016) proposent une évaluation des techniques d'analyses spatiales réalisées à ce jour. Nous avons choisi le « *O-ring statistic* » parce que c'est la méthode actuellement reconnue la plus performante et que la nature des données dont nous disposons (cartographie de toutes les tiges par parcelles) s'y prêtait. C'est une méthode non cumulative contrairement au « *K-Ripley* » (Flores, 2005).

La statistique du *O-ring* a été développée par Wiegand et Moloney (2004). C'est une fonction de densité basée sur une probabilité, celle d'observer un point (un arbre dans notre étude) à l'intérieur de la surface délimitée par un rayon r centrée sur un point arbitrairement fixé (l'arbre à partir duquel se fait l'analyse). Le rayon est estimé suivant la formule :

$$O(r) = \lambda g(r)$$

où λ représente l'intensité (densité de tiges par unité de surface) et $g(r)$ la fonction de densité de paires de points (« *pair-correlation function* »). Elle est définie par :

$$g(r) = \frac{K'(r)}{2\pi r}$$

avec $K'(r)$ la dérivée de la fonction K de Ripley et r le rayon.

Cette fonction a l'avantage de ne pas être cumulative, contrairement à la fonction $K(r)$ de Ripley (Wiegand et Moloney, 2004 ; Flores, 2005 ; Lawes et al., 2008). Cette dernière confond les effets à grandes distances avec les effets à courtes distances. En utilisant des anneaux à la place des cercles, il est observé une indépendance statistique des effets par classes de distance (Condit et al., 2000, Wiegand et Moloney, 2004). Il existe deux versions de la statistique *O-ring* : la version univariée $O_{11}(r)$ qui décrit la répartition spatiale de chaque espèce (espèce 1 par rapport à la même espèce 1) et la version bivariée $O_{12}(r)$ qui recherche les relations inter-groupes (espèces 1 *versus* espèces 2) (Goreaud, 2000).

La statistique *O-ring* bivariée a été utilisée pour étudier les interactions interspécifiques. Son expression est la suivante :

$$O_{12}(r) = \lambda_2 g_{12}(r).$$

Il donne le nombre espéré de voisins de l'espèce 2 à une distance r autour d'un point (arbre) quelconque de l'espèce 1 dans la parcelle. λ_2 représente la densité de tige de l'espèce 2. La signification de la fonction $O_{12}(r)$ a été testée en effectuant 99 simulations de Monte Carlo. On parlera de relation d'indépendance pour $O_{12}(r) = \lambda_2$, d'attraction et de répulsion pour $O_{12}(r) > \lambda_2$ et $O_{12}(r) < \lambda_2$ respectivement. L'intervalle de confiance correspond à l'hypothèse d'une distribution indépendante. Il s'agira de répartition en agrégats ou attraction pour des valeurs de $O_{12}(r)$ situées au-dessus de la limite supérieure de l'intervalle de confiance et de distribution régulière ou répulsion pour des valeurs situées en dessous de la limite inférieure (figure 4.7). 99 simulations de Monte Carlo ont été utilisées pour générer l'intervalle de confiance à 99 %.

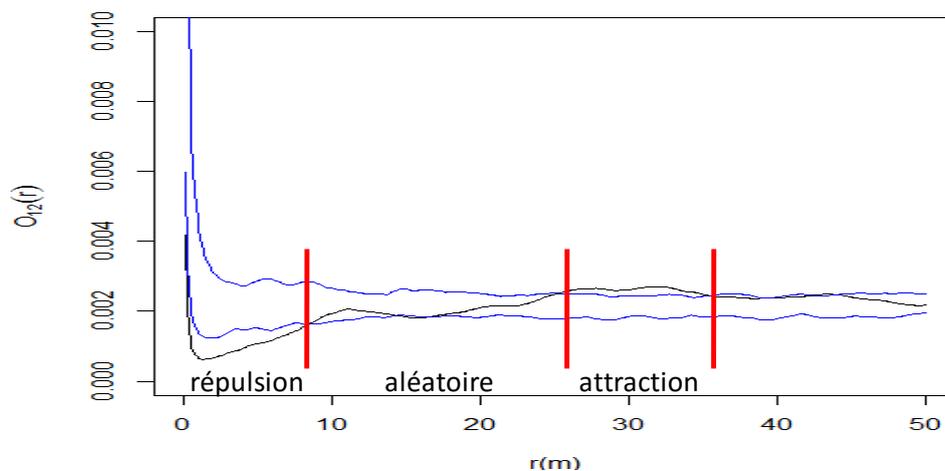


Figure 4.7 : Courbe de O_{12} (en trait noir) de *Musanga cecropioides* (espèce 1) vs. *Angylocalyx pynaertii* (espèce 2). En trait bleu, les limites supérieure et inférieure de l'intervalle de confiance. La structure spatiale d'une espèce est dite aléatoire si la courbe $O_{12}(r)$ est dans l'intervalle de confiance, agrégative (attraction) si elle est au dessus et régulière (répulsion) si elle est en dessous.

4.3 Résultats et discussion

Les annexes 2 à 4 récapitulent les résultats des analyses bivariées pour les parcelles témoins au cours de l'année 2011. Par le biais du *O-ring* bivarié, nous avons réalisé un certain nombre de combinaisons d'interactions possibles entre espèces : 506 (23 x 22) pour la parcelle de Boukoko 1, 552 (24 x 23) pour celle de Boukoko 2 et 756 (27 x 26) combinaisons pour celle de La Lolé. La relation entre les couples d'espèces est majoritairement indépendante : 5, 18 et 13 couples d'espèces présentent des interactions positives significatives dans les parcelles témoins de Boukoko 1, Boukoko 2 et La Lolé, respectivement et 7, 10 et 21 couples une interaction négative dans les parcelles de Boukoko 1, Boukoko 2 et La Lolé. L'interaction négative est majoritairement observée sur la parcelle de La Lolé. La majorité des relations significatives ne sont pas symétriques ; ceci est dû à la différence du nombre de tiges entre les espèces et la faible abondance de certaines de ces espèces. Pour la totalité des 3 parcelles témoins, dix couples d'espèces présentent des interactions significatives symétriques. Il s'agit des couples d'espèces *S. stipulatum* et *T. rubescens*, *S. stipulatum* et *C. preusii*, *C. preusii* et *C. tessmanii* à Boukoko 1. A Boukoko 2, on distingue 3 couples d'espèces : *S. kamerounensis* et *E. oblongum*, *E. oblongum* et *C. preusii*, *E. oblongum* et *R. oblongifolia*. A la Lolé, on en distingue 4 couples : *T. rubescens* et *C. preusii*, *S. stipulatum* et *T. rubescens*, *S. stipulatum* et *C. preusii*, *C. tessmanii* et *C. preusii*. Elles sont majoritairement observées entre espèces zoochores. Deux espèces présentent une relation significative avec *D. seretti*, une espèce autochore. Certains couples présentent un même type d'interaction sur au moins deux parcelles sinon sur les 3 parcelles témoins : c'est l'exemple des couples suivants : *S. kamerounensis* et *D. seretti*, *S. stipulatum* et *T. rubescens*, *R. oblongifolia* et *P. macroceras* qui présentent une relation négative ; les couples d'espèces *P. angolensis* et *T. rubescens*, *G. smeathmanii* et *D. iturensis*, *D. seretti* et *S. stipulatum* qui présentent une relation positive.

Les tableaux 4.1 à 4.3 décrivent les interactions positives, négatives ou neutres des couples d'espèces (*i,j*) avec *M. cecropioides* sur les parcelles témoins. Nous avons souvent les mêmes espèces, mais leur interaction avec *M. cecropioides* varie d'une parcelle à l'autre. Dans aucun cas, les espèces *i* et *j* présentent la même relation significative vis-à-vis de *M. cecropioides* : soit, elles présentent toutes les deux une interaction neutre, soit l'une présente une interaction neutre et l'autre une attraction ou une répulsion avec *M. cecropioides*.

A Boukoko 1 (tableau 4.1), l'interaction entre *M. cecropioides* et les espèces du couples (*i,j*) est soit neutre pour les deux espèces, soit neutre pour l'un et positive ou négative pour l'autre. L'interaction positive entre *M. cecropioides* et les espèces *C. procera* et *S. stipulatum*, qui sont toutes les deux agrégées en intraspécifique, indique leur association aux trouées. Ce résultat avec *C. procera* permet de confirmer son tempérament pionnier (Forget et al., 1999) et non tolérant à l'ombre. Par contre, le caractère tolérant à l'ombre de *S. stipulatum* ne permet pas d'observer une telle interaction de celle-ci avec *M. cecropioides*. Sa répulsion avec *C. preusii* qui est aussi agrégée en intraspécifique permet de dire ce que cette dernière est une espèce de sous-bois, comme l'indique son tempérament. Les autres espèces présentent une interaction neutre avec *M. cecropioides*. Ce sont les espèces *P. angolensis*, *T. rubescens* et *C. tessmanii*.

A Boukoko 2 (tableau 4.2), il n'est observé aucune relation de répulsion entre *M. cecropioides* et les espèces du couple (*i,j*). L'interaction positive pour l'une et neutre pour l'autre est rarement observée. Une seule espèce, *D. iturensis*, tolérante à l'ombre, est agrégée avec *M. cecropioides*. L'interaction neutre avec les espèces suivantes est majoritairement

observée : *T. rubescens*, *C. tessmanii*, *C. preusii*, *S. kamerounensis*, *E. oblongum*, *G. suaveolens*, *G. smeathmanii*, *D. seretti*, *A. pynaertii*, *R. oblongifolia* et *P. macroceras*.

Tableau 4.1 : Relations interspécifiques entre les espèces *i, j* et *M. cecropioides* dans la parcelle témoin de Boukoko 1. Carte : numéro de la figure illustrative correspondante (annexe 5). Les noms des espèces présentant une agrégation conspécifiques sont écrits en gras.

Attraction (i,j)	x <i>Musanga cecropioides</i>			
	Attraction	Neutre	Répulsion	Carte
<i>P. angolensis</i> x <i>T. rubescens</i>		<i>P. angolensis</i> , <i>T. rubescens</i>		a
<i>C. procera</i> x <i>T. rubescens</i>	<i>C. procera</i>	<i>T. rubescens</i>		b
<i>T. rubescens</i> x <i>C. preusii</i>		<i>T. rubescens</i>	<i>C. preusii</i>	c
Répulsion (i,j)				
<i>S. stipulatum</i> x <i>T. rubescens</i>	<i>S. stipulatum</i>	<i>T. rubescens</i>		d
<i>S. stipulatum</i> x <i>C. preusii</i>	<i>S. stipulatum</i>		<i>C. preusii</i>	e
<i>T. rubescens</i> x <i>S. stipulatum</i>	<i>S. stipulatum</i>	<i>T. rubescens</i>		f
<i>C. tessmanii</i> x <i>C. preusii</i>		<i>C. tessmanii</i>	<i>C. preusii</i>	g
<i>C. preusii</i> x <i>S. stipulatum</i>	<i>S. stipulatum</i>		<i>C. preusii</i>	h
<i>C. preusii</i> x <i>C. tessmanii</i>		<i>C. tessmanii</i>	<i>C. preusii</i>	i

A la Lolé (tableau 4.3), c'est plutôt la relation positive qui n'est pas observée entre *M. cecropioides* et les espèces des différents couples (*i, j*). Elle est rarement neutre pour les deux espèces du couple : c'est surtout neutre pour l'un et répulsif pour l'autre. Les espèces présentant une interaction neutre avec *M. cecropioides* sont : *P. angolensis*, *P. macrocarpus*, *S. kamerounensis*, *D. iturensis*, *A. pynaertii*, *S. stipulatum*, *P. macroceras*, *C. tessmanii*, *C. procera* et *M. aubrevillei*. Les espèces suivantes présentent une interaction négative avec *M. cecropioides* : *E. oblongum*, *G. smeathmanii*, *P. laurentii*, *D. seretti*, *G. suaveolens*, *D. pachyphyllum*, *R. oblongifolia*, *T. rubescens* et *C. preusii*.

L'expression majoritaire de la relation interspécifique négative à la Lolé montre que cette parcelle n'est pas homogène (Nguyen et al., 2014).

La majorité des espèces étudiées sont tolérantes à l'ombre. Le tempérament tolérant à l'ombre de certaines espèces explique leur répulsion avec *M. cecropioides*.

Tableau 4.2 : Relations interspécifiques entre les espèces *i, j* et *M. cecropioides* dans la parcelle témoin de Boukoko 2. Carte : numéro de la figure illustrative correspondante (annexe 6). Les noms des espèces présentant une agrégation conspécifiques sont écrits en gras.

Attraction (i,j)	x <i>Musanga cecropioides</i>			Carte
	Attraction	Neutre	Répulsion	
<i>S. kamerounensis</i> x <i>E. oblongum</i>		<i>S. kamerounensis</i> , <i>E. oblongum</i>		a
<i>S. kamerounensis</i> x <i>T. rubescens</i>		<i>S. kamerounensis</i> , <i>T. rubescens</i>		b
<i>E. oblongum</i> x <i>S. kamerounensis</i>		<i>S. kamerounensis</i> , <i>E. oblongum</i>		c
<i>E. oblongum</i> x <i>C. preusii</i>		<i>E. oblongum</i> , <i>C. preusii</i>		d
<i>D. iturensis</i> x <i>G. suaveolens</i>	<i>D. iturensis</i>	<i>G. suaveolens</i>		e
<i>G. smeathmanii</i> x <i>D. iturensis</i>	<i>D. iturensis</i>	<i>G. smeathmanii</i>		f
<i>G. smeathmanii</i> x <i>G. suaveolens</i>		<i>G. smeathmanii</i> , <i>G. suaveolens</i>		g
<i>D. seretti</i> x <i>A. pynaertii</i>		<i>D. seretti</i> , <i>A. pynaertii</i>		h
<i>T. rubescens</i> x <i>C. preusii</i>		<i>T. rubescens</i> , <i>C. preusii</i>		i
<i>C. preusii</i> x <i>E. oblongum</i>		<i>E. oblongum</i> , <i>C. preusii</i>		j
Répulsion (i,j)				
<i>S. kamerounensis</i> x <i>D. seretti</i>		<i>S. kamerounensis</i> , <i>D. seretti</i>		k
<i>E. oblongum</i> x <i>R. oblongifolia</i>		<i>E. oblongum</i> , <i>R. oblongifolia</i>		l
<i>E. oblongum</i> x <i>S. stipulatum</i>		<i>E. oblongum</i> , <i>S. stipulatum</i>		m
<i>D. seretti</i> x <i>E. oblongum</i>		<i>D. seretti</i> , <i>E. oblongum</i>		n
<i>A. pynaertii</i> x <i>P. macroceras</i>		<i>A. pynaertii</i> , <i>P. macroceras</i>		o
<i>R. oblongifolia</i> x <i>E. oblongum</i>		<i>R. oblongifolia</i> , <i>E. oblongum</i>		p
<i>R. oblongifolia</i> x <i>P. macroceras</i>		<i>R. oblongifolia</i> , <i>P. macroceras</i>		q
<i>R. oblongifolia</i> x <i>C. tessmanii</i>		<i>R. oblongifolia</i> , <i>C. tessmanii</i>		r
<i>T. rubescens</i> x <i>P. macroceras</i>		<i>T. rubescens</i> , <i>P. macroceras</i>		s
<i>C. preusii</i> x <i>D. iturensis</i>	<i>D. iturensis</i>	<i>C. preusii</i>		t

A l'exception de *C. procera* dont l'agrégation avec *M. cecropioides* est attendue (car elles sont toutes les deux héliophiles), les autres espèces (*D. iturensis* et *S. stipulatum*) présentant une interaction positive avec *M. cecropioides* sont tolérantes à l'ombre. De ce fait, leur tempérament ne permet pas d'expliquer leur attraction à *M. cecropioides* qui est une espèce pionnière. Sauf, si le tempérament supposé de ces deux espèces (*D. iturensis* et *S. stipulatum*) n'est pas correct : car l'attraction avec *M. cecropioides* suppose qu'elles seraient des pionnières. Des analyses sur d'autres sites pourraient confirmer ou infirmer notre supposition. En ne considérant que cette détermination, les espèces des deux groupes

devraient plutôt être éloignées l'une de l'autre dans l'espace (cf. l'axe de niche correspondant au gradient de lumière). Ces espèces sont souvent décrites comme des arbres de taille petite à moyenne, pouvant atteindre 15 (*S. stipulatum*) à 20 m (*D. iturensis*) de haut. Nous pouvons supposer que leurs individus se régénèrent à l'ombre de *M. cecropioides*. Dans ce cas, leur attraction avec *M. cecropioides* est un exemple d'interaction interspécifique positive : la facilitation.

Tableau 4.3 : Relations interspécifiques entre les espèces *i, j* et *M. cecropioides* dans la parcelle témoin de La Lolé. Carte : numéro de la figure illustrative correspondante (annexe 7). Les noms des espèces présentant une agrégation conspécifiques sont écrits en gras et une répulsion conspécifiques en rouge gras.

x <i>Musanga cecropioides</i>				
Attraction (i,j)	Attraction	Neutre	Répulsion	Carte
<i>P. angolensis</i> x <i>T. rubescens</i>		<i>P. angolensis</i>	<i>T. rubescens</i>	a
<i>G. smeathmanii</i> x <i>D. iturensis</i>		<i>D. iturensis</i>	<i>G. smeathmanii</i>	b
<i>D. seretti</i> x <i>A. pynaertii</i>		<i>A. pynaertii</i>	<i>D. seretti</i>	c
<i>T. rubescens</i> x <i>C. preusii</i>			<i>T. rubescens</i> , <i>C. preusii</i>	d
<i>G. punctata</i> x <i>P. laurentii</i>			<i>G. punctata</i> , <i>P. laurentii</i>	e
<i>C. procera</i> x <i>T. rubescens</i>		<i>C. procera</i>	<i>T. rubescens</i>	f
<i>C. preusii</i> x <i>P. angolensis</i>		<i>P. angolensis</i>	<i>C. preusii</i>	g
<i>C. preusii</i> x <i>G. suaveolens</i>			<i>C. preusii</i> , <i>G. suaveolens</i>	h
<i>C. preusii</i> x <i>T. rubescens</i>			<i>C. preusii</i> , <i>T. rubescens</i>	i
<hr/>				
Répulsion (i,j)				
<i>S. kamerounensis</i> x <i>D. seretti</i>		<i>S. kamerounensis</i>	<i>D. seretti</i>	j
<i>A. pynaertii</i> x <i>P. macroceras</i>		<i>A. pynaertii</i> , <i>P. macroceras</i>		k
<i>R. oblongifolia</i> x <i>P. macroceras</i>		<i>P. macroceras</i>	<i>R. oblongifolia</i>	l
<i>R. oblongifolia</i> x <i>C. tessmanii</i>		<i>C. tessmanii</i>	<i>R. oblongifolia</i>	m
<i>S. stipulatum</i> x <i>E. oblongum</i>		<i>S. stipulatum</i>	<i>E. oblongum</i>	n
<i>S. stipulatum</i> x <i>T. rubescens</i>		<i>S. stipulatum</i>	<i>T. rubescens</i>	o
<i>S. stipulatum</i> x <i>C. preusii</i>		<i>S. stipulatum</i>	<i>C. preusii</i>	p
<i>T. rubescens</i> x <i>S. stipulatum</i>		<i>S. stipulatum</i>	<i>T. rubescens</i>	q
<i>M. aubrevillei</i> x <i>P. macrocarpus</i>		<i>M. aubrevillei</i> , <i>P. macrocarpus</i>		r
<i>C. tessmanii</i> x <i>C. preusii</i>		<i>C. tessmanii</i>	<i>C. preusii</i>	s
<i>C. preusii</i> x <i>S. stipulatum</i>		<i>S. stipulatum</i>	<i>C. preusii</i>	t
<i>C. preusii</i> x <i>C. tessmanii</i>		<i>C. tessmanii</i>	<i>C. preusii</i>	u

Les espèces qui présentent une relation significative (attraction ou répulsion) ou non (aléatoire) avec *M. cecropioides* sont majoritairement zoochores, à l'exception de *D. seretti* qui est une barochore. Cette dernière présente une distribution agrégée en intraspécifique du fait de la dispersion limitée de ses graines et une interaction neutre avec *M. cecropioides*. Elle est séparée dans l'espace (répulsion) avec les espèces *E. oblongum* (deuxième espèce du couple) et *S. kamerounensis* (première espèce du couple) et en agrégation avec *A. pynaertii*, toutes les trois zoochores. Cette répulsion peut être due à sa limitation de dispersion ne lui permettant pas de coloniser d'autres sites favorables. L'interaction positive entre *D. seretti* et *A. pynaertii* peut décrire une même préférence écologique.

L'interaction neutre est difficile à interpréter : ceci n'indique pas obligatoirement une absence d'interaction entre les espèces et *M. cecropioides*. Une faible abondance de l'une ou l'autre des deux espèces pourrait l'expliquer. C'est le cas des espèces héliophiles non pionnières (*P. angolensis* et *C. tessmanii*) qui présentent une interaction neutre avec *M. cecropioides*. Ces espèces peuvent se développer dans les différents habitats (trouées et ombre). Donc en réalité, elles peuvent présenter soit une interaction positive (si les individus de ces espèces sont largement présents dans les mêmes trouées), soit négative (s'ils sont plus localisés à l'ombre) avec *M. cecropioides*. Soit encore, la faible abondance des espèces peut expliquer la distribution aléatoire. Par exemple, les espèces *T. rubescens*, *G. smeathmanii*, *E. oblongum*, *C. preusii* et *D. seretti* présentent une interaction neutre dans une parcelle (La Lolé) et une interaction négative dans une autre parcelle (Boukoko 2) avec *M. cecropioides*. Car elles sont représentées par plus des tiges à Boukoko 2 qu'à la Lolé. C'est le cas par exemple d'*E. oblongum* représentée par 77 tiges à Boukoko 2 contre 11 à la Lolé et *C. preusii* par 130 (Boukoko 2) contre 36 (La Lolé). Cependant, un recrutement élevé à des endroits différents de ceux déjà occupés par les anciennes tiges peut expliquer l'indépendance spatiale. Tel est le cas de pour *D. seretti*, qui a tendance à recruter suivant l'intensité des perturbations.

Le fait que la faible abondance des espèces puisse expliquer l'apparition de l'interaction spatiale interspécifique neutre peut constituer une preuve de l'hypothèse de l'effet de dilution. Des études récentes ont montré que dans les communautés riches en espèces, la prévalence des interactions spatiales est négativement corrélée à la richesse spécifique par le biais de l'effet de dilution (Wiegand et al., 2012 ; Perry et al., 2014 ; Wang et al., 2016). La « stochastic geometry » est une des hypothèses proposée pour expliquer la coexistence des espèces dans les communautés riche en espèce (Mc Gill, 2010). Elle suppose que les individus d'espèces différentes se répartissent de manière aléatoire. L'effet de dilution est une conséquence de l'hypothèse de « stochastic geometry » qui peut masquer, avec l'augmentation de la richesses spécifique, les processus déterministes (Wang et al., 2015). Pour ces auteurs, la limitation de dispersion serait un facteur pouvant aboutir cette stochasticité. Mais la validation cette hypothèse semble n'être que partielle. Certaines études attestent de cet effet de dilution sur la prévalence des interactions indépendantes (Wiegand et al., 2012 ; Perry et al., 2014 ; Wang et al. (2016). Par contre Lan et al. (2012) décrivent, pour les individus adultes, 55,6 % d'interactions interspécifiques significatives sur des distances courtes (0-5m).

Nous avons illustré ces résultats par des cartes (annexes 5 à 7). Nous en présentons ici, quelques unes (figure 4.7).

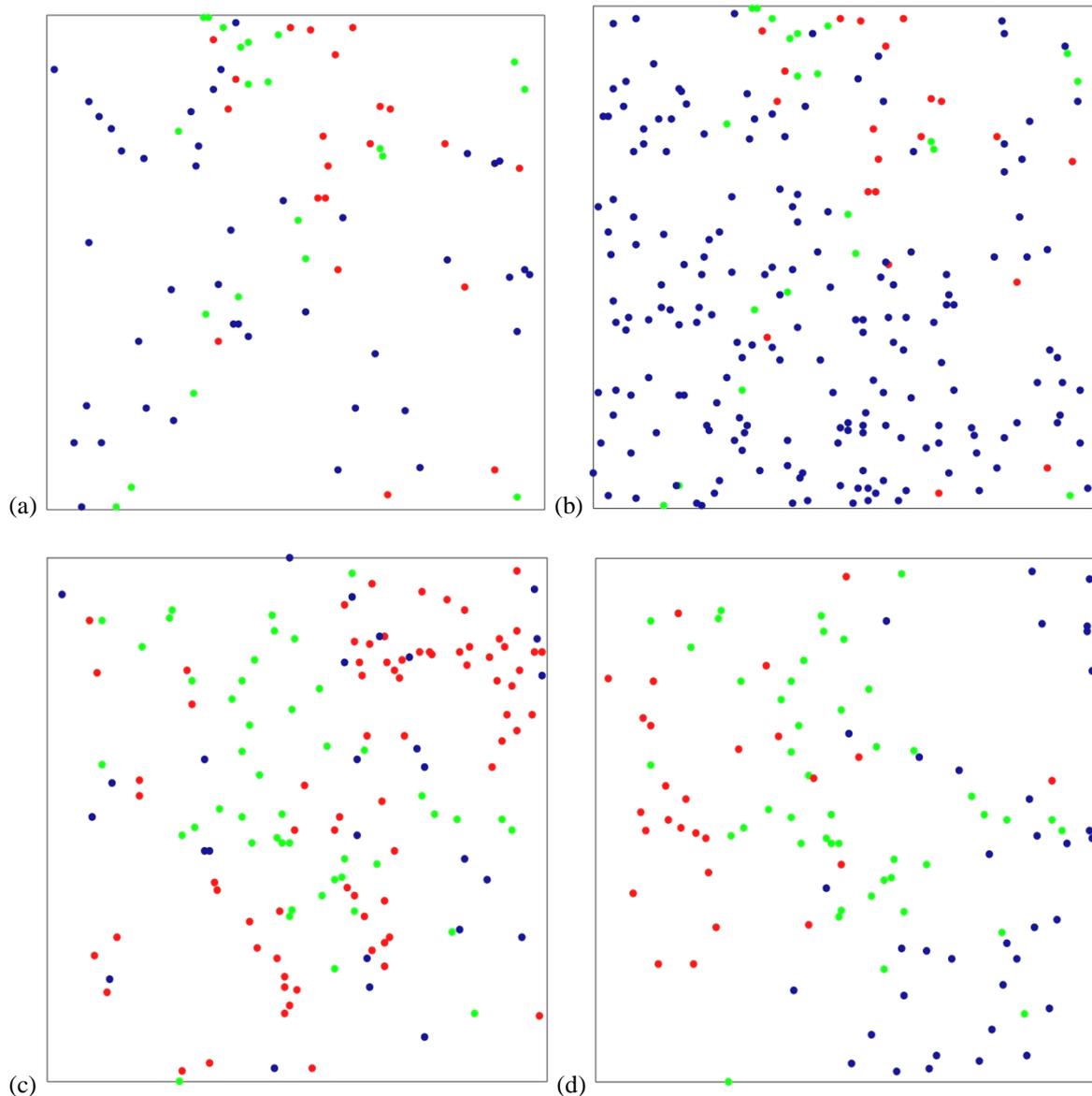


Figure 4.8 : Cartes des relations entre un couple d'espèces et *M. cecropioides* sur la parcelle (200 x 200m) témoin de Boukoko 1 (a) et (b), et de la Lolé (c) et (d). Les points en vert représentent les tiges de *M. cecropioides* ; en rouge la première espèce du couple et en bleu la seconde espèce du couple.

4.4 Conclusion

Les relations interspécifiques sur le dispositif de Mbaïki sont majoritairement non significatives ou indépendantes. Ce résultat pourrait être une preuve de l'effet de dilution. Dans le cas où elles sont significatives, elles sont majoritairement asymétriques. Les relations interspécifiques semblent rarement être des interactions directes entre les espèces (compétition ou facilitation). Sur les 3 parcelles témoins, la répulsion est davantage représentée dans celle de la Lolé, ce qui suggère que cette parcelle n'est pas aussi homogène que nous l'avions précédemment supposé notamment du fait d'affleurements gréseux. Ceci peut aussi signifier que la compétition y est plus élevée que dans les autres parcelles.

En utilisant *M. cecropioides* comme marqueur de trouées, nous avons pu distinguer les relations spatiales liées à la lumière des relations expliquées par le mode de dispersion et des relations interspécifiques. Les résultats de ces analyses spatiales ont permis de confirmer le tempérament de l'espèce *C. procera*. Cependant, les traits fonctionnels de deux espèces tolérantes à l'ombre n'ont pas permis d'expliquer leur agrégation avec *M. cecropioides*, marqueur des trouées ; sauf si en réalité, elles ne sont pas tolérantes à l'ombre.

Chapitre 5 : L'effet des perturbations sur la démographie et la distribution spatiale des espèces impacte-t-il la diversité des ligneux ?

Comme nous l'avons vu en introduction, les mécanismes expliquant les variations de la diversité floristique en forêt tropicale dépendent notamment de l'échelle d'observation ou de la surface d'échantillonnage (Blanc et al., 2003 ; Flores, 2005, Archaux 2009). A l'échelle locale, ce sont les facteurs abiotiques (topographie, nature du sol, humidité...) et biotiques (prédation, compétition intra- et interspécifique,...) qui sont mis en avant pour expliquer une telle diversité. Ces différents facteurs déterminent la distribution des espèces et donc la diversité d'une communauté (Shen et al., 2009 ; Lin et al., 2011 ; Cheng et al., 2012). Aussi, la diversité est supposée augmenter pour des intensités de perturbations intermédiaires (Connell, 1978). La diversité peut être appréhendée à différentes échelles (locales, régionales et globales) par le biais de nombreux indices (richesse spécifique, abondance, indice de Shannon Weaver, d'équitabilité de Pielou, indices de Hill,...) et modèles (courbes rang-abondance, de raréfaction,...). Parmi ces indicateurs, la richesse spécifique constitue le descripteur le plus simple de la diversité aux échelles locale et régionale. Elle décrit le nombre d'espèces par unité de surface ou par nombre d'individus. Elle permet, non seulement de décrire la structure d'un peuplement, mais aussi de mesurer des variations temporelles et spatiales.

Goulet-Fleury et al. (2013) ont montré que les traitements sylvicoles impactaient peu la diversité de la forêt de Mbaïki en ne considérant que la réponse des arbres de $dbh \geq 9,55$ cm. Leur étude a été réalisée sur 28 parcelles d'1 ha chacune. Des études portant sur la structure spatiale des espèces montrent que les individus ou arbres d'une même espèce forment des agrégats à certains endroits d'une parcelle (Goreaud, 2000 ; Boyemba, 2011) : les densités ne sont pas réparties de manière homogène sur la parcelle. Il en est de même pour les interactions interspécifiques : elles n'apparaissent qu'à certains endroits. Ceci suggère que certaines parties de la parcelle sont moins riches en espèces que d'autres. Un autre résultat des analyses spatiales est la modification des patrons de distribution spatiale des espèces par les perturbations (Webber et al., 2010 ; Do Ti et al., 2016) : les modifications peuvent se traduire, soit par une apparition d'interaction positive ou négative après la perturbation, soit l'interaction (positive ou négative) disparaît suite à la perturbation. L'objectif de ce chapitre est (1) de quantifier l'impact des perturbations anthropiques sur la démographie et les patrons spatiaux des espèces ligneuses et (2) de tester l'impact de ces modifications démographiques et spatiales sur la diversité des ligneux à différentes échelles spatiales. Plus spécifiquement, nous visons à tester les hypothèses suivantes :

- plus l'intensité des perturbations est importante, plus les espèces résidentes seront relâchées de la compétition et, par conséquent, plus le taux de mortalité sera faible et plus les taux de recrutement et de croissance seront importants ;

→ Chapitre 5.1

- plus l'intensité des perturbations est importante, plus la compétition intraspécifique sera réduite, réduisant l'effet Janzen-Connell et, donc, les patrons de répulsion ; et plus le grain d'hétérogénéité de la ressource lumineuse sera grossier réduisant les patrons d'agrégations ;

→ Chapitre 5.2

- plus l'intensité des perturbations est importante, plus les relations interspécifiques sont altérées, réduisant les patrons spatiaux d'attraction et de répulsion entre individus hétérosécifiques ;

→ Chapitre 5.2

- comme conséquence des phénomènes précédemment cités, plus l'intensité des perturbations est importante, plus la diversité en espèces ligneuses augmente à des échelles fines.

→ Chapitre 5.3

5.1 Impact de l'exploitation et la dévitalisation sur les processus démographiques d'un peuplement forestier africain

5.1.1 Introduction

Pour permettre d'étudier la dynamique des écosystèmes forestiers, des dispositifs expérimentaux de suivi à long terme ont été installés au sein de ces forêts. Celui de Mbaïki en Centrafrique en est un. La compréhension de la dynamique forestière par le biais des processus naturels (recrutement, croissance et mortalité) permet de mieux appréhender son fonctionnement : la manière selon laquelle les espèces se développent, répondent à la gestion forestière et interagissent les unes avec les autres. De nombreuses études sur la dynamique des peuplements forestiers ont été réalisées pour de nombreuses forêts tropicales, dont les travaux de Bedel et al., 1998 sur le dispositif de Mbaïki. Ces derniers se sont néanmoins limités à certaines essences de valeur commerciale et l'étude a été réalisée sur la période de 1982-1995. Ces travaux démontrent un effet significatif positif de l'intensité de la perturbation sur les trois processus fondamentaux de la dynamique (recrutement, croissance, mortalité) au cours des 5 années qui suivent la mise en œuvre des traitements et cette relation disparaît au-delà.

De nombreuses études ont montré, que l'arbre étant un organisme immobile, des propriétés intrinsèques de l'arbre et les conditions à son voisinage immédiat influent fortement sur sa survie et sa mortalité. La probabilité de survie d'un arbre est censée augmenter avec son âge ou sa taille car, au stade adulte, il peut résister davantage au stress environnemental après accumulation de réserves (Clark et Clark, 1992 ; Uriarte et al., 2004). Bien qu'il soit généralement admis que le taux de survie augmente avec la taille, d'autres travaux ont montré qu'il pouvait diminuer avec la taille (Wang et al., 2012 ; Ma & al., 2014). D'autres facteurs tels que les perturbations anthropiques ou naturelles (ouragans, foudre, etc.) peuvent causer la mortalité des arbres de grande taille (Comita et al., 2009). Aussi, la compétition est négativement corrélée à la taille de l'individu (Weiner, 1990). En outre, les arbres ont tendance à présenter un faible taux de survie lorsqu'il y a plus de voisins conspécifiques que de voisins hétérospécifiques (Hubbell et al., 2001 ; Zhao et al., 2006). Ceci est dû à une forte compétition intraspécifique pour les ressources ou à l'effet des pathogènes et prédateurs spécifiques (Janzen, 1970; Connell, 1971). Il a été également démontré que les relations entre la survie et la taille d'un arbre variaient entre les espèces.

Jusqu'alors, la réponse dynamique du peuplement du dispositif à long terme n'avait pas encore fait l'objet d'étude. Aussi, l'effet de variables telles que la taille des individus et la compétition sur cette réponse n'a pas encore été analysé. C'est ce que nous proposons de faire dans ce chapitre.

Les hypothèses testées dans cette partie gravitent autour de la relation existant entre l'intensité des perturbations et la dynamique du peuplement : plus l'intensité des perturbations est importante, plus les espèces résidentes seront relâchées de la compétition et, par conséquent :

- plus le taux de mortalité des individus résiduels sera faible ;
- et plus les taux de recrutement et de croissance seront importants.

L'exploitation forestière est considérée comme une perturbation puisqu'elle entraîne une destruction partielle de la biomasse en place et, par conséquent, libère l'espace et les ressources (lumière, eau, nutriments) jusque-là utilisés par les individus exploités (et les autres plantes détruites lors des opérations d'exploitation), qui deviennent donc disponibles pour d'autres plantes. La perturbation appliquée modifie donc les caractéristiques du peuplement tels que sa composition, sa structure, les relations intra- et inter-spécifiques... Nous avons souhaité identifier la structure du peuplement après l'application des traitements (1987) en utilisant les indices de rareté et les courbes de rang-abondance.

5.1.2 Méthodologie

Les analyses ci-après ont été réalisées sur l'ensemble des tiges (individus), ainsi que pour les espèces les plus abondantes (nombre de tiges > 10).

Indice de rareté des espèces et courbe rang-abondance

L'indice de rareté quantifie la fréquence à laquelle une espèce est observée dans la parcelle. Il a été calculé pour chacune des espèces présentes dans chaque parcelle en 1987.

La courbe rang-abondance est une représentation graphique de la structure du peuplement, en présentant en abscisses le rang de chaque espèce (de la plus abondante à la moins abondante) et en ordonnées son abondance (relative ou absolue). Elle permet d'évaluer la réponse du peuplement soumis à une perturbation (Magurran, 2004, Blanchard et al., 2007). La lecture des graphiques permet donc de savoir rapidement si la communauté est dominée par quelques espèces à forte contribution spécifique (courbe rang-abondance « creuse ») ou par de nombreuses espèces présentant chacune une faible abondance relative (courbe « oblique »). Chaque parcelle de 4 ha a donc été caractérisée par une courbe rang-abondance et celle-ci a été ajustée aux modèles de distribution des espèces décrits ci-dessous.

Plusieurs modèles de distribution des abondances des espèces ont été proposés dans la littérature. Dans cette étude, nous avons choisi 5 modèles de distribution d'abondance (les plus communément utilisés, McGill et al., 2007) pour ajuster nos courbes:

- Modèle log-normal (Preston), décrivant la relation existant entre le logarithme de l'abondance et le probit du rang. Il reflète une communauté où la majorité des espèces présente des abondances moyennes.

- Modèle géométrique (préemption de la niche), qui décrit une relation linéaire entre les abondances des espèces (transformées en logarithme) et les rangs. Contrairement au modèle de Preston, il correspond à une communauté au sein de laquelle un nombre réduit d'espèces est largement dominant.

- Modèle de Mac Arthur, qui décrit la relation non linéaire entre l'abondance et le rang. Il caractérise un peuplement dans lequel les différentes espèces se partagent une ressource importante du milieu.

- Modèle de Zipf: la loi de Zipf suppose que la fréquence de toutes espèces est inversement proportionnelle à son rang.

- Modèle de Zipf-Mandelbrot, qui décrit un ordre d'apparition des espèces en fonction de leur exigence décroissante à des conditions environnementales. Une espèce ubiquiste apparaîtra très tôt et sera abondante, alors qu'une espèce spécialisée fera son apparition plus tard, quand les premières auront modifié l'environnement, et en petit nombre.

Le modèle qui décrivait le mieux la courbe rang-abondance a été sélectionné à partir des valeurs d'AIC (*Akaike Information Criterion*), le meilleur modèle étant celui présentant la valeur d'AIC la plus faible. Cette représentation permettra alors d'identifier les effets du gradient de perturbation sur le peuplement arborescent.

Les courbes rang-abondance ont été réalisées grâce au package "vegan" du logiciel R.

Indice de compétition

Les perturbations naturelles et anthropiques, l'âge et les dimensions (hauteur ou diamètre) d'un arbre, la compétition intra- et inter-spécifique sont des facteurs dont dépendent le recrutement et la croissance d'un arbre. La compétition est un processus dynamique par lequel les éléments biotiques et abiotiques et les différentes parties de l'arbre interagissent (Ung et al., 1997). C'est un facteur important contrôlant la présence ou l'absence d'une espèce dans les communautés ; il régule la survie, la croissance, la dynamique des populations et la co-existence des espèces (Tilman, 1994 ; Keddy, 2001). La compétition peut être intraspécifique (ou conspécifique : entre les individus d'une même espèce) ou interspécifique (ou hétérospécifique : entre les individus d'espèces différentes). Dans un écosystème forestier, les individus entrent en compétition pour les mêmes types de ressources (la lumière au niveau de l'appareil végétatif aérien, l'eau et les éléments nutritifs du sol au niveau de l'appareil racinaire...). Lorsqu'elle est principalement pour la lumière (tel que dans le cas de l'exploitation forestière), elle est dite unilatérale ou asymétrique (Weiner, 1990 ; Ung et al., 1997 ; Freckleton et Watkinson, 2001, figure 5.1.1.a), la source de lumière étant généralement directionnelle. La compétition est dite symétrique (figure 5.1.1.b) lorsqu'une plante induit une compétition de même force que celle subie de la part de la plante voisine (Cahill et Casper, 2000).



Figure 5.1.1 : Compétitions asymétrique et symétrique

Afin de quantifier l'effet de la compétition des arbres voisins sur la croissance des arbres, de nombreux indices de compétition, se répartissant en deux groupes, ont été développés : ceux indépendants de la distance séparant les arbres en question et ceux distance-dépendants (Gourlet-Fleury, 1998 ; Prevosto, 2005 ; Weigelt et Jolliffe, 2003). Nous avons utilisé un indice de compétition dépendant de la distance, car ce type d'indice est plus approprié dans le cas de peuplements hétérogènes (Prevosto 2005). D'autre part, nous disposons d'informations géoréférencées propres à chaque individu.

Le niveau de compétition subi par un arbre i (CI_i) a été calculé en fonction de son diamètre (dbh_i), celui du voisin j (dbh_j), et la distance les séparant (D_{ij}), en considérant tous les arbres (N) situés dans un cercle de rayon (r) autour de l'arbre i comme des compétiteurs. L'indice de compétition utilisé est celui de Hegyi et a été calculé suivant la formule ci-dessous :

$$CI_i = \sum_{j=1}^N \frac{dbh_j}{dbh_i} \cdot \frac{1}{D_{ij}} \quad (\text{Hegyi, 1978 in Radtke et al., 2003})$$

$$\text{Avec } r = \frac{(dbh_i + dbh_j)}{8}$$

autrement dit, j est un compétiteur si et seulement si $dbh_j \geq 8 \times D_{ij} - dbh_i$; et

$$D_{ij} = \sqrt{(x_i - x_j)^2 + (y_i - y_j)^2}$$

Le dénominateur a été fixé à 8 (Vanhellemont, 2009) car, selon Martin et Ek (1984), cette valeur permet de distinguer autant de compétiteurs que par la méthode d'étalonnage angulaire (Daniels, 1976) qui donne la meilleure corrélation entre la compétition et la croissance diamétrale annuelle (in Vanhellemont, 2009).

Cet indice a été calculé (1) pour tous les individus toutes espèces confondues, (2) pour tous les individus conspécifiques à l'arbre i et (3) pour les individus hétérospécifiques à l'arbre i car les réponses à la compétition dépendent aussi de l'identité de l'arbre voisin et, donc, la compétition intra- et interspécifique sont susceptibles d'avoir des effets différents sur les processus dynamiques d'un peuplement.

Mortalité, recrutement et croissance

La sylvigénèse s'appréhende également par des mesures dynamiques, caractérisant le devenir des arbres qui constituent la communauté et qui est déterminé par trois processus naturels que sont la mortalité, le recrutement et la croissance.

La mortalité et la croissance diamétrale ont été suivies pour les individus présents en 1987. Les paramètres démographiques et de croissance ont été estimés pour la totalité du peuplement ainsi que pour les espèces abondantes, pour la période d'observation de 1987 à 2011.

- Taux de recrutement : le recrutement est défini comme étant le passage d'un individu au-delà d'un certain seuil de taille s'agissant, le plus souvent, d'un diamètre limite (dbh : diamètre de la tige mesuré à 1,30 m) (Favrichon et al., 1998). Le taux de recrutement a été calculé selon la formule ci-dessous :

$$r = \frac{\ln(N_0) - \ln(N'_1)}{t_1 - t_0} \quad (\text{Nebel et al., 2001})$$

Où N_0 : nombre d'individus à t_0 , N'_1 : nombre d'individus à t_1 absents à t_0 , et t_0 et t_1 les bornes de l'intervalle de temps considéré.

- Taux de croissance : la croissance est étudiée par le biais de l'accroissement en taille des individus (hauteur, diamètre). Les études portant sur la croissance en hauteur des arbres sont

limitées en raison des difficultés rencontrées pour mesurer leur hauteur. Nous nous intéressons dans cette étude à la croissance diamétrale. L'accroissement a été calculé en utilisant la formule ci-dessous :

$$RG = \sum_{i=1}^n \left[\frac{\ln(dbht_{t_i}) - \ln(dbht_{t_0})}{t_1 - t_0} \right] / n \quad (\text{Nebel et al., 2001})$$

Avec t_0 et t_1 les bornes de l'intervalle de temps considéré, $dbht_{t_0}$: diamètre à t_0 , $dbht_{t_i}$: diamètre du même individu à t_i , i : individu considéré, n : nombre total d'individus.

- Taux de mortalité : il a été déterminé pour toutes les espèces confondues et pour chaque espèce abondante en tenant compte des individus présents en 1987. La mortalité a été calculée d'après la formule suivante, la plus communément utilisée:

$$m = \frac{\ln(N_0) - \ln(N_1)}{t_1 - t_0} \quad (\text{Condit et al., 1995})$$

Où N_0 : nombre d'individus à t_0 , N_1 : nombre d'individus à t_1 parmi ceux présents à t_0 ; et t_0 et t_1 les bornes de l'intervalle de temps considéré.

Analyses statistiques

Des régressions linéaires généralisées (Generalized linear model, GLM) ont permis d'étudier la relation entre l'intensité de perturbation (en prenant le volume de bois prélevé (ΔG) considéré comme un proxy (Beina, 2011 ; Gourlet-Fleury et al., 2013) et les taux de mortalité, recrutement et croissance. Nous avons aussi testé les effets de la rareté. Des études ont montré que les espèces rares ne se comportent pas de la même manière que les espèces abondantes (Wills et al., 2006). Par exemple, les espèces rares présentent un taux de mortalité faible du fait d'une compétition conspécifique relativement faible, mais elles recrutent moins que les espèces communes.

Afin d'appréhender de manière plus fine, par année, le devenir de ces individus nous avons souhaité représenter le maintien ou la disparition des individus par des analyses de survie. En effet, l'étude de la mortalité par les modèles généralisés de régression linéaire ne nous permet pas de tester ici l'effet de la taille et la compétition individuelle sur la mortalité des arbres et, donc, de déterminer les facteurs susceptibles d'expliquer l'apparition de l'évènement « mortalité » des arbres dans le temps (diamètre ou accroissement). Par contre, les analyses de survie nous donnent cette possibilité (Woodall et al., 2002 ; Woodall et al., 2005 ; Morneau, 2007).

L'analyse de survie est une des approches utilisées pour modéliser la mortalité. Beaucoup plus utilisée en médecine, elle désigne toute analyse de la survenue d'un évènement (par exemple le décès) au cours du temps et en présence de données censurées (données qui ne sont pas complètement observées au cours de l'étude, comprenant par exemple des sujets perdus de vue durant l'étude ou des sujets encore vivants à la fin de l'étude). L'analyse de survie permet de décrire la survie d'un groupe d'individus et de comparer la survie de deux ou plusieurs groupes d'individus afin de déterminer les facteurs susceptibles d'expliquer la survenue de l'évènement (la mortalité) au cours du temps. Les méthodes d'analyses de survie ne s'appliquent pas seulement à l'étude de l'évènement "décès" mais aussi à l'étude de tout évènement susceptible d'apparaître au cours d'un suivi (la survenue d'une maladie, la maturité sexuelle, etc.).

La survenue d'un évènement (décès) au cours du temps est décrite par la courbe de survie. La construction des courbes de survie a utilisé la méthode de Kaplan-Meier, méthode non-paramétrique dans laquelle on calcule une estimation de la probabilité de survie au cours d'un suivi. L'analyse de survie implique de connaître la date de début de suivi (1987, après exploitation) ainsi que celle de fin de suivi (2011). La date de fin de suivi correspond, soit à la date de décès de l'individu (la survie de l'individu est connue), soit à la date de fin de l'étude si l'individu n'est pas mort. Dans ce dernier cas, le temps de survie est dit censuré à droite et la valeur exacte n'est pas connue. Dans cette étude, tous les individus ont été suivis durant toute la période d'étude, mais pour certains la mortalité n'apparaît pas avant la fin de la période de l'observation. Le principe de l'estimation de Kaplan-Meier repose sur la notion d'« être encore en vie après un instant t , c'est être en vie juste avant cet instant t et ne pas mourir à cet instant ». Le fait d'être en vie juste avant l'instant t permet de calculer la probabilité de survie à cet instant et est définie par la fonction de survie $S(t)$. La probabilité de survie en t_{i+1} sachant que l'on est en vie à t_i est estimé par :

$$S(t_{i+1}|t_i) = 1 - (d_i/n_i)$$

avec d_i le nombre de décès dans l'intervalle $[t_i$ et $t_{i+1}]$, n_i le nombre d'individus exposés au risque de décès avant t_i , $n_i = n_{i-1} - d_{i-1} - c_{i-1}$, c_i correspond au nombre de censurés à droite dans l'intervalle $[t_i$ et $t_{i+1}]$.

L'estimation de la probabilité de survivre juste après la date t_i correspond au produit des probabilités conditionnelles de survie et est donnée par la formule ci-dessous:

$$S(t_i) = \prod_{t_i \leq t} \left(1 - \frac{d_i}{n_i} \right)$$

L'intervalle de confiance à 95% associé à la fonction de survie $S(t)$, sous l'hypothèse que $S(t)$ est distribué normalement est, selon la méthode de Greenwood :

$$IC = S(t_i) \pm 1.96(\sigma(S(t_i)))$$

Le risque instantané de décès au temps t est noté $h(t)$ et défini par :

$$h(t) = \lim_{dt \rightarrow 0} \frac{P[T(t+dt)T > t]}{dt}$$

avec T , une variable aléatoire de durée de vie.

C'est une probabilité conditionnelle par unité de temps ; le numérateur correspond à la probabilité de mourir juste après le temps t sachant que l'individu est en vie au temps t . On montre que : $h(t) = -S'(t)/S(t)$ où S la probabilité de survivre au moins jusqu'au temps t et $S'(t)$ la dérivée première de $S(t)$. Ainsi, $S(t) = \exp(-\int h(t)dt)$. Si le risque instantané de décès est constant au cours du temps ($h(t)=c$), alors $S(t)=\exp(-ct)$; c'est-à-dire que la fonction de survie suit une distribution exponentielle.

Le modèle de Cox est une méthode de régression multivariée au même titre que les modèles de régression logistique ou de régression linéaire. Il permet d'exprimer le risque instantané $h(t)$ de survenue de l'évènement étudié (mort d'un arbre) en fonction des facteurs explicatifs. Le risque est spécifié, pour un individu, par :

$$h_i(t) = h_0(t).e^{(X_i(t).\beta_i)}$$

avec $h_0(t)$ est le risque de décès ; X_i regroupe les variables explicatives et β correspond au coefficient de régression.

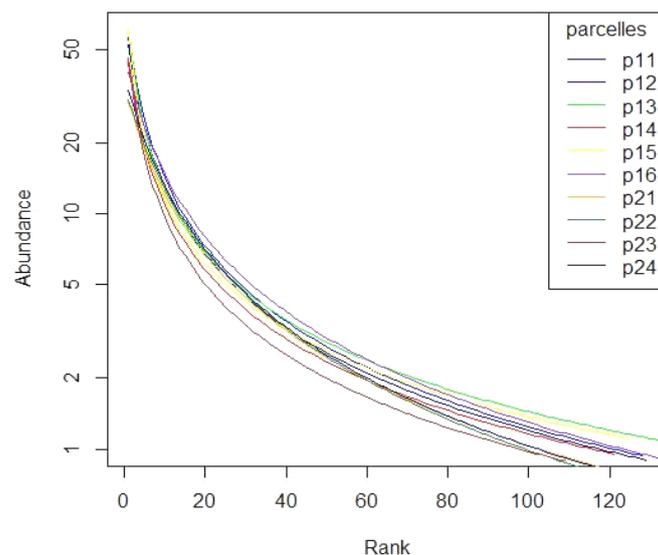
L'analyse de survie n'a concerné que 9 parcelles. La parcelle dont l'intensité de perturbation (ΔG) a été la plus faible (parcelle 12 à Boukoko) n'a pas été conservée pour les analyses. Cette parcelle exploitée et dévitalisée présente une intensité de perturbation inférieure à celle de certaines parcelles exploitées simplement (Boukoko 2 et La Lolé).

Les analyses de survie ont été également réalisées sur l'intervalle 1987-2011, puis sur deux intervalles de 12 ans (1987-1998 et 1999-2011). Elles ont inclus tous les individus vivants en 1987. La base de données utilisée pour ces analyses de survie est un tableau de 18 609 individus (lignes) pour lesquelles les variables suivantes ont été renseignées : année de mort, un indice « 0 » (pour un individu vivant) et « 1 » (pour un individu mort), le type de traitement de la parcelle dans laquelle l'individu identifié est recensé (témoin, exploitation, exploitation+dévitalisation), le diamètre de l'arbre à hauteur de poitrine en 1987, les indices de compétition (total, conspécifique et hétérospécifique) pour l'année 1987. Tout comme pour les analyses démographiques, ces dernières ont été décrites pour toutes les espèces confondues et par essences abondantes. Elles ont été réalisées en utilisant la librairie 'survival' du logiciel R.

5.1.3 Résultats et Discussion

5.1.3.1 Courbe rang-abondance

Pour l'année 1987, les courbes rang-abondance des différentes parcelles sont décrites sur la figure 5.1.3.1 selon le meilleur modèle. Pour toutes les parcelles, le modèle Zipf-Mandelbrot donne le meilleur ajustement des courbes de distribution des abondances. Les courbes étant similaires, il n'est observé aucun effet traitement.



5.1.3.1: Courbes rangs-abondances ajustées selon le modèle de Zipf-Mandelbrot. Parcelles témoins : p13, p16 et p24 ; parcelles exploitées : p11, p14 et p21 ; parcelles exploitées et dévitalisées : p12, p15, p22 et p23.

5.1.3.2 Démographie et croissance sur l'ensemble des arbres du dispositif

Pour toutes les espèces confondues, les taux de mortalité, recrutement et croissance pour la période de 1987-2011 sont reportés dans le tableau 5.1.3.1.

Pour le recrutement, les résultats du GLM (tableau 5.1.3.2) attestent d'une relation négative entre l'intensité de la perturbation et le taux de recrutement : plus on exploite, moins il y a de recrutement. Ce résultat est contraire à notre hypothèse et à ceux de nombreux autres travaux portant sur le recrutement dont ceux de Favrichon (1997) sur les dispositifs des 3 continents et de Bedel et al. (1998) sur celui de Mbaïki, Demeois et al. (2003) sur celui de Parcaou (Guyane). Pour ces derniers, la perturbation a favorisé le recrutement des espèces. Ces différences de résultats peuvent s'expliquer par une colonisation rapide des grandes trouées par des espèces héliophiles telles que *Musanga cecropioides* en début de succession (Beina, 2011 ; Gourlet-Fleury et al., 2013, Decocq et al., 2014) et de grandes herbacées tels que *Megaphrynium sp.*, *Wietfielda sp.* et des lianes, empêchant les graines ou les plantules des ligneux de s'installer et de se développer pour atteindre le seuil critique des 9,55 cm de dbh (à partir duquel nous avons considéré l'individu comme recruté). Favrichon (1997) et Bedel et al. (1998) constatent une augmentation significative de l'abondance des lianes en parcelles exploitées simplement. Ouédraogo et al. (2011) et Gourlet-Fleury et al. (2013) constatent un recrutement massif de *M. cecropioides* dans les parcelles plus perturbées. Aussi, l'extraction des semenciers (dbh > 50 ou 80 cm) ou la raréfaction de la faune peuvent affecter le recrutement. En forêt tropicale, la majorité des espèces d'arbres sont zoochores (70 – 90 %, Muller-Landau, 2007). Donc, la rareté de la faune pourrait expliquer pourquoi les graines de certaines espèces ne pourraient atteindre d'autres sites favorables à leur établissement (Babweteera and Brown, 2010).

Tableau 5.1.3.1 : Taux de mortalité (m), recrutement (r) et croissance diamétrale (RG) annuel moyen (1987-2011) par parcelle (E : exploitée, ED : exploitée et dévitalisée, T : témoin)

Bloc	Traitement	Parcelle	m	r	RG
Boukoko 1	E	11	0.0146	0.0407	0.0096
	ED	12	0.0118	0.0418	0.0122
	T	13	0.0140	0.0551	0.0086
Boukoko 2	E	14	0.0138	0.0283	0.0097
	ED	15	0.0093	0.0316	0.0123
	T	16	0.0115	0.0386	0.0085
Lolé	E	21	0.0139	0.0315	0.0096
	ED	22	0.0133	0.0246	0.0120
	ED	23	0.0178	0.0139	0.0122
	T	24	0.0133	0.0425	0.0090

Pour la croissance, les résultats du GLM montrent une différence significative du taux d'accroissement entre les traitements (tableau 5.1.3.2). En effet la relation entre l'intensité de

perturbation et le taux de croissance diamétrale est significativement positif. Ce résultat corrobore ceux de nombreuses autres études. Les opérations sylvicoles sont à l'origine des ouvertures dans la canopée créant ainsi des conditions favorables à la croissance des arbres déjà installés (et recrutés).

Tableau 5.1.3.2 : Résultat des GLM (GGLM($y \sim \Delta G$)) pour toutes espèces confondues. $y = r$ (taux de recrutement), m (taux de mortalité) ou RG (taux de croissance diamétrale), ΔG : intensité de perturbation.

	coefficient	p	Std. Error
Mortalité	8.5e-07	0.977	±2.803e-05
Recrutement	-0.0004423	0.00253	±0.000102
Croissance	6.075e-05	0.00378	±1.507e-05

Enfin, pour la mortalité, les résultats du GLM ne révèlent pas de différence significative entre les traitements (tableau 5.1.3.2) pour la période d'observation. L'effet des perturbations n'est pas significatif sur le taux de mortalité car il se peut qu'au bout de 24 ans (1987-2011), il ne s'exprime plus. Bedel et al. (1998) ont ainsi trouvé que l'effet des perturbations sur la mortalité des espèces était temporaire : dès 1988, le taux de mortalité au sein des différents traitements n'est pas différent. Cependant, bien que l'intensité des perturbations n'ait pas d'effet significatif sur la mortalité, elle augmente le taux de mortalité dans les parcelles traitées (coefficient positif, tableau 5.1.3.2). Le taux de mortalité, à peine plus élevé, dans les parcelles traitées (E et ED) pourrait être expliqué par la mortalité due aux opérations sylvicoles elles-mêmes (exploitation et dévitalisation) via leurs dégâts collatéraux : arbres renversés lors des travaux d'ouverture de piste, arbres exploités, arbres entraînés par la chute d'un arbre prélevé, arbres dévitalisés.

L'ensemble de ces données atteste de la régénération du peuplement, puisque sur l'ensemble des parcelles, la densité et le volume sur pied augmentent. En effet, les arbres croissent en diamètre (croissance radiale) et les taux de recrutement sont plus importants que ceux de mortalité (tableau 5.1.3.1).

5.1.3.3 Démographie et croissance par espèce

Les résultats des GLM sont reportés dans le tableau 5.1.3.3

Pour le recrutement, il est observé un effet significatif des traitements sylvicoles sur le taux de recrutement de trois espèces (tableau 5.1.3.3) : un effet négatif pour deux (*Entandrophragma cylindricum* et *Anonidium mannii*), un effet positif pour une (*Synsepalum stipulatum*). Un effet négatif peut s'expliquer par une mortalité élevée dans les stades précédant le recrutement ou de la diminution du nombre de diaspores dispersées suite à l'exploitation des pieds mères (cas de l'espèce *E. cylindricum*) (Flores, 2005).

Un effet positif de la rareté sur le taux de recrutement est observé pour les espèces *Dasylepis seretti*, *Garcinia smeathmanii*, *Peterscianthus macrocarpus* et *Pycnanthus angolensis* : pour ces espèces la régénération est plus élevée que pour des espèces plus abondantes. Les travaux de Bedel et al. (1998) ont montré que, par rapport aux parcelles

témoins, le taux de recrutement de l'espèce *E. cylindricum* est moins élevé dans les parcelles exploitées, alors qu'en parcelles exploitées dévitalisées, il est plus élevé. En utilisant la méthode de recrutement pondéré, ces auteurs montrent un faible effet de l'exploitation sur le taux de recrutement de certaines espèces.

Les raisons évoquées ci-dessous peuvent expliquer pourquoi il n'est observé aucun effet significatif des traitements sylvicoles sur le taux de recrutement de la majorité des espèces :

- A la fin de la période de notre étude, ces traitements n'ont plus d'impact sur le recrutement de ces espèces. Bien que limitée aux essences commerciales, Bedel et al. (1998) constatent une augmentation du taux de recrutement de ces essences immédiatement après l'exploitation (1988) mais qui s'atténue entre 4 et 5 ans après la mise en œuvre du traitement,
- Pour ces espèces, il y a un manque de graines dû à la limitation de la dispersion ou de leur production (il n'y a pas assez d'arbres adultes ou de semenciers),
- Les graines de ces espèces ne germent pas ou les régénérations n'atteignent pas le seuil diamétral de recrutement dans les trouées, c'est-à-dire dans des conditions *a priori* favorables à leur installation,
- Enfin la compétition interspécifique est trop importante du fait de la colonisation rapide des trouées par les espèces héliophiles à croissance rapide, d'herbacées et lianes.

Neuf espèces sur les 37 étudiées présentent un taux de croissance qui augmente avec l'intensité de perturbation (tableau 5.1.3.3). Il s'agit des espèces *Celtis tessmanii*, *Cola ballayi*, *Dasylepis seretti*, *Diospyros iturensis*, *Garcinia smeathmanii*, *Manilkara mabokoensis*, *Pausinystalia macroceras*, *Peterscianthus macrocarpus* et *Staudtia kamerounensis*. Des effets positifs ou négatifs de la rareté sont également observés sur la croissance de certaines espèces. L'effet de l'interaction entre l'intensité des perturbations et la rareté n'est quant à elle observée que pour une seule espèce (Tableau 5.1.3.3).

L'absence d'effet significatif de l'intensité de perturbation sur la croissance de la majorité des espèces peut s'expliquer par le fait qu'il ne s'exprime plus au bout de 24 ans (tel est le cas de l'espèce *M. cecropioides* qui ont une durée de vie courte) ou parce que les individus de ces espèces ne croissent presque plus parce qu'ils ont atteint leur diamètre maximal.

L'intensité des perturbations n'a aucune incidence significative sur le taux de mortalité des espèces abondantes. Le fait qu'une espèce soit rare ne la rend pas plus vulnérable à la mortalité : la covariable « rareté » est non significative pour la majorité des espèces. Un effet négatif de l'interaction entre le volume de bois prélevé et la rareté sur le taux de mortalité des espèces *Garcinia smeathmanii* et *Peterscianthus macrocarpus* est observé. Pour l'espèce *P. macrocarpus* cet effet peut être dû au fait que l'exploitation ne favorise pas sa régénération (c'est une espèce exploitable et il a été montré que le type d'exploitation forestière appliquée en Afrique ne favorise pas la régénération des espèces exploitées) et que pour cette espèce, la compétition (un des facteurs augmentant la mortalité) est très négligeable. Le mode de dispersion de l'espèce *G. smeathmanii*, zoochore, pourrait expliquer le fait que les individus de cette espèce ne se trouvent pas aux mêmes endroits et donc un faible effet de la compétition. Un effet positif de cette interaction est observé sur le taux de mortalité de l'espèce *Cola lateritia* (tableau 5.1.3.3). Les raisons pour lesquelles il n'est observé aucun effet significatif des traitements sylvicoles sur le taux de mortalité de la majorité des espèces sont les mêmes que celles développées plus haut (annulation de l'effet au cours du temps).

D'une manière générale, aucun effet significatif des traitements sylvicoles sur les paramètres démographiques et la croissance n'a été retrouvé. Par conséquent, nous pouvons affirmer que :

(1) l'hypothèse d'une diminution du taux de mortalité des rémanents n'est pas validée car aucun effet significatif des traitements appliqués n'a été trouvé sur la mortalité ni pour l'ensemble des tiges, ni pour les espèces abondantes.

(2) l'hypothèse d'une augmentation du taux de recrutement n'a pas été vérifiée. En effet, de façon inattendue, 24 ans après l'application des traitements sylvicoles, le taux de recrutement, pour l'ensemble du peuplement et les espèces abondantes, est négativement corrélé à l'intensité de perturbation.

(3) l'hypothèse d'une augmentation du taux de croissance des tiges d'avenir a été vérifiée car pour l'ensemble du peuplement et pour beaucoup d'espèces, il a été observé une relation positive entre l'intensité des perturbations et le taux de croissance.

Tableau 5.1.3.3 : Sorties du GLM par essence. M1 (effet fixe=effet de l'intensité de perturbation ; G), M2 (effet de la rareté ; R), M3 (effet de l'interaction G et R). *0.01 < p < 0.05 ; ** 0.001 < p < 0.01

N°	Espèce	Mortalité			Recrutement			Croissance		
		M1	M2	M3	M1	M2	M3	M1	M2	M3
1	<i>E. cylindricum</i>	ns	ns	ns	*(-)	G x R*(-)	ns	ns	ns	ns
4	<i>E. angolense</i>	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
19	<i>P. angolensis</i>	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
22	<i>S. kamerounensis</i>	ns	ns	ns	ns	ns	ns	*(+)	G*(+)	ns
25	<i>E. oblongum</i>	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
33	<i>P. macrocarpus</i>	ns	ns	G x R*(-)	ns	*(+)	ns	**(+)	G**(+)	ns
36	<i>C. ballayi</i>	ns	ns	ns	ns	ns	ns	*(+)	*(-)	*(+)
101	<i>D. iturensis</i>	ns	ns	ns	ns	ns	ns	*(+)	G*(+)	ns
109	<i>G. smeathmanii</i>	ns	ns	R*(+) ; G x R* (-)	ns	G*(-). R*(+)	ns	**(+)	**(+)	ns
143	<i>P. laurentii</i>	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
162	<i>M. cecropioides</i>	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
212	<i>A. mannii</i>	ns	ns	ns	*(-)	ns	ns	ns	ns	ns
216	<i>D. seretti</i>	ns	ns	ns	ns	*(+)	R*(+)	*(+)	G**(+) ; R**(+)	
218	<i>A. kerstingii</i>	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
220	<i>G. suaveolens</i>	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns

224	<i>C. toka</i>	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
227	<i>D. pachyphyllum</i>	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
229	<i>S. trimera</i>	ns	ns	ns	ns	ns	G**(+); R**(+); G x R** (-)	ns	ns	ns
237	<i>M. mabokoensis</i>	ns	ns	ns	ns	ns	ns	**(+)	*(+)	ns
243	<i>C. adolfo-federici</i>	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
246	<i>A. pynaertii</i>	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
254	<i>C. lateritia</i>	ns	ns	R*(+)	ns	ns	ns	ns	ns	ns
259	<i>R. oblongifolia</i>	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
261	<i>S. stipulatum</i>	ns	ns	ns	*(+)	ns	ns	ns	ns	ns
265	<i>C. pachyceras</i>	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
266	<i>T. rubescens</i>	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
277	<i>G. punctata</i>	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
279	<i>P. macroceras</i>	ns	ns	ns	ns	ns	ns	*(+)	*(+)	ns
284	<i>M. aubrevillei</i>	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
287	<i>C. tessmanii</i>	ns	ns	ns	ns	ns	ns	*(+)	G*(+)	ns
300	<i>T. prieuriana</i>	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
303	<i>C. procera</i>	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
306	<i>T. madagascariense</i>	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns

324	<i>D. canaliculata</i>	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
325	<i>L. cupanoides</i>	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
559	<i>C. preusii</i>	ns	ns	ns	ns	ns	G x R*(-)	ns	ns	ns
713	<i>S. pustulata</i>	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns

5.1.3.4 Analyses de survie

Nous avons supposé que pour certaines espèces, l'absence de la compétition pouvait expliquer la baisse de la mortalité. Nous avons utilisé l'analyse de survie pour évaluer l'effet du diamètre initial (dbh en 1987) et de la compétition individuelle (CI) sur la mortalité.

Pour l'année 1987, la majorité des espèces étudiées (32 espèces) ne subissent pas localement de compétition conspécifique sur aucune des parcelles, car elles présentent une valeur nulle de l'indice de compétition intraspécifique. Ce qui suggère qu'autour de ces arbres, il y a plus de compétiteurs hétérospécifiques que conspécifiques. Les espèces présentant un indice de compétition intraspécifique non nul sont : *Staudtia kamerounensis*, *Garcinia smeathmanii*, *Dasylepis seretti*, *Trichilia rubescens* et *Musanga cecropioides*.

Les modèles de Cox à risques proportionnels ont été utilisés pour évaluer les relations entre le risque de mortalité et l'intensité des perturbations pour toutes les tiges confondues et pour chaque espèce abondante. Les effets d'autres covariables telles que le diamètre à hauteur de poitrine en 1987, les indices de compétition globales, conspécifiques et hétérospécifiques en 1987 ont été également testés.

Sur l'ensemble des arbres du dispositif

a) Sur l'intervalle de temps 1987-2011

Pour toutes les espèces confondues et en fonction des traitements appliqués, les résultats montrent uniquement un effet significatif de l'exploitation sur le risque de mortalité des arbres du peuplement (tableau 5.1.3.4). L'exploitation augmente le risque de mortalité d'un arbre d'un facteur 1,093 en comparaison à des parcelles témoins. L'effet de l'exploitation couplée de la dévitalisation, par contre, n'est pas significatif sur le risque de mortalité des arbres mais cette modalité de traitement sylvicole diminue le risque de mortalité des arbres d'un facteur 0.959 en comparaison des parcelles témoins.

Tableau 5.1.3.4 : Valeurs de risque relatif (IC 95%), des coefficients et p pour les différentes variables. T1 : témoin ; T2 : exploitation et T3 : exploitation+dévitalisation.

Variable	coef	Risque relatif	IC 95%	p
T1 vs T2	0.08861	1.0927	1.0231 - 1.167	0.00828
T1 vs T3	-0.04206	0.9588	0.8951 - 1.027	0.23040
Diamètre	0.002498	1.0025	1.0007 - 1.004	0.00739
Compétition	-0.02897	0.9714	0.9520 - 0.9913	0.00507

Le diamètre et la compétition ont un effet significatif sur le risque de mortalité des arbres du dispositif : le premier augmente le risque de mortalité d'un facteur 0.0025. La probabilité de survie baisse lorsque le diamètre augmente. Ceci rejoint les résultats de Bedel et al. (1998) qui ont constaté que la mortalité la plus importante a été observée pour les arbres de gros diamètres (dbh ≥ 60 cm). Cela peut s'expliquer par l'état de sénescence des arbres. La compétition a un effet significatif négatif sur le risque de mortalité : plus l'intensité de perturbation est élevée, plus la compétition est faible et, donc, plus l'arbre a de chance de survivre. Ce dernier résultat est conforme à ce qui est observé en forêt tropicale, car la compétition a été réduite par l'exploitation et la dévitalisation ainsi que par la mortalité qui s'en suit.

L'interaction entre le diamètre à hauteur de poitrine et l'indice de compétition a un effet négatif sur le risque de mortalité ($p= 0.004$).

Tableau 5.1.3.5 : Estimation de la probabilité de survie selon la méthode de Kaplan-Meier (toutes espèces confondues)

t_i	n_i	d_i	$S(t_{i+1} t_i)$	$S(t_i)$
1	18609	254	0.986	0.986
2	18355	315	0.982	0.969
3	18040	226	0.987	0.957
4	17814	418	0.976	0.935
5	17396	193	0.988	0.924
6	17203	207	0.987	0.913
7	16996	250	0.985	0.900
8	16746	202	0.987	0.889
9	16544	227	0.986	0.877
11	16317	354	0.978	0.858
13	15963

La courbe de survie (figure 5.1.3.2) illustre l'évolution de la survie (toutes espèces confondues) en fonction du temps : en abscisses la durée du suivi en unité de temps et en ordonnées la probabilité cumulée de survie. La probabilité de survie est plus élevée dans les parcelles témoins en début d'étude que dans les parcelles perturbées.

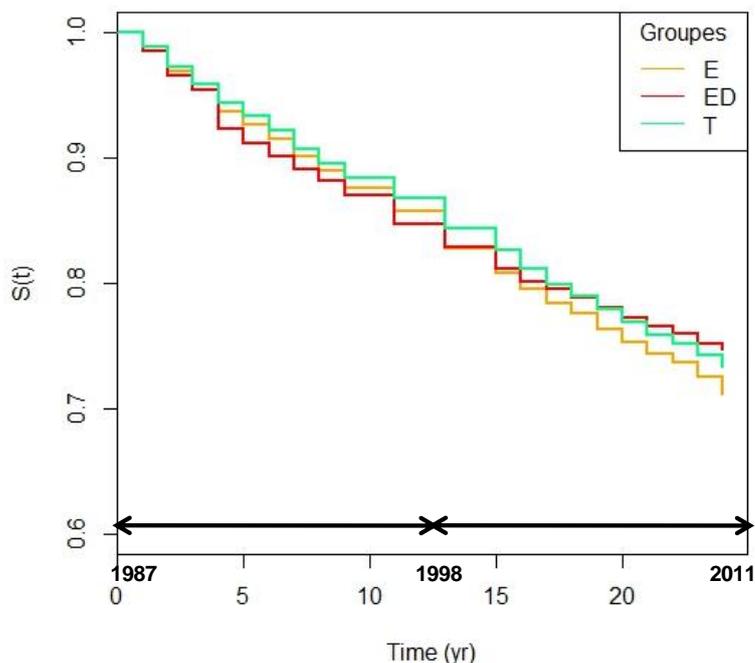


Figure 5.1.3.2 : Courbe de survie pour l'ensemble du peuplement (T1 : les parcelles témoins, T2 : les parcelles exploitées et T3 : les parcelles exploitées dévitalisées)

Dans la mesure où les conditions de survie changent au cours du temps (figure 5.1.3.2), nous avons choisi affiner notre analyse en découpant le temps de suivi en 2 périodes (avant et après décrochement) séparément.

b) Sur les intervalles de temps 1987-1998 et 1999-2011

Les résultats montrent un effet très significatif du traitement « exploitation + dévitalisation » sur le risque de mortalité sur les deux intervalles de temps considérés (tableau 5.1.3.6). Pour la première période (1987-1998), le risque de mortalité dans les parcelles dévitalisées est augmenté par rapport au témoin, alors que dans la seconde période (1999-2011), le risque de mortalité est diminué (tableau 5.1.3.6, coefficient négatif). Le risque de mortalité est élevé sur la première période à cause des conséquences liées au traitement (mort sur pied, mort causé par la chute d'un autre arbre). Il est réduit sur la seconde période car la mortalité deviendrait principalement d'origine naturelle.

Tableau 5.1.3.6 : Valeurs de risque relatif (IC 95%), des coefficients et p pour les différentes variables sur les deux intervalles de temps 1987-1998 et 1999-2011

Période	Variable	coef	Risque relatif	IC 95%	p
1987-1998	T2	0.0837	1.087	0.990 - 1.199	0.079
	T3	0.1588	1.172	1.068 - 1.286	0.0078
	Diamètre	0.00099	1.001	0.998 - 1.004	0.453
	Compétition	-0.044	0.956	0.929 - 0.984	0.0022
1999-2011	T2	0.0943	1.0089	1.0017 - 1.205	0.0459
	T3	-0.2868	0.7506	0.676 - 0.832	6.04e-8
	Diamètre	0.0040	1.0041	1.005 - 1.0067	0.0016
	Compétition	-0.128	0.9873	0.959 - 1.016	0.384

Bien que, sur les deux périodes, l'exploitation augmente le risque de mortalité des arbres, son effet n'est significatif que sur la deuxième période (tableau 5.1.3.6). La mortalité lente des arbres endommagés lors de l'exploitation peut l'expliquer cette significativité que 12 ans après.

Le diamètre augmente le risque de mortalité des arbres sur les deux périodes avec un effet significatif au cours de la seconde période. La mortalité des grands arbres peut s'expliquer par leur état de sénescence. Des travaux ont montré que les grands arbres sont plus sensibles au stress hydrique que ceux du sous-étage (Condit et al., 1995 ; Clark et Clark, 1996), notamment en cas de sécheresse due au phénomène El Nino (Bedel et al., 1998).

L'effet de la compétition, bien qu'il soit très significatif sur la période de 1987-1998, diminue le risque de mortalité sur les deux intervalles de temps. Les traitements appliqués sur le dispositif ont créé des ouvertures dans la canopée réduisant ainsi le degré de compétition (pour la lumière principalement) entre les individus.

Modèle de Cox par espèce

a) Sur l'intervalle de temps 1987-2011

Les courbes de survie décrivent différents comportements selon les espèces (courbes en annexe 8). Les espèces pour lesquelles les fins de courbe ont une marche d'escalier brutale ne correspondent pas à celles présentant une augmentation de la mortalité. Il en est de même pour celles dont les courbes ne présentent presque pas de variation, supposant un faible taux ou une absence de mortalité. Dans les deux cas, il s'agit d'espèces avec un faible effectif dans les parcelles (*A. kerstingii*, *E. angolense*, *E. cylindricum*...). Les courbes de survie de l'espèce *M. cecropioides* montrent de faible taux de survie à la fin de la période d'observation. Leur courte durée de vie (une à deux décennies) peut en être la cause.

Pour la majorité des espèces (tableau 5.1.3.7), il n'y a aucun effet significatif des deux types de traitement sylvicoles sur le risque de mortalité. Néanmoins, pour certaines espèces, l'exploitation-dévitisation diminue significativement la probabilité de mourir. Il s'agit des espèces *G. punctata* et *C. tessmanii*. La première espèce est tolérante à l'ombre et la seconde est une héliophile non pionnière. Ce résultat rejoint celui de Ouédraogo et al. (2011) qui montrent que la dévitisation favorise la survie des espèces non-pionnières (tolérantes à l'ombre et héliophiles non pionnières) au détriment des espèces pionnières. Pour ces dernières, la méthode de dévitisation utilisée sur le dispositif de Mbaïki a permis d'augmenter la disponibilité en lumière sans causer d'autres dégâts et favoriser la survie des arbres préétablis, qui sont principalement des essences capables de survivre à l'ombre aux premiers stades de vie.

Pour d'autres espèces, aussi tolérantes à l'ombre comme *G. smeathmanii*, *G. suaveolens*, *C. ballayi* et *S. pustulata*, la probabilité de mourir est positivement corrélée à l'exploitation simple. Cette réponse à l'exploitation simple peut être traduite comme une conséquence du traitement en lui-même : dans leur chute, les grands arbres ont détruit ou fortement endommagé ces arbres du sous bois qui meurent par la suite. Donc la survie des tiges établies est réduite. Des effets significatifs des deux traitements sylvicoles qui augmentent la probabilité de mourir des arbres de l'espèce *C. procera* sont observés. Cette dernière est également une espèce tolérante à l'ombre mais, les deux traitements réduisent son taux de survie : la mortalité comme conséquence de l'exploitation peut en être une raison.

Le risque de mourir des arbres est positivement corrélé à la dimension des individus (tableau 5.1.3.7) pour la majorité des espèces (pour 20 des 37 espèces).

Les résultats attestent d'une absence de compétition conspécifique (valeurs nulles) pour la plupart des essences, sauf une, *G. smeathmanii*. Cette espèce constitue l'une des espèces les plus abondantes observées sur toutes les parcelles (entre 28 à 61 arbres.ha⁻¹).

Il est en revanche observé que la compétition hétérosécifique augmente significativement le risque de mortalité chez l'espèce *Dasylepis seretti* et le diminue pour les espèces *E. cylindricum*, *G. punctata*, *D. pachyphyllum* et *S. trimera*. Ceci veut dire que certaines espèces empêchent l'installation d'autres en réduisant leur survie, alors que d'autres le favorise (augmentation de la survie).

Tableau 5.1.3.7: Valeurs des coefficients et seuil de significativité pour les différentes variables sur l'intervalle de temps 1987-2011. T2 : exploitation, T3 : exploitation+dévitalisation, dbh : diamètre à hauteur de poitrine en 1987, CIA et CIB : indices de compétition conspécifique et hétérospécifique en 1987. *0.01 < p < 0.05 ; ** 0.001 < p < 0.01 ; * p ≤ 0.0001**

N°	Espèce	T2	T3	dbh	CIA	CIB
1	<i>E. cylindricum</i>	-0.68	-0.69	0.016*		-1.31*
4	<i>E. angolense</i>	1.52	-1.9e+01	-6.65e-02		-7.05e-01
19	<i>P. angolensis</i>	0.035	-0.51	-0.039		-0.05
22	<i>S. kamerounensis</i>	0.29	0.24	0.023*	0.12	0.02
25	<i>E. oblogum</i>	-0.109	-0.06	0.0019		-0.039
33	<i>P. macrocarpus</i>	0.125	-0.24	1.0086		0.133
36	<i>C. ballayi</i>	1.18*	0.11	0.050		0.066
101	<i>D. iturensis</i>	0.28	0.24	0.07***		0.106
109	<i>G. smeathmanii</i>	0.81***	-0.04	0.034***	0.37***	-0.12
143	<i>P. laurentii</i>	-0.29	-0.19	0.051*		0.024
162	<i>M. cecropioides</i>	-0.033		0.007	-0.10	0.027
212	<i>A. manni</i>	0.47	0.01	-0.013		-0.05
216	<i>D. seretti</i>	0.23	0.095	0.09***	0.01343	0.11*
218	<i>A. kerstingii</i>		-0.39	-0.05		0.31
220	<i>G. suaveolens</i>	0.64*	0.063	0.044**		-0.074
224	<i>C. toka</i>	0.43	0.52	0.049**		0.14
227	<i>D. pachyphyllum</i>	0.27	-1.20	-0.0031		-0.35*
229	<i>S. trimera</i>	-0.86	0.06	-0.02		-0.39*
237	<i>M. mabokoensis</i>	0.096	-0.12	0.0018		-0.19
243	<i>C. adolfo-federici</i>	0.45	-0.36	0.009		0.055
246	<i>A. pynaertii</i>	-0.33	-0.342	0.023**		-0.11
254	<i>C. lateritia</i>	-8.78e-03	-1.95e+01	4.17e-02***		1.15e-01
259	<i>R. oblongifolia</i>	0.32	0.54	0.11*		-0.043
261	<i>S. stipulatum</i>	0.42	-0.018	0.061***		-0.032
265	<i>C. pachyceras</i>	0.13	0.29	0.060**		0.14
266	<i>T. rubescens</i>	0.27	0.106	0.046	-0.097	0.049
277	<i>G. punctata</i>	0.072	-0.52**	0.048**		-0.11*
279	<i>P. macroceras</i>	-0.021	0.09	0.060***		-0.081
284	<i>M. aubrevillei</i>	-0.62	0.3072	0.038*		0.051
287	<i>C. tessmanii</i>	-0.46	-0.97*	0.028**		0.206
300	<i>T. prieuriana</i>	0.743	0.149	0.027		0.036
303	<i>C. procera</i>	0.4737**	0.3159*	0.12934***		0.025
306	<i>T. madagascariense</i>	-0.3673	-0.2241	0.024**		0.057
324	<i>D. canaliculata</i>	-0.37	-0.031	0.044		-0.068
325	<i>L. cupanoides</i>	0.006	0.315	0.029		0.062
559	<i>C. preusii</i>	0.019	-0.039	0.036***		-0.065
713	<i>S. pustulata</i>	1.14*	0.018	0.048		-0.049

b) Sur les intervalles de temps 1987-1998 et 1999-2011

Les résultats des modèles de Cox montrent que l'effet des différentes variables sur le risque de mortalité des espèces varie d'une espèce à l'autre et la période d'observation (tableau 5.1.3.8). Pour les deux périodes, le risque de mortalité est surtout lié au diamètre des arbres en 1987.

Pour la première période d'observation, l'exploitation simple a un effet significatif sur le risque de mortalité de trois espèces : ce risque est augmenté pour *D. seretti* et *S. stipulatum* mais diminué pour *G. smeathmanii*. L'exploitation-dévitalisation augmente significativement le risque de mortalité de *S. kamerounensis* et *S. stipulatum*. Le dbh augmente le risque de mortalité pour les espèces dont l'effet est significatif. Il s'agit par

exemple des espèces *D. iturensis*, *C. pachyceras*, *C. procera*... dont l'effet est très significatif. Il n'est observé un effet significatif de la compétition intraspécifique que pour l'espèce *G. smeathmanii* : le risque de mortalité est augmenté. La compétition interspécifique augmente significativement le risque de mortalité de 3 espèces : *D. iturensis* et *D. seretti* et diminué pour *G. smeathmanii*.

Sur la seconde période, le risque de mortalité est augmenté par l'exploitation simple pour 4 espèces dont *G. smeathmanii* et *C. procera* et diminué pour *M. cecropioides*. L'exploitation-dévitilisation diminue le risque de mortalité de 4 espèces dont *G. smeathmanii* et augmente celui de *C. procera*. Tout comme pour la première période le diamètre augmente le risque de mortalité pour les espèces dont l'effet est significatif. Nous pouvons identifier parmi elles, *G. smeathmanii*, *C. procera*, *C. preusii*... Aussi, la compétition intraspécifique n'augmente significativement que la mortalité de l'espèce *G. smeathmanii*. La compétition interspécifique augmente significativement le risque de mortalité de *C. lateritia* et diminue celui de *S. trimera*.

L'augmentation du risque de la mortalité par l'exploitation les premières années qui ont suivi sa mise en œuvre peut être considérée comme la conséquence du traitement. Son apparition sur la deuxième période peut être expliquée par le fait que les individus des espèces considérées meurent lentement. La diminution du risque de mortalité par l'exploitation peut être attribuée au tempérament de l'espèce (pionnier). D'une manière générale, ces résultats démontrent que la mortalité n'est pas un facteur qui touche aléatoirement les arbres et les espèces. En effet, la survie des arbres est liée à l'intensité de la perturbation, la taille de l'individu et l'environnement biotique local (la compétition hétérospécifique particulièrement). La dimension des individus est le principal facteur réduisant les chances de survie des arbres, avec un effet plus ou moins marqué selon les espèces.

5.1.4 Conclusion

L'étude démographique et de la croissance des arbres du dispositif de M'Baïki a montré qu'après 24 ans, il n'y avait pas de différence significative de la mortalité entre les traitements (témoin, exploitation, exploitation couplée de dévitilisation) que ce soit pour l'ensemble du peuplement ou pour les espèces abondantes considérées individuellement.

Le recrutement est négativement impacté par l'intensité des perturbations, alors que la croissance radiale l'est positivement. Lorsqu'on regarde individuellement les espèces abondantes, l'effet des perturbations n'est significatif que sur le recrutement et la croissance de certaines espèces. Aussi, lorsqu'il est significatif, cet effet sur le recrutement varie d'une espèce à l'autre : les traitements augmentent le recrutement de certaines, alors qu'il réduit celui d'autres. Dans le premier cas, l'ouverture de la canopée par l'exploitation et la dévitilisation crée des conditions favorables à l'installation (recrutement) et la croissance en rendant accessible la ressource lumineuse aux individus des différentes strates. Dans le second cas, ces traitements ont comme conséquence la réduction du nombre de semenciers et donc une diminution du nombre de graines dispersées. Contrairement au recrutement, la croissance spécifique, lorsqu'elle est significative est positivement corrélée à l'intensité des perturbations.

Contrairement à l'étude de la démographie qui n'a montré aucune différence significative du taux de mortalité entre les traitements, l'analyse de survie a révélé que

l'exploitation forestière augmentait le risque de mortalité, pour l'ensemble du peuplement, contrairement à l'exploitation-dévitalisation qui le réduit. Ce résultat n'est pas si surprenant car, dans les parcelles exploitées-dévitalisées, l'effet de la dévitalisation induit sur les arbres voisins est a priori similaire aux arbres morts sur pied. La technique de dévitalisation utilisée (empoisonnement) a pour objectif de favoriser la régénération et la croissance des espèces commerciales tout en empêchant que les arbres dévitalisés n'engendrent d'autres dégâts dans l'environnement local. L'analyse de survie a également permis de déceler le rôle de la taille des individus et de la compétition (généralement interspécifique) sur la dynamique de ce peuplement forestier.

Ces résultats se limitent aux espèces abondantes. Ils ne peuvent être extrapolés à la majorité des espèces qui sont rares et pour lesquelles les analyses n'ont pas été réalisées.

Les réponses aux traitements des espèces appartenant à une même guildes, en termes de démographie ou de survie, diffèrent. Aussi, nous avons pu observer que les interactions entre les arbres (telle que la compétition intra- et interspécifique) influent sur la dynamique des espèces. Cependant, la compétition ne constitue pas l'unique interaction en forêt pouvant influencer la dynamique. Les différences de réponses aux traitements entre les espèces peuvent être attribuées à l'hétérogénéité environnementale (topographie, disponibilité en lumière, variabilité de l'épaisseur et de la réserve en eau,...) ou aux traits fonctionnels des espèces, tels que leur tempérament ou leur mode de dissémination. De nombreux outils d'analyses ont été développés ces dernières décennies, des statistiques spatiales permettant de décrire la structure spatiale des espèces d'arbres mais aussi déterminer les mécanismes à l'origine des patrons spatiaux observables. L'analyse statistique des structures spatiales, en décrivant l'environnement local d'un individu et les interactions possibles avec les autres individus situés à proximité, permet d'étudier également la dynamique des populations et des peuplements. Dans le chapitre qui va suivre, nous nous intéressons à la structure spatiale de chacune de ces espèces et aux relations possibles qu'elles entretiennent entre-elles.

Tableau 5.1.3.8: Valeurs des coefficients et seuil de significativité pour les différentes variables sur les intervalles de temps 1987- 1998 et 1999-2011. T2 : exploitation, T3 : exploitation+dévitalisation, dbh : diamètre à hauteur de poitrine en 1987, CIA et CIB : indices de compétition conspécifique et hétérosécifique en 1987. *0.01 < p < 0.05 ; ** 0.001 < p < 0.01 ; * p ≤ 0.0001**

N°	Espèce	1987-1998					1999-2011				
		T2	T3	dbh	CIA	CIB	T2	T3	dbh	CIA	CIB
1	<i>E. cylindricum</i>	-1.9e+01	8.4e-01	2.3e-02*		6.6e-03	-9.2e-02	-1.8e+01	2.1e-03		-8.4e-01
4	<i>E. angolense</i>	2.1e+01	-4.5e-01	-1.8e-01		-1.1	6.9e-01	-1.9e+01	-4.3e-02		-5.8e-01
19	<i>P. angolensis</i>	0.01	-0.69	-0.01		-0.09	0.03	-0.40	-0.06		-0.03
22	<i>S. kamerounensis</i>	0.40	0.82*	0.011	-0.020	0.023	0.024	-0.27	0.037*	0.224	0.013
25	<i>E. oblongum</i>	0.14	0.59	0.016		0.103	-0.22	-0.57	-0.016		-0.128
33	<i>P. macrocarpus</i>	-0.28	-0.10	0.007		-0.12	0.62	-0.23	0.014		0.34
36	<i>C. ballayi</i>	0.33	0.73	0.04		0.19	1.67*	-0.56	0.05		0.003
101	<i>D. iturensis</i>	0.81	0.80	0.09***		0.14*	0.15	0.001	0.06*		0.045
109	<i>G. smeathmanii</i>	-0.84**	-0.57	0.036***	0.32***	-0.45**	0.63**	-0.81**	0.03***	0.40***	-0.04
143	<i>P. laurentii</i>	0.20	0.40	0.08**		0.004	-0.56	-0.56	0.028		0.029
162	<i>M. cecropioides</i>	0.15		0.0006	-0.028	-0.023	-0.58**		0.017**	-0.302	0.099
212	<i>A. mannii</i>	0.67	-0.30	0.009		0.21	0.18	-0.19	-0.03		-0.30
216	<i>D. seretti</i>	0.70*	0.16	0.12***	-0.101	0.160*	0.004	0.21	0.07	0.085	0.067
218	<i>A. kerstingii</i>		-2.01e+01	-7.3e+01		4.06e-01		0.39	-0.14		-0.14
220	<i>G. suaveolens</i>	-0.60	-1.48	-0.06		-0.40	0.46	-0.85	0.03		-0.14
224	<i>C. toka</i>	0.63	0.87	0.06**		0.25	0.26	0.41	0.01		-0.006
227	<i>D. pachyphyllum</i>	-1.18	-1.94-	0.06		-0.48	0.51	-1.03	-0.005		-0.31

229	<i>S. trimera</i>	-1.9e+01	-8.1e-01	-1.9e-01		-1.2e-01	-0.72	-0.12	-0.009		-0.56*
237	<i>M. mabokoensis</i>	0.56	0.67	-0.0016		-0.067	-0.29	-1.005*	-0.002		-0.33
243	<i>C. adolfo-federici</i>	-0.84	-0.86	0.01		0.09	1.15*	0.06	0.006		0.04
246	<i>A. pynaertii</i>	-0.50	-0.02	0.03*		-0.23	-0.28	-0.42	0.01		-0.07
254	<i>C. lateritia</i>	-4.83e-01	-1.9e+01	2.02e-02		-8.09e-01	1.8e-01	-1.8e+01	6.8e-02***		5.3e-01*
259	<i>R. oblongifolia</i>	-0.96	0.15	0.14		-0.02	0.35	0.32	0.08		-0.05
261	<i>S. stipulatum</i>	1.61**	1.04*	0.055**		-0.12	-0.27	-0.39	0.06**		0.02
265	<i>C. pachyceras</i>	0.22	0.54	0.12***		0.50	-0.006	0.078	0.03		-0.07
266	<i>T. rubescens</i>	0.24	0.05	0.09**	-0.03	0.02	0.16	0.08	0.007	-0.09	0.072
277	<i>G. punctata</i>	0.08	-0.19	0.07**		-0.13	0.16	-0.55*	0.04*		-0.09
279	<i>P. macroceras</i>	-0.72	-0.77	0.06**		-0.06	0.36	0.49	0.042		-0.09
284	<i>M. aubrevillei</i>	-1.7e+01	1.13	5.2e-02		2.1e-01	-0.17	0.06	0.03		-0.12
287	<i>C. tessmanii</i>	-1.67	0.29	0.05*		0.24	-0.33	-1.18*	0.01		0.20
300	<i>T. prieuriana</i>	0.45	-0.24	0.03		-0.21	0.89	0.31	0.025		0.11
303	<i>C. procera</i>	0.32	0.20	0.126***		0.005	0.68***	0.40*	0.14***		0.03
306	<i>T. madagascariense</i>	-0.49	0.02	0.02*		-0.22	-0.23	-0.33	0.02*		0.16
324	<i>D. canaliculata</i>	-0.15	-0.53	0.02		-0.20	-0.52	0.11	0.038		-0.007
325	<i>L. cupanoides</i>	0.007	0.50	0.009		-0.16	-0.28	0.15	0.05		0.20
559	<i>C. preusii</i>	0.35	-0.08	0.04***		-0.04	-0.22	-0.10	0.02**		-0.07
713	<i>S. pustulata</i>	1.89	1.35	0.07		0.30	0.71	-0.64	0.032		-0.25

5.2 Les perturbations modifient les relations spatiales intra- et interspécifiques sur le dispositif de Mbaïki

5.2.1 Introduction

Les études utilisant des analyses spatiales conspécifiques ont montré que la majorité des arbres en forêt tropicale présentaient une répartition agrégative. Deux mécanismes sont mis en avant pour expliquer l'agglomération conspécifique : l'hétérogénéité de l'habitat et la dispersion limitée. Cependant, l'importance relative de ces deux mécanismes sur la répartition spatiale varie entre les communautés et les régions (Harms et al. 2001 ; Dalling et al., 2002 ; Tuomisoto et al., 2003 ; Valencia et al., 2004; Wiegand et al., 2007). Les études testant leur importance conjointe sur la répartition spatiale sont rares. Lin et al. (2011) montrent un effet conjoint de ces deux mécanismes sur la répartition spatiale en sélectionnant parmi quatre processus ponctuels (Poisson homogène et hétérogène ; Thomas homogène et hétérogène) celui qui décrivait le mieux la répartition spatiale des espèces de deux forêts de Taiwan (République populaire de Chine). Pour ces dernières, le meilleur modèle décrivant la répartition spatiale des arbres était le processus de Thomas hétérogène, qui prend en compte l'effet simultané de l'hétérogénéité environnementale et de la dispersion limitée. Ces études montrent aussi que le degré d'agrégation conspécifique est supposé diminuer ou disparaître au cours du développement ontogénétique des individus (Lan et al., 2009 ; Lan et al., 2012), du fait d'une mortalité densité-dépendante par compétition ou par l'effet des prédateurs ou agents pathogènes spécifiques (hypothèse de Janzen-Connell, figure 1.5). De nombreuses études ont testé l'importance de ces mécanismes sur la structuration spatiale des espèces en forêt tropicale. Cependant, les résultats sont contradictoires. Certains montrent l'importance de la mortalité densité-dépendante due soit à la compétition (Zhu et al., 2013) , soit aux prédateurs et pathogènes conspécifiques (Lan et al., 2012); alors que d'autres ont trouvé que l'effet de la mortalité densité-dépendante serait masqué par les effets conjoints de l'hétérogénéité environnementale et de la dispersion limitée (Luo et al., 2012 ; Nguyen et al., 2016).

Rares sont les études spatiales réalisées en Afrique. En Centrafrique, excepté les travaux de Réjou-Méchain et al. (2011) et Branchereau (2009), il n'a été réalisé aucune autre étude spatiale des arbres de cette forêt. L'étude de Branchereau a porté sur les arbres en parcelles témoins du dispositif de Mbaïki. Ce dernier montre que, bien que la proportion d'espèces agrégées soit faible par rapport à ce qui est observé dans d'autres forêts, la majorité des espèces d'arbres montrent une distribution agrégée sur au moins une des parcelles. Il met en évidence l'importance de la dispersion limitée sur le dispositif. Mais l'importance de l'hétérogénéité environnementale, la compétition ou l'effet Janzen-Connell sur la distribution spatiale des espèces du dispositif n'a pas encore été testée. De plus, l'effet des traitements sylvicoles sur la distribution spatiale à long terme n'a pas encore été exploré.

Plusieurs facteurs peuvent provoquer l'hétérogénéité en forêt tropicale : la variation spatiale de paramètres comme la topographie, l'humidité ou le pH du sol, épaisseur ou réserve en eau du sol, etc., voire la variation spatio-temporelle de paramètres comme l'arrivée de lumière au sol dans les trouées. Sur ce dispositif, la topographie varie peu et le sol est presque homogène (il est simplement observé des affleurements rocheux dans la forêt de La Lolé). Les trouées constituent donc la principale source d'hétérogénéité environnementale dans les parcelles étudiées. Elles sont naturelles dans les parcelles témoins ; naturelles et anthropiques

dans les autres parcelles. Nous avons considéré l'espèce *Musanga cecropioides* comme indicatrice de ces trouées, de part son tempérament pionnier et son abondance sur le dispositif.

Il a été constaté une raréfaction de la faune à Mbaiki, du fait de la forte pression de la chasse. Cela influencerait-il la distribution des espèces d'arbres à majorité zoochore ? Dans ce chapitre, nous allons étudier les patrons spatiaux des espèces abondantes et inférer les mécanismes les générant. Nous analyserons également l'impact de différents régimes de perturbation sur les distributions spatiales de ces espèces. Webber et al. (2010) montrent que les perturbations modifient la distribution des grands arbres et, par conséquent, perturbe le patron de dispersion des graines et, à long terme, la répartition spatiale. Les hypothèses que nous allons tester sont :

- L'hétérogénéité environnementale, le mode de dispersion et les interactions interspécifiques expliquent les patrons de distribution spatiale des espèces étudiées ;
- Les espèces d'arbres au stade adulte présentent une distribution non aléatoire en raison des différentes capacités de dispersion des espèces et de l'hétérogénéité spatio-temporelle de la ressource lumineuse (trouées) ;
- Les perturbations anthropiques modifient les patrons spatiaux des espèces d'arbres principalement via l'hétérogénéité spatiale induite.

5.2.2 Méthodologie

5.2.2.1 Analyse univariée

La structure spatiale d'une population d'arbres est la résultante de facteurs abiotiques et biotiques et est considérée comme une réalisation de processus « ponctuels ».

Exemples de processus ponctuels

La pertinence de l'utilisation des processus ponctuels pour les analyses spatiales en écologie n'est plus à démontrer (Goreaud, 2000 ; Stoyan et Penttinen, 2000; Comas et Mateu, 2007 ; Lin et al., 2011). Ce sont des approches mathématiques utiles à l'étude des structures spatiales : elles sont utilisées pour caractériser ou simuler des événements dont on connaît la distribution géographique, tels que les arbres (points) en forêt. Un processus ponctuel est comme une variable aléatoire dont le résultat serait une carte de positions des arbres. Il est caractérisé par ses propriétés de premier ordre (l'intensité ou la densité λ qui représente le nombre d'événements ou points par unité de surface) et second ordre (la densité de couples d'événements ou points). Les analyses de processus ponctuels permettent d'identifier les mécanismes sous-jacents (Liebold et Gurevitch 2002), d'améliorer la compréhension de la compétition et des relations spatiales entre classes d'âges (Fajardo et al., 2006). Nous présentons, ici, quelques processus ponctuels utilisés dans cette étude.

Processus de Poisson (homogène et hétérogène)

Le processus de Poisson homogène est le modèle de distribution spatiale le plus simple et est très souvent utilisé comme hypothèse nulle (Complete Spatial Randomness, CSR). Il décrit une répartition complètement aléatoire et uniforme des points dans l'espace : les points sont répartis indépendamment les uns des autres et aucune partie de l'espace n'a plus de chance de contenir de points qu'une autre. Ce processus est dit homogène et possède un seul paramètre, l'intensité λ (nombre moyen de points par unité de surface) qui est constant. Le processus de Poisson homogène suppose alors une homogénéité de l'espace.

En réalité, les écosystèmes forestiers sont fréquemment soumis à différentes sources d'hétérogénéité spatio-temporelle, qui influencent fortement la distribution des espèces et des communautés. L'hétérogénéité environnementale causée par la variation de certains facteurs (topographie, paramètres édaphiques, arrivée de lumière au sol en lien avec les perturbations, etc.) est reconnue comme un des mécanismes qui favorise la coexistence des espèces en forêt tropicale (Pélissier, 1995 ; Wright, 2002 ; Brown et al. 2013). L'hypothèse d'une homogénéité environnementale de l'espace est donc a priori peu réaliste. Le processus de Poisson inhomogène ou hétérogène décrit la répartition des points (arbres) en tenant compte de l'hétérogénéité environnementale. Il permet d'examiner l'impact de l'interaction entre la densité des arbres et la variabilité environnementale sur la distribution spatiale des points. Pour ce processus, le paramètre intensité, constant dans le cas Poisson homogène est remplacé par une fonction $\lambda(x,y)$ qui dépend de l'emplacement du point.

Malheureusement, nous ne disposons pour le dispositif de Mbaïki, d'aucune donnée environnementale (topographie, pH ou type de sol, réserve en eau du sol) qui soit spatialisée et qui puisse être directement utilisée. Cependant, des conditions environnementales peuvent être déduites de façon indirecte. Nous avons donc testé l'effet de l'hétérogénéité environnementale premièrement en ne considérant que les coordonnées (x,y) de chaque arbre (Baddeley, 2008) et deuxièmement en créant une covariable environnementale. Dans la présente étude, la covariable environnementale utilisée est constituée des rasters de distance entre les individus de l'espèce *M. cecropioides* pour chaque année de 1982-1983 et 1987-2011 et par parcelle. Ces rasters de distance représentent la distance à une trouée due à l'exploitation forestière ou à la chute d'un arbre. Le logiciel de SIG ArcGIS 10.4 (ESRI) avec son extension *Spatial Analyst* ont été utilisés afin de réaliser les cartes de distance entre les individus de l'espèce *M. cecropioides* par année et par parcelle.

Processus de Thomas (homogène et hétérogène)

En forêt tropicale, les études décrivant une structuration en agrégats pour la plupart des espèces de cet écosystème sont majoritaires. Cette agrégation est attribuée à deux mécanismes déterminants dans la répartition spatiale des espèces : l'hétérogénéité environnementale, dont nous venons de parler, mais aussi la dispersion limitée (Seidler et Plotkin, 2006 ; Leibold and McPeck, 2006 ; Smith et Lundholm, 2010, Lin et al., 2011 ; Robin et al., 2015). Les modèles de processus ponctuels permettant de simuler une répartition en tenant compte des limites de dispersion intrinsèques à l'espèce sont connus sous le nom de processus de Thomas. Comme pour le processus de Poisson, on distingue :

- le processus de Thomas homogène, qui est un cas particulier du processus de Neyman-Scott qui génère des points « parents » suivant un processus de Poisson avec une

intensité κ . Autour de chaque arbre parent, les arbres descendants seront générés également suivant un processus Poisson avec une intensité μ . L'emplacement des arbres descendants est supposé isotrope et normalement distribué autour de l'arbre parent, avec une moyenne considérée nulle et un écart type noté δ . L'ensemble (κ, μ, δ) représente les paramètres de ce processus ponctuel.

- le processus de Thomas inhomogène décrit un processus plus complexe puisqu'il introduit en plus l'hétérogénéité spatiale. Il est utilisé pour évaluer l'effet conjoint des deux mécanismes. Ce modèle est identique au processus de Thomas homogène à l'exception que l'intensité μ de la progéniture n'est plus constante mais dépend de l'emplacement des points $\mu(x,y)$. Elle a été déterminée telle que décrite pour le processus de Poisson hétérogène.

Les paramètres des différents modèles sont présentés dans le tableau 5.2.1:

Tableau 5.2.1 : Processus ponctuels utilisés et paramètres ($\alpha, \beta_j, \kappa, \mu, \delta$ représentent les paramètres des différents modèles de processus ponctuels tels que décrits dans le texte)

Processus	Paramètres
Processus homogène de Poisson	α
Processus inhomogène de Poisson	$\alpha, \beta_j (j=1,2,...)$
Processus homogène de Thomas	κ, μ, δ
Processus inhomogène de Thomas	$\kappa, \mu, \delta, \alpha, \beta_j (j=1,2,...)$

Nous avons utilisé les versions univariées pour décrire les patrons de distribution intraspécifiques.

La statistique *O-ring* univariée, dont l'expression est

$$O_{11}(r) = \lambda_1 g(r)$$

donne le nombre attendu de voisins conspécifiques à une distance r autour d'un point quelconque de la parcelle. Elle permet de tester le caractère aléatoire, aggloméré ou hyperdispersé des individus conspécifiques. Pour un processus aléatoire (processus de Poisson homogène), nous avons $O_{11}(r) = \lambda_1$. Pour un processus régulier, $O_{11}(r) < \lambda_1$ (il y a moins de voisins conspécifiques que ceux espérés avec le modèle Poisson homogène). Pour une distribution agglomérée, $O_{11}(r) > \lambda_1$ (les points auront plus de voisins conspécifiques que sous le modèle Poisson homogène).

Nous avons modélisé la répartition spatiale de chaque espèce abondante, pour chaque année par le biais des quatre processus ponctuels décrits ci-dessus. Les distributions réelles ont été comparées à celles décrites par chacun des quatre processus. Pour chaque année, le meilleur modèle a été sélectionné sur la base de la plus faible valeur du critère d'Akaike (Akaike Information Criterion ou AIC).

Nous avons testé la signification statistique de la fonction $O_{11}(r)$ en réalisant des simulations (99 simulations) de Monte Carlo pour chaque modèle. Les simulations des processus Poissonniens ont été effectuées par la méthode du maximum de vraisemblance (*maximum likelihood*) et celles de Thomas par la méthode de la vraisemblance de Palm (*Palm likelihood*; Baddeley, 2008; Tanaka et al., 2008; Michaela et Jensen, 2013). On parlera de distribution aléatoire pour des valeurs de $O_{11}(r)$ comprises dans l'intervalle de confiance et d'attraction ou de répulsion pour des valeurs de $O_{11}(r)$ situées, respectivement, au dessus ou

en dessous de l'intervalle de confiance (figure 5.2.1). 99 simulations de Monte Carlo ont été utilisées pour générer l'intervalle de confiance à 99 %.

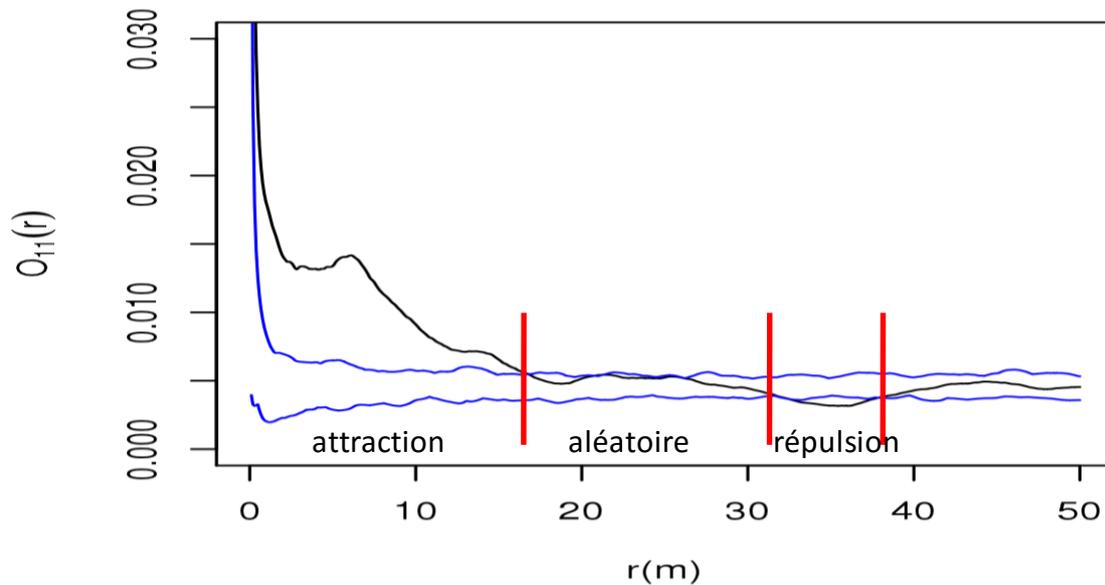


Figure 5.2.1 : Courbe du *O-ring* univarié (en trait noir). En trait bleu, les limites supérieure et inférieure de l'intervalle de confiance. La structure spatiale d'une espèce est dite aléatoire si la courbe $O_{11}(r)$ est dans l'intervalle de confiance, agrégative (attraction) si elle est au dessus et régulière (répulsion) si elle est en dessous.

Pour chaque espèce, chaque année, la densité de tiges conspécifiques et les paramètres du meilleur modèle ont été extraits. Lorsque plusieurs modèles étaient en compétition ($\Delta AIC < 2$), le plus parcimonieux a été retenu comme meilleur modèle. Des régressions linéaires généralisées (*Generalized linear model* ou GLM) ont permis d'analyser l'impact du régime de perturbation sur l'intensité d'agglomération des tiges.

L'emplacement relatif d'un individu donné dans une communauté n'est cependant pas seulement tributaire de celui d'individus conspécifiques. Il dépend également de celui des autres espèces. Pour caractériser les interactions interspécifiques et déterminer les mécanismes sous-jacents, nous allons utiliser la version bivariée du « *O-ring statistic* ».

5.2.2.2 Analyse bivariée

La statistique *O-ring* bivariée a été décrite au chapitre 4 (méthodologie).

Pour chaque couple d'espèces, nous avons d'abord construit la courbe $O_{12}(r)$. Nous avons ensuite défini différentes variables à partir de la courbe *O-ring* bivariée (figure 5.2.2) :

- Le caractère agrégatif/répulsif (en orange) ou aléatoire (en bleu) de la distribution spatiale ;
- la gamme de distances pour lesquels il est observé soit une attraction, soit une répulsion ;
- nous avons calculé le pourcentage d'attraction ou de répulsion comme le rapport du nombre de données du $O_{12}(r)$ décrivant une attraction ou une répulsion sur le nombre total de données du $O_{12}(r)$. L'interaction est considérée significativement positive ou négative quand plus de

10% des valeurs du $O_{12}(r)$ sont concernées et que la distance sur laquelle elle est observée dépasse 1 m.

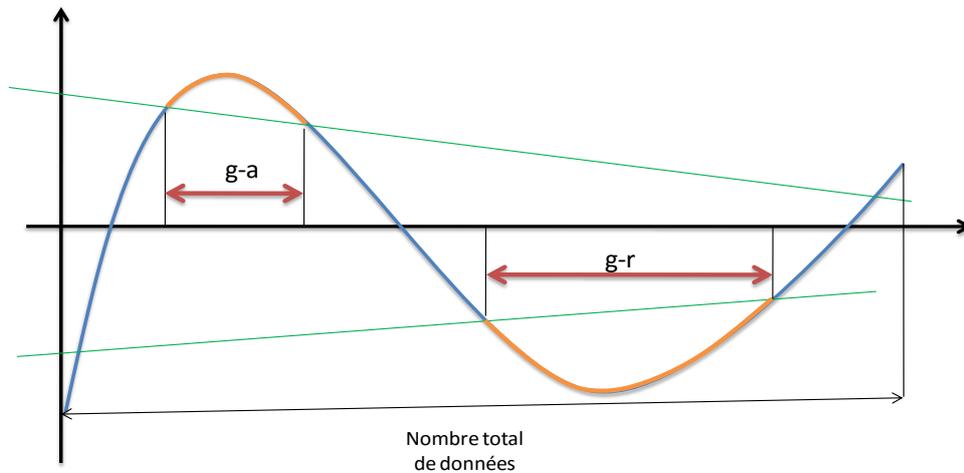


Figure 5.2.2 : Schéma explicatif des variables construites à partir des courbes de fonction $O_{12}(r)$ (en bleu). En vert les limites supérieure et inférieure de l'intervalle de confiance. Les parties de la courbe en orange représentent l'ensemble des données pour lesquelles il est observé soit une attraction (au dessus de la limite supérieure de l'intervalle de confiance), soit une répulsion (en en dessous de la limite inférieure de l'intervalle de confiance); $g-a$ et $g-r$ sont les gammes de distances r pour lesquelles l'hypothèse d'indépendance est rejetée.

5.2.3 Résultats et discussion

5.2.3.1 Analyse univariée

Nous avons analysé la répartition spatiale de 37 espèces de 1982-1983 (avant perturbation) et 1987-2011 (après perturbation) par le biais de quatre processus ponctuels (Poisson homogène et hétérogène; Thomas homogène et hétérogène). Au total 7152 processus spatiaux ont été décrits. Les espèces sarcochores sont les types morphologiques de diaspores les mieux représentés et la zoochorie (principalement l'endozoochorie) est le mode de dissémination dominant. La prédominance d'espèces zoochores suggère l'importance des animaux (oiseaux, rongeurs, mammifères) dans la dispersion de ces espèces. Six de ces espèces sont des espèces commerciales : *E. cylindricum*, *E. angolense*, *E. oblongum*, *P. macrocarpus*, *P. angolensis* et *S. kamerounensis*.

Les résultats montrent que les processus de Poisson homogène (distribution aléatoire des points) et hétérogène (pour lequel la distribution des arbres est déterminée par l'hétérogénéité environnementale) décrivent le mieux la répartition spatiale de toutes les espèces sur le dispositif de Mbaïki. Ces deux processus présentent les plus faibles valeurs d'AIC dans la plupart des cas (annexe numérique 1 jointe au manuscrit). Sur les 7152 patrons étudiés, 5889 (soit 82 %) sont décrits par les processus de Poisson et 1263 (soit 18 %) par les processus de Thomas. 81% des patrons analysés sont mieux décrits par le processus de Poisson inhomogène et 66% par le processus de Poisson homogène. Ces deux modèles poissonniens sont en compétition pour 78% des processus qu'ils décrivent. Les processus Thomas homogène et hétérogène décrivent respectivement 17% et 9% des distributions spatiales étudiées. Le processus de Thomas homogène est en compétition avec les processus Poisson homogène et inhomogène pour 5 et 4 cas respectivement.

Les simulations par la méthode de Monte Carlo montrent les mêmes tendances. Nous pouvons l'illustrer en prenant les exemples de la répartition spatiale des espèces *M. cecropioides* (figure 5.2.3) et *E. oblongum* (figure 5.2.4) ci-dessous pour une année et une parcelle donnée. Les courbes de simulations peuvent être consultées en annexe numérique 2 jointe au manuscrit. Les annexes 9 à 31 montrent quelques exemples.

Le fait que le processus de Poisson hétérogène soit majoritairement le meilleur modèle décrivant la répartition spatiale des espèces permet de mettre en évidence l'effet de l'hétérogénéité environnementale (existence de trouées) sur la distribution des espèces abondantes de ce dispositif. Ce résultat est contraire à celui présenté par Lin et al., 2011. En effet, ces derniers ont mis en évidence l'influence conjointe de l'hétérogénéité environnementale et la dispersion limitée (processus de Thomas hétérogène) sur la répartition spatiale des espèces : le processus de Thomas hétérogène suivi du processus de Thomas hétérogène décrivait au mieux la distribution des espèces. Les explications possibles à cette différence peuvent être :

(1) ils ont tenu compte de tous les individus de $dbh \geq 1$ cm alors que nous n'avons considéré que les arbres de $dbh \geq 9,55$ cm. Des travaux ont montré qu'il est observé plus les individus jeunes soient plus agrégés (à cause de la limitation de dispersion) que les adultes (du fait de la compétition ou l'effet Janzen-Connell) ;

(2) les espèces considérées dans cette étude sont représentées par au moins 10 arbres contrairement à l'étude de Lin et al. (2011) qui a concerné les espèces représentées par au moins 25 arbres. La puissance statistique de nos analyses est donc plus faible, ce qui peut nous empêcher d'identifier des patrons spatiaux peu nets, qu'un plus grand nombre de tiges aurait permis de mettre en évidence. En effet, dans les analyses de processus ponctuels, plus le nombre de tiges est faible, plus l'hypothèse de distribution aléatoire est difficile à rejeter (Diggle, 2003).

(3) les variables décrivant l'hétérogénéité environnementale dans leur étude et la notre ne sont pas identiques (élévation moyenne, convexité, la pente *vs.* emplacement des trouées) et, surtout, agissent sur la végétation à des échelles différentes : les variations de topographie interviennent sur des surfaces beaucoup plus importantes (hectométriques) que les variations de luminosité (métriques à décamétriques). De ce fait, les premières sont détectées par un nombre d'individus normalement beaucoup plus important que les secondes, ce qui influence encore une fois la puissance statistique des analyses.

Diggle (2003) suggère que le processus de Poisson homogène (décrivant une répartition aléatoire) est le modèle qui décrit le mieux la répartition des espèces de petite taille. Lin et al. (2011) montrent aussi que les attributs de l'espèce tels que son abondance et son mode de dispersion déterminent le meilleur modèle pouvant expliquer son patron spatial. Dans notre étude, la faible représentativité des modèles de Thomas ne signifie pas obligatoirement l'absence d'effet de la dispersion limitée au sein du dispositif et les travaux de Branchereau (2009) attestent d'un effet de la limitation de dispersion. La majorité des espèces considérées dans cette étude sont zoochores, comme dans de nombreuses forêts tropicales, dont celle de la Centrafrique (Beina 2011). Or des études ont démontré que ce mode de dissémination induisait une distribution spatiale aléatoire ou moins agrégée (Collinet 1997).

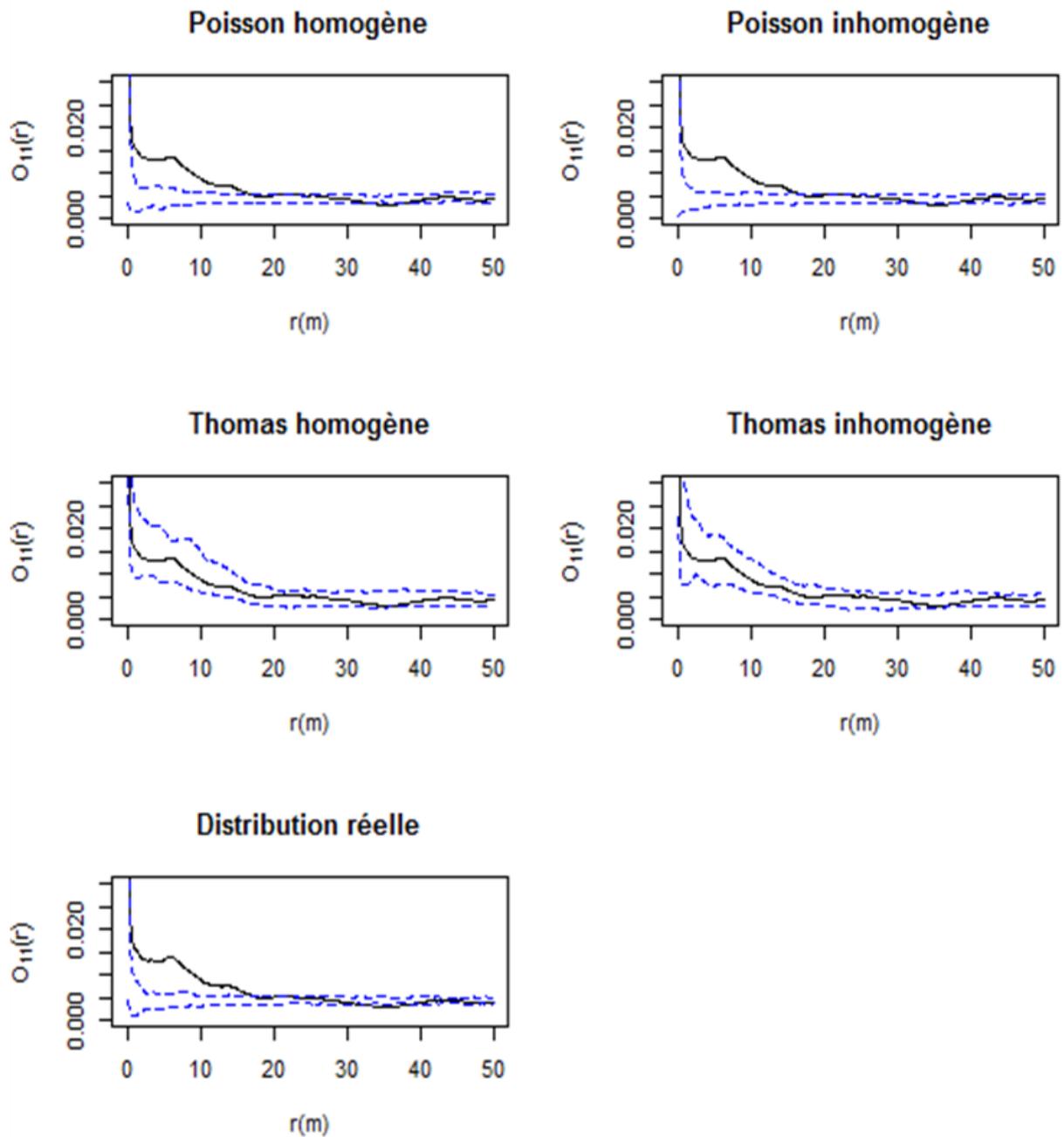


Figure 5.2.3 : Exemple de structure spatiale en analyse univarié. Courbe *O-ring* (en trait noir) suivant les 4 modèles pour l'espèce *Musanga cecropioides* dans la parcelle exploitée de Boukoko 2 pour l'année 1998. En trait bleu, les limites supérieure et inférieure de l'intervalle de confiance. La structure spatiale d'une espèce est dite aléatoire si la courbe $O_{11}(r)$ est dans l'intervalle de confiance, agrégative (attraction) si elle est au dessus et régulière (répulsion) si elle est en dessous.

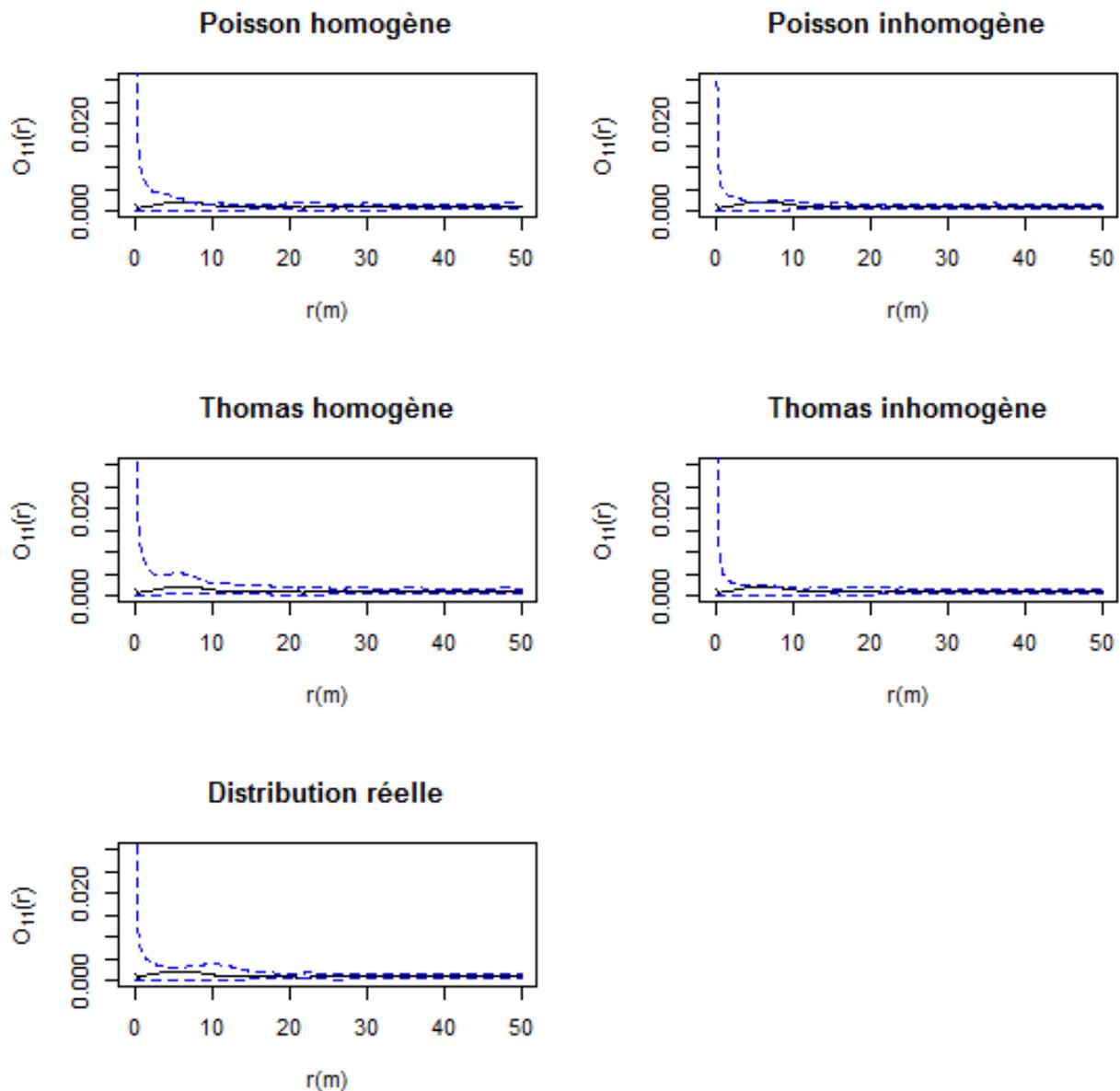


Figure 5.2.4 : Exemple de structure spatiale en analyse univarié. Courbes *O-ring* (en trait noir) suivant les 4 modèles et réel pour l'espèce *Eribroma oblongum* dans la parcelle exploitée de Boukoko 2 pour l'année 1998. En trait bleu, les limites supérieure et inférieure de l'intervalle de confiance. La structure spatiale d'une espèce est dite aléatoire si la courbe $O_{11}(r)$ est dans l'intervalle de confiance, agrégative (attraction) si elle est au dessus et régulière (répulsion) si elle est en dessous.

De manière générale, les espèces présentent soit une distribution agrégée, soit une distribution aléatoire. La majorité des espèces présente une distribution agrégée à différentes échelles au sein des parcelles où elles sont présentes. Il s'agit par exemple de *Garcinia punctata*, *G. smeathmanii*, *Dasylepis seretti*, *Trichilia rubescens*, *Synsepalum stipulatum*. Ce résultat rejoint ceux de nombreuses études qui ont mis en évidence la prédominance des espèces à distribution agrégée en forêt tropicale (Condit et al, 2000 ; Li et al., 2009 ; Réjou-Méchain et al., 2011). Parmi les espèces à distribution agrégée, on distingue celles fortement agrégées, telles que *Rinorea oblongifolia* et *Musanga cecropioides*. Cependant, cette agrégation fluctue dans le temps et dans l'espace : plus le temps passe, plus le degré d'agrégation diminue. Les courbes présentent des inflexions qui indiquent que les individus

d'une même espèce ne sont pas répartis de manière homogène : on retrouve plus d'individus à certains endroits que d'autres de la parcelle.

D'autres espèces, par contre, indépendamment de l'intensité de la perturbation se répartissent principalement de manière aléatoire. C'est le cas d'*Entandrophragma angolense*, *Pancovia laurentii*, *Dialium pachyphyllum*, *Cola lateritia*, *Manilkara mabokoensis*. Cette distribution aléatoire entre individus peut être expliquée par le mécanisme de mortalité densité-dépendante lié à la compétition intraspécifique, à la prédation et aux pathogènes (effet Janzen-Connell) ou par la faible abondance des espèces dans les parcelles considérées. Cependant, sur le dispositif de Mbaïki, il a été constaté une raréfaction de la faune jouant un rôle important non seulement comme agent disperseur mais comme prédateurs. Il est alors très difficile d'identifier précisément quels mécanismes expliquent la distribution aléatoire des espèces.

D'autres encore, présentent une distribution aléatoire dans les parcelles témoins et des distributions agrégées en parcelles exploitées (*A. mannii*, *A. pynaertii*, *M. aubrevillei*) ou inversement, l'espèce se distribue de manière agrégée en parcelles témoins et aléatoirement en parcelles perturbées (*C. pachyceras*). Ces quatre espèces sont toutes tolérantes à l'ombre et excepté *C. pachyceras* qui est une anémochore, les trois premières sont des zoochores. Les analyses démographiques ne montrent pas d'effet de perturbations significatif sur leur mortalité ou recrutement. Car nous pourrions supposer que l'apparition ou la disparition de l'agrégation peut être expliquée respectivement par un recrutement élevé ou une mortalité élevée.

La distribution régulière est très peu observée et à de faibles distances (*P. angolense*, *S. kamerounensis*). Nous notons aussi que les interactions positives ou négatives sont détectées à courte ou longue distance. A moyenne distance, la structure spatiale est majoritairement aléatoire.

Les patrons spatiaux des espèces observés peuvent être reliés à des facteurs endogènes (traits de vie tels que leur mode de dissémination et leur type de diaspore ; abondance) et exogènes (conditions environnementales et notamment les trouées, vecteurs de dispersion, prédateurs).

Mode de dispersion et patrons spatiaux des espèces

De nombreuses études ont mis en relation la distribution spatiale des espèces d'arbres et leur mode de dissémination (Nathan et Muller-Landau, 2000 ; Muller-Landau et al., 2002). Collinet (1997), Seidler et Plotkin (2006) montrent que les espèces présentant un mécanisme de dispersion limitée sont censées s'agréger. D'autre part, celles à forte capacité de dispersion présenteront plutôt une distribution spatiale aléatoire ou régulière. Les espèces autochores (dont les graines sont disséminées à de très faibles distance de la plante mère) seront plus agrégées que les espèces anémochores et zoochores (les graines seront dispersées respectivement par des le vent et les animaux tels que les rongeurs, mammifères,... sur de longues distances). Rappelons que la distance de dispersion des espèces anémochores diffère de celle des zoochores car il est montré que l'efficacité de l'anémochorie en forêt tropicale va dépendre de l'intensité du vent, des obstacles et du poids des fruits. Ce qui n'est pas observé dans le cas de la zoochorie.

Ces modes de dissémination sont spécifiques aux types de diaspore (Luo et al., 2012). Les espèces autochores présentent des diaspores de type barochore. L'espèce *D. seretti* est une autochore et présente une distribution agrégée dans toutes les parcelles. L'anémochorie concerne la dispersion des espèces à diaspore de type ptérochore et sclérochore (pour plus de détail, voir le paragraphe 2.4.3.2). Les espèces anémochores ne présentent pas un même comportement : *E. angolense* et *D. pachyphyllum* présentent une distribution aléatoire dans toutes les parcelles alors que *E. cylindricum*, *P. macrocarpus* présentent parfois une distribution aléatoire, parfois une distribution en agrégat indépendamment du type de perturbation et de l'année. Les *Entandrophragma* et *P. macrocarpus* sont des espèces héliophiles non pionnières alors que *D. pachyphyllum* est une espèce tolérante à l'ombre. La diminution du recrutement pourrait expliquer la distribution aléatoire d'*E. cylindricum* sur certaines parcelles. Cependant, il n'est observé aucun effet significatif des traitements sur le recrutement ou la mortalité d'*E. angolense* et *P. macrocarpus*. *C. pachyceras*, espèce tolérante à l'ombre, est agrégée sur deux des parcelles témoins mais présente une répartition aléatoire en parcelles perturbées. Pour cette espèce, les abondances les plus élevées sont observées sur ces deux parcelles témoins. Les espèces sarcochores sont dispersées par les animaux (zoochorie). La zoochorie présente certains avantages tels que la réduction de la mortalité densité-dépendante (Janzen-Connell), la réduction de la compétition intraspécifique des arbres adultes et la possibilité de coloniser de nouveaux habitats. Pour les espèces de ce dernier groupe, les patrons spatiaux ne sont pas identiques suivant les espèces et les parcelles (voir ci-dessus). Le degré d'agrégation, pour les espèces endozoochores, va dépendre aussi de la manière avec laquelle les graines sont distribuées (individuellement ou en paquet), du nombre de graines contenus dans les fruits et de la quantité ingérée par l'animal disperseur (Howe, 1989). Nous ne disposons hélas pas d'informations détaillées sur la faune du site et son rôle dans la dissémination des graines sur le site expérimental pour aller plus loin dans nos interprétations.

Hétérogénéité environnementale et patrons spatiaux des espèces

Le mode de dispersion n'est pas le principal facteur expliquant les patrons spatiaux des espèces en forêt tropicale. Les conditions environnementales favorables à l'installation des plantules et leur développement y jouent un rôle important. Des études ont mis en évidence l'effet de la topographie et du type de sol sur la distribution spatiale des arbres (Plotkin et al., 2000 ; Tuomisto et al., 2003 ; Hardy et Sonké, 2004 ; Boyemba, 2011, Réjou-Méchain et al., 2011). Niiyama et al. (1999), Boyemba (2011) ont mis en évidence une association positive de la répartition spatiale d'espèces héliophiles (pionnières) avec celle des trouées. Ces espèces présentent toujours des patrons de distribution agrégés, car leur régénération est inféodée aux trouées. Ceci peut être illustré par la distribution de *M. cecropioides*, unique espèce pionnière considérée dans cette étude, qui réagit positivement à l'ouverture de la canopée (voir ci-dessous). Les trouées, habitats favorables à la régénération de cette espèce, génèrent des variations environnementales à l'échelle de la parcelle, expliquant son caractère agrégatif. C'est pour cette raison qu'elle a été utilisée comme covariable environnementale dans la modélisation des structures spatiales. Toutes les autres espèces sont soit tolérantes à l'ombre (SB), soit héliophiles non-pionnières (NPLD). L'analyse des interactions interspécifiques nous a permis de comprendre le rôle des trouées dans la distribution des espèces du dispositif (chapitre 5.2).

Distribution spatiale de l'espèce Musanga cecropioides

Les patrons spatiaux pour cette espèce ont été étudiés sur les parcelles témoins et exploitées (non seulement parce que sur les parcelles exploitées dévitalisées, cette espèce a été extraite en 1985 mais, elle est soit absente soit représentée par un faible nombre de tiges jusqu'à une certaine année). L'analyse spatiale de l'espèce *M. cecropioides* montre que cette dernière présente une distribution plus aléatoire sur la distance considérée (50 m) dans les parcelles témoins de Boukoko avant l'application des traitements (1982-1983), alors que sur la parcelle témoin de La Lolé, les individus sont agrégés sur une distance inférieure à 8 m. Après l'application des traitements, le comportement des individus de cette espèce n'est pas le même sur les 6 parcelles : nous observons une agrégation des individus sur une distance inférieure à 22 m qui persiste jusqu'en 2008 à Boukoko 1. Au-delà, la répartition est plus aléatoire : nous avons observé une tendance à l'agrégation sur un rayon de 10 ou 20 m sur quelques années. Sur la parcelle témoin de la Lolé, nous observons une augmentation considérable du taux d'agrégation par rapport à l'état précédant l'application du traitement et ce sur toute la distance considérée (50 m). La courbe du *O-ring* reste largement au dessus de l'intervalle de confiance jusqu'en 2006. Le degré d'agrégation, par contre, diminue à long terme. À partir de 2007, les individus se répartissent de manière aléatoire sur une distance inférieure à 5 m. Les cartes de distribution des tiges de *M. cecropioides* (annexe numérique 3) ont montré que cette augmentation du taux d'agrégation est observé dans le carré de la parcelle (Lolé) parcouru par le feu en 1984. Le feu a détruit des arbres et donc créé une trouée de taille bien plus grande que celles créées par l'exploitation.

D'une manière générale, il est observé une agrégation de l'espèce sur une distance inférieure à 10 m (La Lolé) ou 37 m (Boukoko 1) sur les parcelles exploitées avant l'application des traitements. Au-delà, la distribution est aléatoire. Le degré d'agrégation augmente après le traitement (exploitation) pour progressivement baisser plus tard. Suivant le site, la distance pour laquelle nous observons une agrégation des arbres n'est pas la même. Contrairement à ce qui est observé sur la parcelle témoin de La Lolé, les courbes *O-ring* ne restent pas largement au dessus de l'intervalle de confiance sur toute la distance considérée (50 m) pour les autres parcelles témoins. Les individus sont dispersés de manière aléatoire à partir d'au moins 20 m, selon le site. Une tendance à la répulsion est observée en parcelle exploitée de Boukoko 2 entre 32-38 m.

La distribution agrégée de cette espèce est clairement liée à la présence des trouées. Etant une espèce zoochore, elle a une forte capacité de dispersion, permettant à ses graines d'être dispersées partout sur la parcelle mais ses dernières ne germent et ne donnent des recrus que dans les trouées. Donc son agrégation peut s'expliquer par les conditions d'habitat (les trouées) favorables à son installation.

Effet des traitements sur l'intensité d'agrégation

Les résultats du GLM montrent que l'effet des traitements sur le coefficient d'agrégation varie d'une espèce à l'autre (tableau 5.2.2). Le degré d'agrégation augmente avec l'intensité de perturbation pour certaines espèces (*A. pynaertii*, *A. kerstingii*, *C. ballayi*, *C. lateritia*, *D. pachyphyllum*, *D. canaliculata*, *D. iturensis*, *L. cupanoides*, *M. mabokoensis*, et *M. cecropioides*) alors qu'il baisse pour d'autres (*C. procera*, *C. preusii*, *C. pachyceras*, *E. angolense*, *E. cylindricum*, *E. oblongum*, *P. laurentii*, *P. macrocarpus*, *R. oblongifolia*, *S.*

pustulata et *T. prieuriana*). Le reste des espèces représente un troisième groupe qui est celui des espèces ne présentant aucune variation du coefficient d'agrégation entre les traitements.

Tableau 5.2.2 : Résultats du GLM. ΔG : l'intensité de perturbation ; T : temps passé après l'application du traitement ; ΔG^*T : effet de l'interaction entre les deux variables étudiés.

Espèce	ΔG	T	ΔG^*T
<i>E. cylindricum</i>	(-) ^{***}	ns	ns
<i>E. angolense</i>	(-) ^{***}	(+) ^{***}	ns
<i>P. angolense</i>	ns	(+) ^{***}	ns
<i>S. kamerounensis</i>	ns	(+) ^{***}	ns
<i>E. oblogum</i>	(-) [*]	ns	ns
<i>P. macrocarpus</i>	(-) ^{***}	(+) [*]	ns
<i>C. ballayi</i>	(+) ^{***}	ns	ns
<i>D. iturensis</i>	(+) ^{***}	ns	ns
<i>G. smeathmanii</i>	ns	(+) ^{**}	ns
<i>P. laurentii</i>	(-) [*]	(+) [*]	ns
<i>M. cecropioides</i>	(+) ^{***}	ns	ns
<i>A. manni</i>	ns	ns	ns
<i>D. seretti</i>	ns	(+) [*]	ns
<i>A. kerstingii</i>	(+) ^{**}	ns	ns
<i>G. suaveolens</i>	ns	(-) ^{**}	ns
<i>C. toka</i>	ns	(+) ^{***}	ns
<i>D. pachyphyllum</i>	(+) ^{***}	ns	ns
<i>S. trimera</i>	ns	ns	ns
<i>M. mabokoensis</i>	(+) ^{***}	ns	ns
<i>C. adolfo-federici</i>	(+) [*]	(-) ^{***}	ns
<i>A. pynaertii</i>	(+) ^{**}	ns	ns
<i>C. lateritia</i>	(+) ^{***}	ns	ns
<i>R. oblongifolia</i>	(-) ^{***}	ns	ns
<i>S. stipulatum</i>	ns	ns	ns
<i>C. pachyceras</i>	(-) ^{***}	ns	ns
<i>T. rubescens</i>	ns	ns	ns
<i>G. punctata</i>	ns	ns	ns
<i>P. macroceras</i>	ns	ns	ns
<i>M. aubrevillei</i>	ns	ns	ns
<i>C. tessmanii</i>	ns	(-) [*]	ns
<i>T. prieuriana</i>	(-) ^{***}	(+) ^{***}	ns
<i>C. procera</i>	(-) ^{***}	ns	ns
<i>T. madagascariense</i>	ns	(+) ^{***}	(+) ^{**} (G ^{***-})
<i>D. canaliculata</i>	(+) ^{**}	ns	ns
<i>L. cupanoides</i>	(+) ^{***}	ns	ns
<i>C. preusii</i>	(-) ^{**}	(+) [*]	ns
<i>S. pustulata</i>	(-) [*]	ns	ns

Huit des onze espèces présentant une baisse du degré d'agglomération quand l'intensité de perturbation augmente sont des espèces tolérant l'absence de la lumière. Les trois autres sont des espèces héliophiles non-pionnières pouvant se régénérer à l'ombre comme dans les trouées. Comme ce sont des espèces commerciales, c'est leur exploitation et, donc, la suppression des individus parents, qui limite leur régénération et leur maintien dans les parcelles.

L'effet du temps (année) sur le degré d'agglomération est significativement positif pour certaines espèces et significativement négatif pour d'autres (Tableau 5.2.2). Aucun effet de l'interaction traitement x année n'a été observé pour aucune des espèces.

L'arrivée de nouvelles tiges d'une même espèce à certains endroits favoriserait l'augmentation du degré d'agglomération. Par contre, la mortalité réduit le degré d'agrégation pour une espèce sur la distance étudiée (50 m).

5.2.3.2 Analyse bivariée

Les relations interspécifiques significatives entre les autres couples d'espèces ont été décrites pour chacune des années suivantes : 1982, 1987, 1991, 1996, 2002, 2006 et 2011 dans le tableau 5.2.3. Il n'est observé aucune relation significative sur la parcelle exploitée dévitalisée de Boukoko 1. Les relations interspécifiques significatives pour un couple d'espèces donné ne sont pas observées sur la totalité des parcelles. Aussi, varient-elles suivant les espèces et les années et ne sont pas symétriques au sein d'une même parcelle. Néanmoins, parmi les interactions significatives, l'attraction est majoritaire. La majorité des relations interspécifiques positives et négatives sont observées à courte distance.

C. preusii et *T. rubescens* sont les espèces présentant le plus d'interactions avec les autres espèces. La première présente des interactions positives avec *D. iturensis*, *E. oblongum*, *P. angolensis*, *T. prieuriana* et *T. rubescens* et une interaction négative avec *S. stipulatum*.

La seconde est en attraction avec *C. preusii*, *C. procera* et *S. kamerounensis* et en répulsion avec *D. iturensis*, *D. seretti* et *S. stipulatum*.

Elles présentent toutes les deux une répulsion avec *S. stipulatum*, *S. kamerounensis*. *T. rubescens* présentent une répulsion avec *D. seretti* qui est en attraction avec *S. stipulatum* à différentes distances. Ce qui suppose que *S. stipulatum* et *D. seretti* ont une préférence pour un même type d'habitat ou que l'un favorise l'installation de l'autre. Les interactions négatives entre les espèces peuvent décrire une relation de compétition ou d'allélopathie à courte distance mais aussi des préférences écologiques divergentes.

Les espèces exprimant des interactions positives (attraction) à courtes distances montrent qu'elles présentent une même préférence d'habitat ou que l'une facilite l'installation de l'autre ou encore l'existence de mutualisme (Wiegand et Moloney, 2004 ; Kitajima et al., 2005 ; John et al., 2007 ; Uriarte et al., 2012 ; Lan et al., 2012). Ces interactions positives peuvent constituer des preuves du « *species-herd hypothesis* » (Peters, 2003 ; Comita et al., 2009 ; Lan et al., 2012 ; Nguyen et al., 2016). Cette hypothèse est une extension de l'hypothèse de Janzen-Connell qui prédit que les chances de rencontre entre les individus d'une espèce et les pathogènes ou prédateurs spécifiques seraient réduites du fait de la forte densité hétérospecificque.

Cependant, les interactions négatives (répulsion) entre les espèces sont des arguments en faveur d'une différenciation d'habitats à moyenne ou longue distance (≥ 25 m) ou de compétition interspécifique (incluant l'allélopathie) à courte distance (He et al., 1997 ; Collinet, 1997 ; Harms et al., 2001 ; Ledo et al., 2013). Une différenciation d'habitat peut être expliquée par la variation de la topographie, de facteurs édaphiques (pH du sol, éléments nutritifs, eau) et de la lumière au sol (trouées) qui déterminent fortement la distribution spatiale des espèces d'arbres en forêts tropicales. Aussi, considérée comme résultat de la différenciation de niche, elle est l'un des mécanismes expliquant la co-existence des espèces en forêts tropicales.

L'effet des perturbations sur les relations interspécifiques varie entre les couples d'espèces et les années (début et fin d'observation) : l'interaction va être significative ou non d'une année à une autre. Il a été possible d'identifier certains couples d'espèces pour lesquels aucune relation significative (attraction ou répulsion) n'est observée en 1982 (avant perturbation) et qui apparaît au cours de la période d'observation (juste après l'application des traitements ou un peu plus tard) : c'est l'exemple des couples formées par *C. preusii* et *D. iturensis* dans les parcelles 13 et 21; *C. preusii* et *E. oblongum* en parcelles 11, 15, 16, et 21 ; *C. preusii* et *P. angolensis* en parcelles 23 et 24 ; *C. procera* et *C. preusii* en parcelles 22, 23 et 24 ; *S. kamerounensis* et *D. seretti* en parcelles 13, 21, 22 et 24. L'absence de relation significative (attraction ou répulsion) avant l'application des traitements peut être expliquée par un nombre limité de tiges des espèces ne permettant pas de détecter l'interaction. Son apparition après la mise en œuvre des traitements implique que ces derniers en sont à l'origine, en favorisant le recrutement des tiges de ces espèces.

Ces espèces sont majoritairement tolérantes à l'ombre ; seule *P. angolensis* est une héliophile non-pionnière. C'est la zoochorie, associée aux diaspores sarcochores, qui est le mode de dispersion le plus représenté. Une seule espèce, *D. seretti*, est barochore. La répulsion entre deux espèces zoochores (par exemple *C. preusii* et *S. stipulatum*) peut être expliquée par une préférence d'habitat divergente ou par le fait que les graines des deux espèces ne soient pas disséminées par les mêmes animaux. Les différences de mode de dispersion entre deux espèces peuvent expliquer l'apparition de relations spatiales négatives : *T. rubescens* (zoochore) vs. *D. seretti* (barochore).

Pour d'autres, l'inverse est observé : une relation significative en début de période d'observation qui disparaît ensuite. Tel est le cas du couple d'espèces suivantes : *T. rubescens* et *D. seretti* en parcelles 16, 21 et 22. Dans ce cas, nous pouvons supposer que l'attraction entre les espèces est expliquée par d'autres mécanismes tels que le partage d'un même habitat. Sa non significativité au cours du temps peut être expliquée soit par une mortalité des individus des espèces plus élevée que leur recrutement ; soit par un recrutement plus élevé à d'autres endroits qui fait que le patron d'agrégation disparaît (c'est le cas pour l'espèce *D. seretti* en se référant aux résultats démographiques).

Il est aussi des cas, où la relation significative est observée en début, ensuite devient non significative, pour réapparaître en fin de période d'observation (*G. smeathmanii* et *T. rubescens* en parcelles 15, 16 et 22, *S. stipulatum* et *C. tessmanii* en parcelles 13 et 16...). Ceci pourrait témoigner d'une suppression temporaire de la relation par la perturbation et d'un recouvrement au bout d'un certain délai.

Aucune espèce anémochore ne présente une relation spatiale avec une autre espèce (anémochore ou barochore ou zoochore). Une explication possible à cette absence de relation serait, pour les arbres de la voûte ou émergents, le fait que l'anémochorie conduit à une

dispersion de graines de façon éparse (Collinet, 1997). Pour les espèces du sous bois, le vent a tendance à être moins efficace du fait des obstacles (Flores, 2005). Aussi faut-il que la région de Mbaïki soit soumise à de vents forts. Des études ont montré que l'efficacité de l'anémochorie dépend de l'intensité du vent, de la morphologie des diaspores et des obstacles sur la trajectoire (Forget, 1988).

5.2.3.3 Relation entre démographie et structure spatiale des espèces

Dans la nature, les probabilités d'arriver sur un site sous forme de diaspore et d'y survivre déterminent l'apparition ou l'absence d'une plante sur un site à une date donnée (Traissac, 2003). Les facteurs intervenant dans le mécanisme de dispersion des diaspores, le recrutement des plantules, l'établissement et la persistance des individus d'une espèce déterminent sa répartition spatiale : suivant ses patrons spatiaux de mortalité et de recrutement, une espèce présentera une distribution agrégée, aléatoire ou régulière. Un patron de distribution régulier traduit une compétition intraspécifique ou interspécifique intense. Une distribution aléatoire est l'expression d'un mode de dispersion non limitée et d'un comportement généraliste, et un patron agrégatif traduit une préférence écologique, une dispersion limitée ou une interaction positive avec une autre espèce.

L'étude démographique, au niveau spécifique, ne montre pas d'effet significatif des perturbations sur les paramètres démographiques de la majorité des espèces. Vingt quatre ans après la mise en œuvre des traitements sylvicoles, il n'est observé aucune différence significative de la mortalité pour l'ensemble du peuplement et des espèces entre les traitements. Les patrons de distribution intra- et interspécifiques majoritairement observés sont l'indépendance et l'agglomération. La répulsion intraspécifique est rarement observée. Une agrégation montre alors que les espèces ne se répartissent pas de façon homogène dans une parcelle. La rareté des relations intraspécifiques significatives montre que la compétition intraspécifique est faible et donc la mortalité au sein d'une même espèce est négligeable, ce qui expliquerait l'effet non significatif des perturbations sur le taux de mortalité tant du peuplement que des espèces étudiées. La majorité des espèces étudiées sont à dispersion assistée et, donc, la dispersion de leurs diaspores peut se faire sur de longues distances : leurs individus pourront occuper des sites variables et, donc, il y a moins de compétition et un taux de mortalité négligeable.

Le recrutement de deux espèces (*E. cylindricum* et *A. mannii*) est négativement corrélé à l'intensité des perturbations et le patron spatial de ces espèces est majoritairement aléatoire. L'absence de recrutement, due probablement au manque de diaspores, pourrait expliquer leur patron de distribution spatial aléatoire. Un effet contraire est observé pour *S. stipulatum* : le recrutement de cette espèce augmente avec l'intensité de perturbation. Ceci peut être expliqué par le fait que *M. cecropioides* favorise l'installation de celle-ci sous son ombre (facilitation) ou qu'elle est une pionnière tout comme *M. cecropioides*.

La répulsion intraspécifique des espèces *P. angolensis*, *D. iturensis* et *S. kamerounensis* sur une distance inférieure à 10 m, dans certaines parcelles, pourrait traduire une compétition aboutissant à l'espacement des arbres. Pour les deux dernières espèces, l'analyse de survie indique une survie négativement corrélée à la taille des individus. Ce qui explique aussi ce patron de distribution.

L'agrégation interspécifique des espèces *M. cecropioides* et *C. procera* traduit quant à elle une préférence écologique (ces espèces sont inféodées aux trouées). De ce fait, l'apparition de *C. procera* après la mise en œuvre des traitements montre que les trouées ont favorisé sa régénération.

Nous avons supposé précédemment que la densité du peuplement arborescent augmentait car, pour l'ensemble du peuplement, le recrutement était plus important que la mortalité. Cependant, il existe une variabilité très importante de cette mortalité au sein des parcelles, en raison de la forte compétition, espèce-dépendante, qui fait que la compétition est parfois très localisée.

La compétition, interaction négative entre deux individus d'une même espèce ou d'espèces différentes, a pour conséquence une diminution de la survie et de la croissance des individus de la ou des deux espèces en compétition. Sur ce dispositif, la compétition semble être principalement se faire par rapport à l'apport en lumière. L'héliophilie de certaines espèces telles que *M. cecropioides* et *C. procera* explique le faible taux de survie en fin de période d'observation observé pour ces espèces. Aussi, pour ces espèces, le risque de mortalité directe en parcelles traitées est moins élevé qu'en parcelles témoins.

5.2.4 Conclusion

Nous avons mis en évidence l'importance de l'hétérogénéité environnementale sur la distribution spatiale des espèces abondantes du dispositif (le meilleur modèle majoritaire est le processus de Poisson inhomogène).

Les espèces abondantes présentent majoritairement deux types d'interaction intraspécifique : l'attraction et l'indépendance. Pour les espèces présentant une distribution agrégée, plus qu'un véritable effet d'attraction, l'hétérogénéité environnementale induite par la présence des trouées en est le mécanisme sous-jacent le plus plausible. L'indépendance observée chez les autres espèces ne signifie pas obligatoirement une absence d'interaction, mais peut s'expliquer soit par la faible abondance de ces espèces qui limite la puissance statistique des analyses soit par un recrutement élevé à de nouveaux endroits de la parcelle. La rareté d'interaction négative (répulsion) entre les arbres adultes des espèces étudiées indique l'absence d'effet Janzen-Connell qui prédit un espacement des arbres adultes du fait de la mortalité densité-dépendante causée par les prédateurs et pathogènes spécifiques. Aussi, le faible nombre de tiges peut annuler l'effet de compétition entre les tiges adultes. La raréfaction de la faune observée sur le dispositif et aux environs (Mbaïki) peut aussi jouer un rôle en limitant la dispersion des espèces zoochores qui sont très nettement majoritaires.

Le mode de dispersion est un des mécanismes expliquant les patrons de distribution agrégés : les espèces à forte capacité de dispersion seront moins agrégées que celles à faible capacité de dispersion. Cependant, nous ne pouvons conclure sur l'importance de l'effet de la dispersion limitée sur la distribution spatiale des espèces du dispositif, parce que le modèle de Thomas homogène, qui tient compte de la distribution limitée, est rarement un bon modèle pour expliquer la répartition spatiale des espèces étudiées. Parmi les espèces étudiées, une seule espèce présente visiblement une dispersion limitée, *Dasylepis seretti*.

Les perturbations modifient la distribution de certaines espèces. Cependant, sur le dispositif de Mbaïki, d'une parcelle à une autre, l'abondance d'une espèce est variable et les

modifications observées ne sont pas forcément dues aux perturbations, mais à la différence du nombre de tiges par espèce entre les parcelles.

Les relations interspécifiques sur le dispositif de Mbaïki sont majoritairement non significatives ou indépendantes et ne sont pas toujours symétriques. Elles semblent rarement être des interactions directes entre les espèces (compétition ou facilitation) ; elles sont observées à courtes distances.

Les relations interspécifiques négatives à moyenne ou longue distance expriment davantage une différenciation d'habitats (par exemple, trouée vs sous-bois). Celles à courte distance peuvent être considérées comme des interactions biotiques (par exemple, allélopathie). Les relations positives n'ont pas été observées seulement pour des espèces pionnières (qui pourrait décrire leur préférence pour le même type d'habitat tel que les trouées ou une même quantité de lumière). Des relations interspécifiques telles que la facilitation ou le mutualisme peuvent expliquer l'apparition d'un patron spatial agrégatif entre deux espèces. Aussi, le mode de dispersion peut, dans certains cas, expliquer les relations interspécifiques positives ou négatives observées. Nous avons pu mettre en évidence une extension de l'hypothèse de Janzen-Connell, le « *species-herd hypothesis* ».

Nous avons mis en évidence l'effet des perturbations sur les relations interspécifiques : suivant les espèces, les relations interspécifiques sont observées soit seulement avant l'application des traitements sylvicoles, soit seulement après leur mise en œuvre ou encore, les relations deviennent temporairement non significatives après les perturbations. Les relations d'attraction tendent à devenir aléatoires (neutre) mais jamais régulières. L'ensemble de ces résultats montre que les perturbations, la limitation de dispersion, la facilitation sont des processus influençant la distribution et les relations interspécifiques spatiales des arbres en forêt de Mbaïki.

Les relations spatiales intra- et inter spécifiques sont localisées, probablement là où les diaspores des espèces ont été dispersés et où les conditions à leur survie et croissance est favorable. Les traitements sylvicoles appliqués sur le dispositif de Mbaïki n'impactent pas la démographie des espèces. Mais, il est observé une modification des patrons de distribution spatiale des espèces et des interactions interspécifiques. Ces résultats suggèrent que certaines parties de la parcelle renferment plus d'espèces que d'autres. Dans le chapitre qui va suivre nous vérifions si les modifications spatiales impactent la diversité des ligneux au sein des parcelles.

Tableau 5.2.3 : Synthèse diachronique des relations spatiales bivariées. MD : mode de dissémination des espèces 1 et 2 (Zoo : zoochore, Bar : barochore). Parcelles : 13, 16 et 24 (témoins) ; 11, 14 et 21 (exploitées) ; 15, 22 et 23 (exploitées et dévitalisées). TI : type d'interactions (A : attraction, R : répulsion). A l'intersection, le rayon minimal et la distance sur laquelle l'interaction significative est observée, cellule vide : interaction aléatoire.

Espèce 1 x Espèce2	MD	Parcelle	T.I	1982	1987	1991	1996	2002	2006	2011
<i>C. preusii</i> x <i>D. iturensis</i>	Zoo x Zoo	13	A					17; 32		
<i>C. preusii</i> x <i>D. iturensis</i>	Zoo x Zoo	11	A					3; 7		
<i>C. preusii</i> x <i>E. oblongum</i>	Zoo x Zoo	11	A		0; 5					
<i>C. preusii</i> x <i>E. oblongum</i>	Zoo x Zoo	16	A		5; 5	12; 10	6; 24	11; 37		
<i>C. preusii</i> x <i>E. oblongum</i>	Zoo x Zoo	11	A		7; 43	7; 42		1; 8		
<i>C. preusii</i> x <i>E. oblongum</i>	Zoo x Zoo	15	A		3; 9	7; 5				
<i>C. preusii</i> x <i>P. angolensis</i>	Zoo x Zoo	24	A						8; 8	9; 8
<i>C. preusii</i> x <i>P. angolensis</i>	Zoo x Zoo	23	A				0; 17	3; 12	2; 9	0; 16
<i>C. preusii</i> x <i>S. stipulatum</i>	Zoo x Zoo	24	R	11; 8	14; 4					4; 16
<i>C. preusii</i> x <i>S. stipulatum</i>	Zoo x Zoo	14	R							8; 5
<i>C. preusii</i> x <i>S. stipulatum</i>	Zoo x Zoo	22	R							20; 7
<i>C. preusii</i> x <i>T. prieuriana</i>	Zoo x Zoo	13	A	23; 27	20; 29	21; 29	22; 28	23; 27	22; 28	13; 37
<i>C. preusii</i> x <i>T. prieuriana</i>	Zoo x Zoo	11	A					3; 10		
<i>C. preusii</i> x <i>T. prieuriana</i>	Zoo x Zoo	23	A				6; 22	4; 20	4; 25	3; 27
<i>C. preusii</i> x <i>T. rubescens</i>	Zoo x Zoo	16	A				4; 30	1; 45	1; 45	1; 45
<i>C. preusii</i> x <i>T. rubescens</i>	Zoo x Zoo	24	A	0; 12	0; 29	0; 15	0; 30	0; 17	1; 19	0; 19
<i>C. preusii</i> x <i>T. rubescens</i>	Zoo x Zoo	23	A	6; 13	0; 18	0; 24	0; 27	0; 27	0; 28	0; 22

<i>C. preusii</i> x <i>T. rubescens</i>	Zoo x Zoo	22	A	1; 11	1; 10	1; 10	1; 50	1; 50	1; 49	1; 50
<i>C. procera</i> x <i>C. preusii</i>	Zoo x Zoo	24	A					39; 5		
<i>C. procera</i> x <i>C. preusii</i>	Zoo x Zoo	23	A		5; 6	3; 11		6; 7	3; 29	2; 13
<i>C. procera</i> x <i>C. preusii</i>	Zoo x Zoo	22	A				1; 5	1; 5	1; 6	
<i>C. procera</i> x <i>T. rubescens</i>	Zoo x Zoo	13	A		23; 13	18; 22	9; 30	5; 30	13; 16	18; 10
<i>C. procera</i> x <i>T. rubescens</i>	Zoo x Zoo	24	A		3; 7	0; 10	2; 11	3; 9	2; 8	3; 16
<i>C. procera</i> x <i>T. rubescens</i>	Zoo x Zoo	11	A		12; 15		22; 6			
<i>C. procera</i> x <i>T. rubescens</i>	Zoo x Zoo	23	A	2; 6	2; 10	0; 8	2; 11	1; 11	1; 9	0; 33
<i>C. procera</i> x <i>T. rubescens</i>	Zoo x Zoo	14	A	3; 18	3; 17	3; 16	1; 18	2; 21		
<i>C. tessmanii</i> x <i>S. stipulatum</i>	Zoo x Zoo	16	A						9; 8	
<i>C. tessmanii</i> x <i>S. stipulatum</i>	Zoo x Zoo	13	A					4; 14	32; 17	
<i>C. tessmanii</i> x <i>S. stipulatum</i>	Zoo x Zoo	24	A		31; 17	31; 17			24; 24	24; 16
<i>C. tessmanii</i> x <i>S. stipulatum</i>	Zoo x Zoo	22	A						7; 7	
<i>D. iturensis</i> x <i>G. suaveolens</i>	Zoo x Zoo	16	A				8; 5	4; 26	5; 28	5; 27
<i>D. iturensis</i> x <i>G. suaveolens</i>	Zoo x Zoo	11	A	32; 7	31; 10		33; 7	32; 5		33; 6
<i>D. iturensis</i> x <i>G. suaveolens</i>	Zoo x Zoo	14	A				22; 6	3; 25	10; 15	12; 10
<i>D. iturensis</i> x <i>S. stipulatum</i>	Zoo x Zoo	23	A							25; 16
<i>D. seretti</i> x <i>S. stipulatum</i>	Bar x Zoo	16	A		5; 9		6; 10	5; 12	3; 11	2; 12
<i>D. seretti</i> x <i>S. stipulatum</i>	Bar x Zoo	13	A	27; 13	8; 6	8; 6				
<i>D. seretti</i> x <i>S. stipulatum</i>	Bar x Zoo	24	A		42; 5					

<i>E. oblongum</i> x <i>S. stipulatum</i>	Zoo x Zoo	24	R	16; 5		17; 5	17; 5	15; 7	15; 5	
<i>E. oblongum</i> x <i>S. stipulatum</i>	Zoo x Zoo	22	R						14; 5	
<i>E. oblongum</i> x <i>S. stipulatum</i>	Zoo x Zoo	16	R	29; 20	5; 45	4; 46	2; 48	2; 48	4; 7	4; 7
<i>E. oblongum</i> x <i>S. stipulatum</i>	Zoo x Zoo	11	R						3; 10	5; 9
<i>G. smeathmanii</i> x <i>A. mannii</i>	Zoo x Zoo	11	A	24; 13	26; 16	21; 22	20; 24	15; 27	13; 28	16; 27
<i>G. smeathmanii</i> x <i>G. suaveolens</i>	Zoo x Zoo	16	A	1; 7		2; 6	0; 10	2; 8	1; 10	1; 10
<i>G. smeathmanii</i> x <i>G. suaveolens</i>	Zoo x Zoo	24	A	17; 9						
<i>G. smeathmanii</i> x <i>G. suaveolens</i>	Zoo x Zoo	11	A	21; 7	23; 22	16; 15	7; 37	10; 34	7; 39	8; 40
<i>G. smeathmanii</i> x <i>G. suaveolens</i>	Zoo x Zoo	14	A	15; 16	16; 12	18; 11	19; 7	19; 6	19; 8	
<i>G. smeathmanii</i> x <i>G. suaveolens</i>	Zoo x Zoo	15	A	0; 26	5; 19					
<i>G. smeathmanii</i> x <i>S. stipulatum</i>	Zoo x Zoo	13	A	9; 40	5; 44	5; 44	11; 39	11; 39	13; 36	12; 38
<i>G. smeathmanii</i> x <i>S. stipulatum</i>	Zoo x Zoo	24	A				32; 17			
<i>G. smeathmanii</i> x <i>S. stipulatum</i>	Zoo x Zoo	11	A	13; 10	14; 7					
<i>G. smeathmanii</i> x <i>S. stipulatum</i>	Zoo x Zoo	15	A	9; 41	13; 37	13; 36	9; 40	10; 39	31; 18	30; 20
<i>G. smeathmanii</i> x <i>T. rubescens</i>	Zoo x Zoo	16	R	7; 12	0; 18	0; 18		7; 13		
<i>G. smeathmanii</i> x <i>T. rubescens</i>	Zoo x Zoo	11	R	16; 4						
<i>G. smeathmanii</i> x <i>T. rubescens</i>	Zoo x Zoo	15	R	17; 33	14; 35	15; 32		34; 10	34; 11	
<i>G. smeathmanii</i> x <i>T. rubescens</i>	Zoo x Zoo	22	R	7; 14			0; 28	0; 28	0; 28	4; 22
<i>R. oblongifolia</i> x <i>P. macroceras</i>	Zoo x Zoo	24	R				11; 17			
<i>R. oblongifolia</i> x <i>P. macroceras</i>	Zoo x Zoo	11	R				1; 20			

<i>S. kamerounensis</i> x <i>D. seretti</i>	Zoo x Bar	13	R							13; 5
<i>S. kamerounensis</i> x <i>D. seretti</i>	Zoo x Bar	11	R							22; 8
<i>S. kamerounensis</i> x <i>D. seretti</i>	Zoo x Bar	22	R							8; 4
<i>S. kamerounensis</i> x <i>D. seretti</i>	Zoo x Bar	24	R							5; 21
<i>S. kamerounensis</i> x <i>T. rubescens</i>	Zoo x Zoo	16	A							4; 4
<i>S. kamerounensis</i> x <i>T. rubescens</i>	Zoo x Zoo	14	A							5; 12
<i>S. kamerounensis</i> x <i>T. rubescens</i>	Zoo x Zoo	23	A							23; 24
<i>S. kamerounensis</i> x <i>T. rubescens</i>	Zoo x Zoo	22	A		2; 4					2; 18
<i>S. stipulatum</i> x <i>C. tessmanii</i>	Zoo x Zoo	16	A	10; 5	10; 5			10; 6		10; 6
<i>S. stipulatum</i> x <i>C. tessmanii</i>	Zoo x Zoo	13	A	11; 5				13; 24		20; 30
<i>S. stipulatum</i> x <i>C. tessmanii</i>	Zoo x Zoo	24	A		29; 7	29; 16	28; 9	13; 32	10; 30	12; 36
<i>S. stipulatum</i> x <i>C. tessmanii</i>	Zoo x Zoo	22	A	23; 12	22; 12	8; 25	7; 31	7; 27	7; 30	19; 14
<i>S. stipulatum</i> x <i>E. oblongum</i>	Zoo x Zoo	24	R	9; 32	11; 27	12; 16	14; 13	7; 21	11; 12	13; 8
<i>S. stipulatum</i> x <i>E. oblongum</i>	Zoo x Zoo	11	R				5; 5		6; 10	
<i>S. stipulatum</i> x <i>E. oblongum</i>	Zoo x Zoo	22	R						14; 5	
<i>S. stipulatum</i> x <i>E. oblongum</i>	Zoo x Zoo	14	R	14; 25	12; 27	18; 20	18; 8		12; 27	
<i>S. stipulatum</i> x <i>T. rubescens</i>	Zoo x Zoo	24	R		5; 16					
<i>S. stipulatum</i> x <i>T. rubescens</i>	Zoo x Zoo	11	R	3; 7	4; 9	2; 10	2; 4			
<i>S. stipulatum</i> x <i>T. rubescens</i>	Zoo x Zoo	14	R		0; 6	0; 6				
<i>S. stipulatum</i> x <i>T. rubescens</i>	Zoo x Zoo	22	R		16; 9	18; 4	10; 11	19; 7		

<i>T. rubescens</i> x <i>C. preusii</i>	Zoo x Zoo	16	A			3; 14	3; 20	2; 14	3; 25	2; 16
<i>T. rubescens</i> x <i>C. preusii</i>	Zoo x Zoo	23	A	5; 15	0; 21	0; 23	0; 27	1; 27	0; 26	0; 28
<i>T. rubescens</i> x <i>C. procera</i>	Zoo x Zoo	16	A		6; 4					
<i>T. rubescens</i> x <i>C. procera</i>	Zoo x Zoo	11	A	9; 15	10; 5					
<i>T. rubescens</i> x <i>C. procera</i>	Zoo x Zoo	14	A	5; 16	3; 39	5; 15		36; 6		
<i>T. rubescens</i> x <i>C. procera</i>	Zoo x Zoo	23	A		1; 11	1; 11	1; 9	0; 9	1; 9	0; 16
<i>T. rubescens</i> x <i>D. iturensis</i>	Zoo x Zoo	16	R		1; 25	0; 18	6; 20	15; 22	6; 19	
<i>T. rubescens</i> x <i>D. iturensis</i>	Zoo x Zoo	11	R			4; 7				
<i>T. rubescens</i> x <i>D. iturensis</i>	Zoo x Zoo	11	R	4; 14	4; 14	4; 12	5; 10			
<i>T. rubescens</i> x <i>D. iturensis</i>	Zoo x Zoo	22	R			4; 6	6; 11	4; 14		
<i>T. rubescens</i> x <i>D. seretti</i>	Zoo x Bar	16	R	8; 20	8; 14	8; 14	2; 14	8; 16	8; 16	
<i>T. rubescens</i> x <i>D. seretti</i>	Zoo x Bar	11	R	4; 45	27; 21	26; 13				
<i>T. rubescens</i> x <i>D. seretti</i>	Zoo x Bar	22	R	24; 16	6; 10	7; 5				
<i>T. rubescens</i> x <i>S. kamerounensis</i>	Zoo x Zoo	16	A			5; 5			3; 7	3; 7
<i>T. rubescens</i> x <i>S. kamerounensis</i>	Zoo x Zoo	14	A			5; 15				
<i>T. rubescens</i> x <i>S. kamerounensis</i>	Zoo x Zoo	23	A			22; 6				
<i>T. rubescens</i> x <i>S. kamerounensis</i>	Zoo x Zoo	22	A			3; 15				
<i>T. rubescens</i> x <i>S. stipulatum</i>	Zoo x Zoo	16	R	3; 15		3; 18	4; 7			
<i>T. rubescens</i> x <i>S. stipulatum</i>	Zoo x Zoo	11	R	2; 13	1; 14	0; 12	2; 16			
<i>T. rubescens</i> x <i>S. stipulatum</i>	Zoo x Zoo	22	R	18; 11	18; 12					

5.3 Les modifications spatiales ne modifient pas la diversité des ligneux à une échelle fine

5.3.1 Introduction

L'effet de l'exploitation forestière sur la diversité spécifique des arbres en forêt tropicale continue de susciter des interrogations. La réponse à cette perturbation varie d'un peuplement forestier à un autre (Molino et Sabatier, 2003 ; Smith et al., 2005 ; Bongers et al., 2009 ;...). L'exploitation forestière peut augmenter ou réduire la diversité spécifique. Cette différence de réponse est expliquée par l'histoire du site étudié, l'intensité des perturbations,... Gourlet Fleury et al. (2013), première étude expérimentale testant l'effet de l'exploitation forestière sur la diversité des forêts denses semi-décidues africaines, montrent que l'exploitation et la dévitalisation ont un impact très faible sur la diversité du site de Mbaïki en considérant la réponse des tiges adultes (dbh > 9,55 cm) à ces deux traitements sylvicoles. Les analyses réalisées dans ce travail de thèse montrent, toujours pour le même site, que ces traitements modifient peu les paramètres démographiques du peuplement mais nous observons un effet sur les relations spatiales intra et interspécifiques. Ces résultats montrent aussi que ces relations sont localisées. Les perturbations, en modifiant les structures spatiales des individus, agissent indirectement sur leur environnement local qui, détermine les conditions de survie et de croissance. Mais lorsque, cet environnement lui aussi est modifié, il est possible qu'il n'assure plus leur survie et leur croissance. A l'échelle du peuplement, la modification de la structure spatiale peut favoriser ou non l'augmentation de la diversité. Nous testons, l'hypothèse selon laquelle les modifications des relations spatiales modifient à une échelle fine la diversité des ligneux.

5.3.2 Méthodologie

Nous avons testé l'effet des modifications des patrons spatiaux sur la diversité en décrivant et comparant la richesse spécifique entre les parcelles (traitements) pour chacune des années 1983, 1987, 1998 et 2011. Pour vérifier si la richesse spécifique varie au sein d'une même parcelle, les analyses ont été réalisées à différentes échelles : 25 x 25, 50 x 50, 75 x 75, 100 x 100 et 200 x 200 m respectivement. À cet effet, les courbes de raréfaction construites suivant la méthode d'interpolation-extrapolation (Colwell et al., 2012 ; Chao et al., 2014) ont été utilisées. Elles décrivent l'évolution de la richesse spécifique d'un peuplement en fonction du nombre d'individus échantillonnés à partir de données réelles (interpolation) et en doublant la taille réelle de l'échantillon (extrapolation). Pour cette analyse, nous avons utilisé des données d'abondance des espèces calculées pour chacune des années et échelles précédemment spécifiées.

Les courbes de raréfaction ont été construites en utilisant le package iNEXT du logiciel R (Hiesh et al., 2016). Les intervalles de confiance calculées à 95 % (Chao et al., 2014) ont été utilisés pour évaluer la significativité de la différence de la richesse spécifique entre les traitements.

5.3.3 Résultat et discussion

Les figures 5.3.1 à 5.3.5 présentent les courbes de raréfaction pour les années et échelles définies précédemment. Les courbes de raréfaction montrent la corrélation positive existant entre la richesse spécifique et l'effort d'échantillonnage (nombre d'individus échantillonnés) qui est aussi corrélée à l'échelle d'échantillonnage. L'augmentation de la richesse spécifique avec le nombre d'individus échantillonnés devient faible au bout d'un certain effectif. L'allure des courbes de raréfaction montre que l'effort d'échantillonnage est presque atteint à l'échelle de 200 x 200 m quelque soit les années car les courbes d'extrapolation semblent être plate. A cette échelle, la probabilité de rencontrer une nouvelle espèce est très faible et serait plutôt due au hasard et non parce que cette espèce se retrouve dans le milieu.

Quelque soit le type de perturbation, nous observons pour une même superficie, une augmentation du nombre d'espèces et celui des individus. Aussi, il n'est observé aucun effet traitement car les intervalles de confiance des différentes courbes se superposent. Ce qui suggère que les modifications des patrons de distributions spatiales observées n'influent pas sur la diversité spécifique. Aucune variation de la richesse spécifique n'est observée bien que l'intensité de prélèvement soit importante ou pas, qu'il y ait beaucoup d'espaces à coloniser ou non. Ceci peut être du soit à l'absence de graines des espèces au niveau des trouées soit à la rareté des animaux, principaux disséminateurs des espèces en forêts tropicales. Ces animaux auraient favorisé l'occupation d'autres sites favorables que ceux déjà occupés par les grands arbres. Ce résultat confirme la première hypothèse et concorde avec les résultats de Gourlet-Fleury et al. (2013) qui concluent à un effet négligeable des perturbations sur la diversité des arbres de $dbh \geq 9,55$ cm.

La seconde hypothèse qui suppose que les modifications des patrons spatiaux seront traduites par une variation de la richesse spécifique à une fine échelle n'est pas vérifiée. Quelque soit l'échelle, il n'est observé aucune variation de la richesse spécifique entre les différentes parcelles (traitements), toutes les intervalles de confiance se superposent. Une explication possible à cela serait le fait d'avoir moyenné l'abondance pour les sous parcelles afin de tracer les courbes de raréfaction à fine échelle.

5.3.4 Conclusion

Cette étude décrit la corrélation positive entre la taille de la parcelle, le nombre d'individus échantillonnés et la diversité. Aussi, l'augmentation de la diversité n'est pas continue avec le nombre d'individus échantillonnés : elle devient faible à partir d'une taille donnée. Ce qui montre qu'à partir d'un effectif d'échantillon, la probabilité d'apparition d'une nouvelle espèce est faible.

La diversité spécifique ne diffère pas significativement entre les parcelles (traitements). Ce qui suggère que bien que l'intensité de perturbation diffère entre certaines parcelles, l'hétérogénéité environnementale ne varie pas significativement entre celles-ci même à différentes échelles.

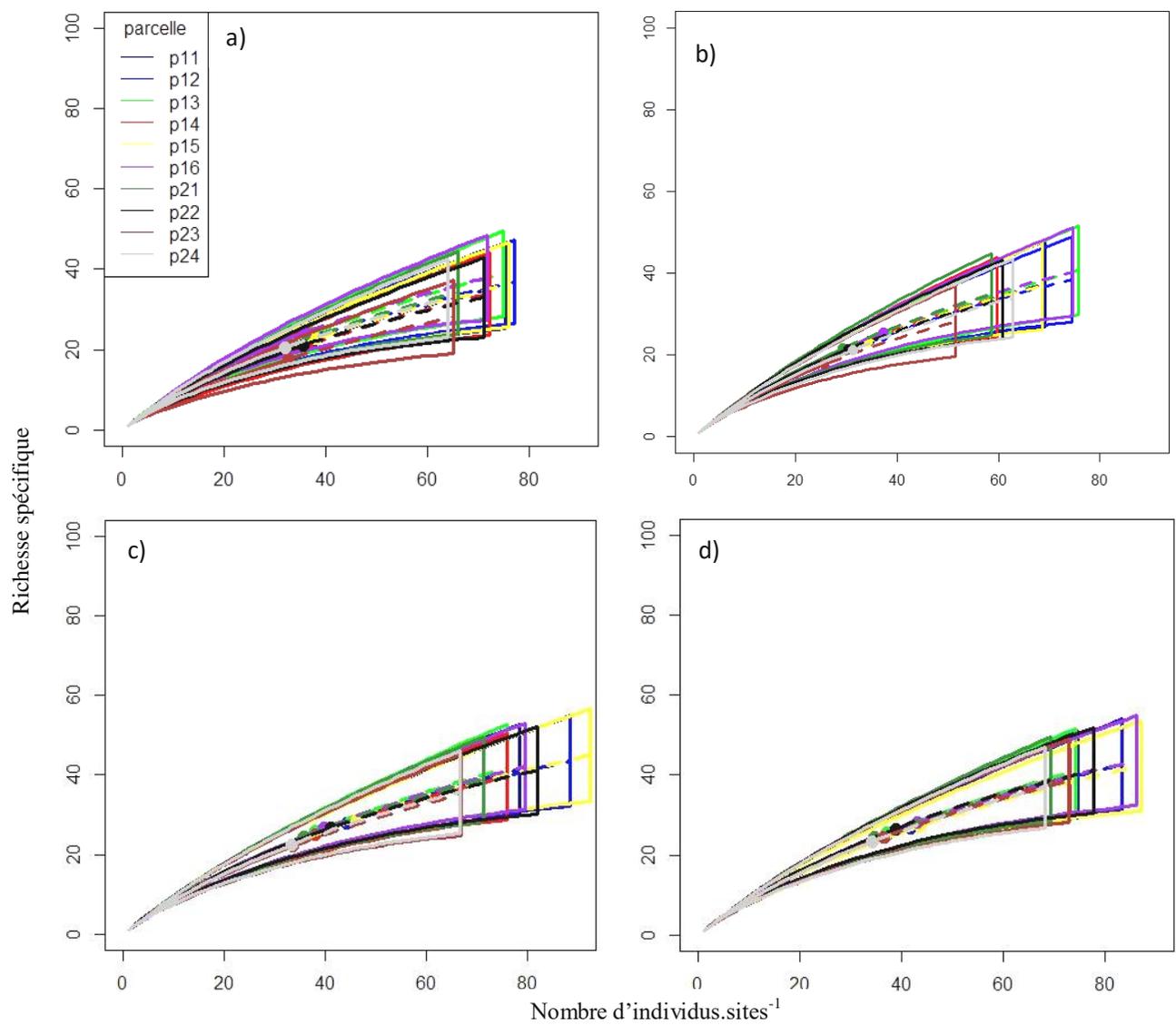


Figure 5.3.1 : Courbes de raréfaction à l'échelle de 25 x 25m. a) 1983 ; b) 1987 ; c) 1998 et d) 2011. En trait plein, les courbes de l'échantillon de référence et en pointillés les courbes d'extrapolation. Les points représentent le nombre d'individus observé.
 Parcelles exploitées : p11, p14 et p21
 Parcelles exploitées-dévitalesées : p12, p15, p22 et p23
 Parcelles témoins : p13, p16 et p24

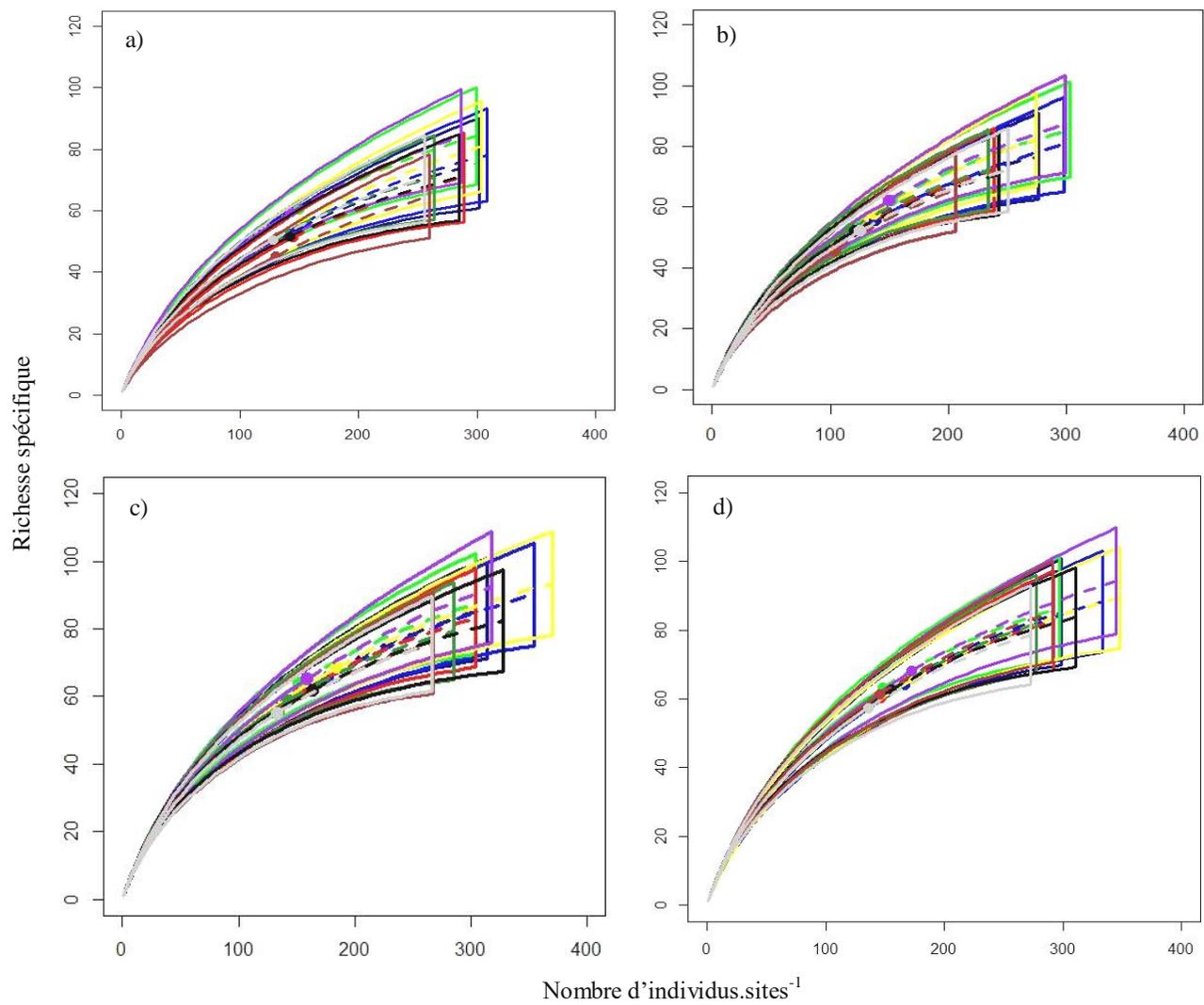


Figure 5.3.2 : Courbes de raréfaction à l'échelle de 50 x 50m. a) 1983 ; b) 1987 ; c) 1998 et d) 2011. En trait plein, les courbes de l'échantillon de référence et en pointillés les courbes d'extrapolation. Les points représentent le nombre d'individus observé.

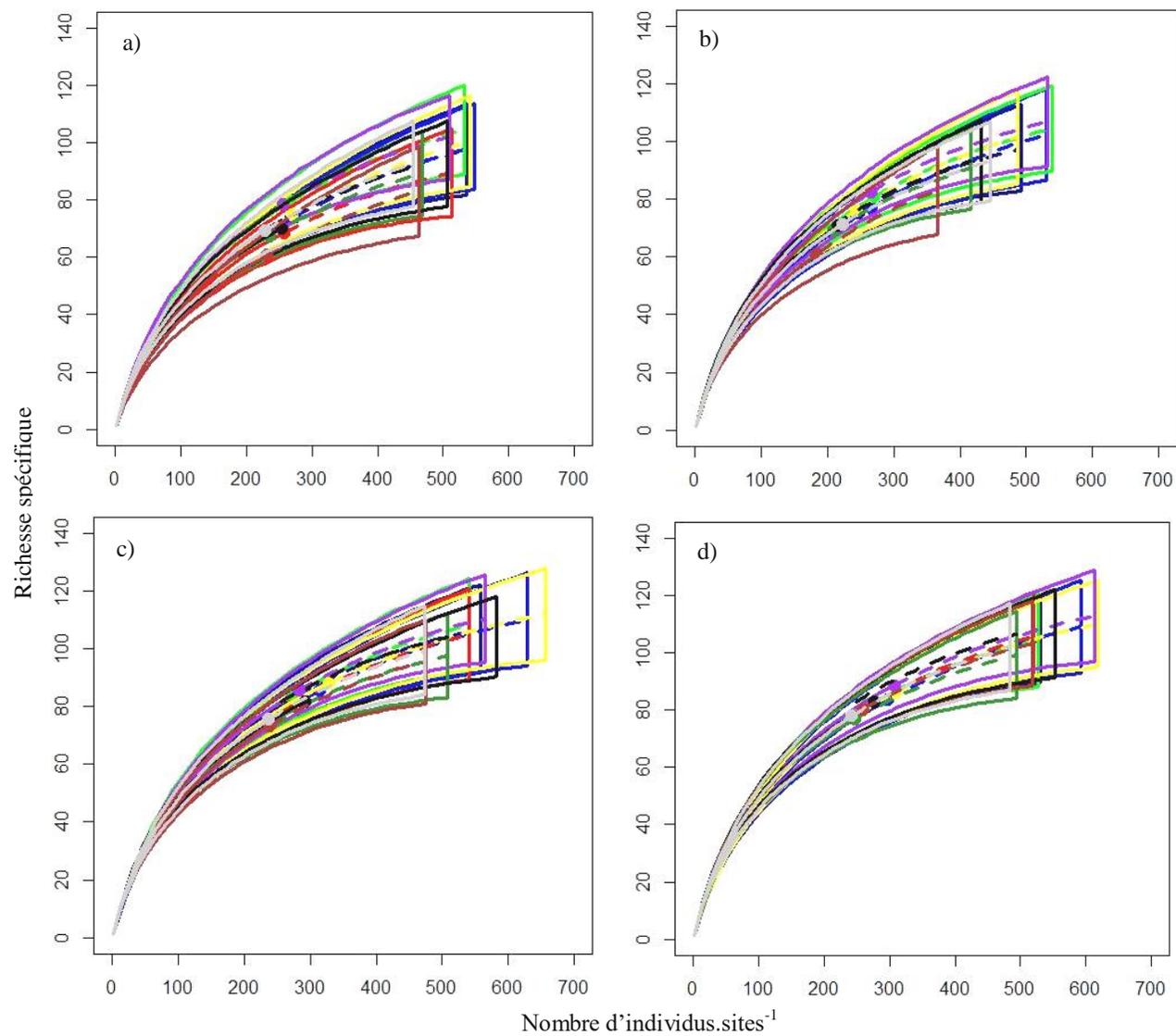


Figure 5.3.3 : Courbes de raréfaction à l'échelle de 75 x 75m. a) 1983 ; b) 1987 ; c) 1998 et d) 2011. En trait plein, les courbes de l'échantillon de référence et en pointillés les courbes d'extrapolation. Les points représentent le nombre d'individus observé.

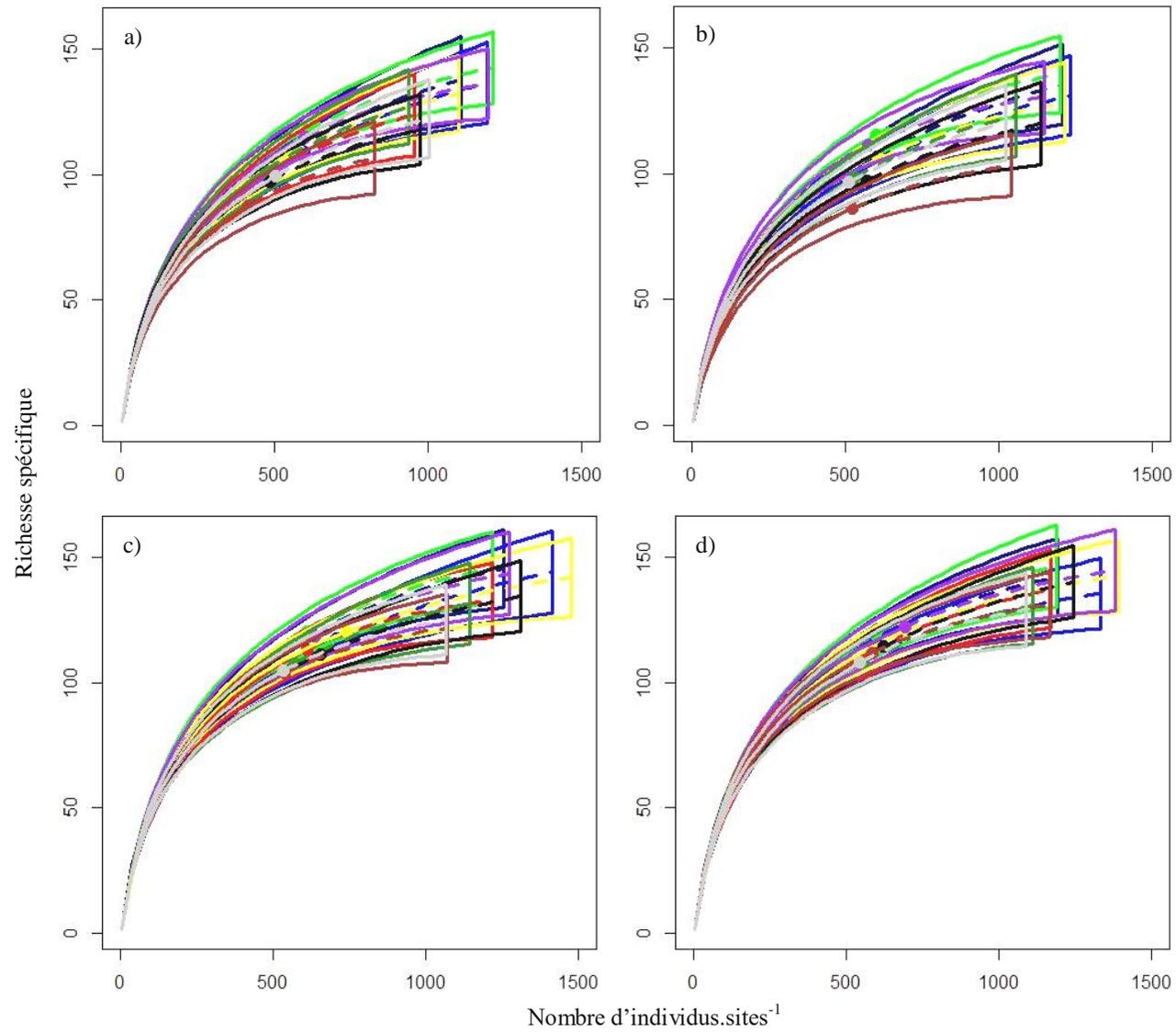


Figure 5.3.4 : Courbes de raréfaction à l'échelle de 100 x 100m. a) 1983 ; b) 1987 ; c) 1998 et d) 2011. En trait plein, les courbes de l'échantillon de référence et en pointillés les courbes d'extrapolation. Les points représentent le nombre d'individus observés.

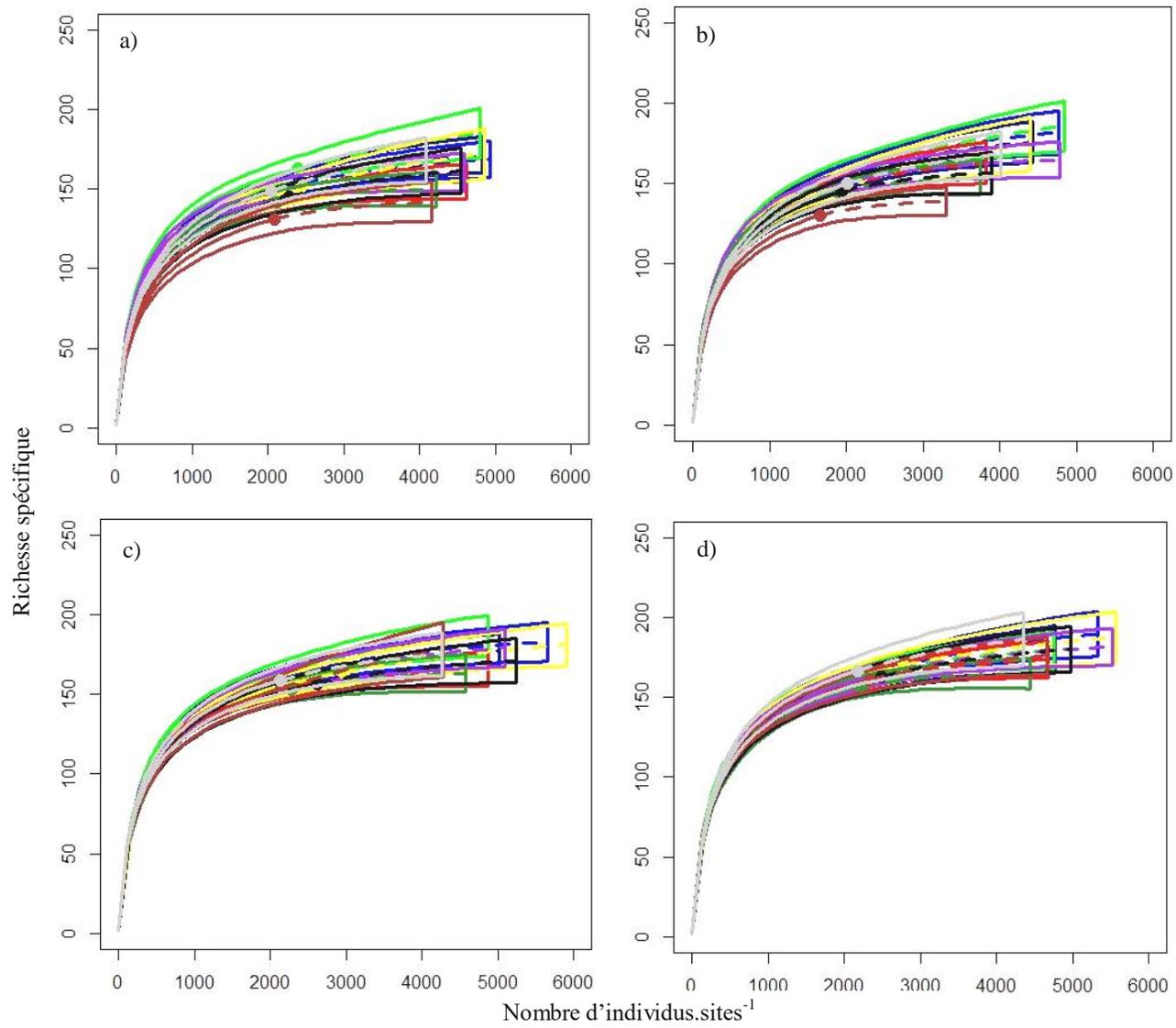


Figure 5.3.5 : Courbes de raréfaction à l'échelle de 200 x 200m. a) 1983 ; b) 1987 ; c) 1998 et d) 2011. En trait plein, les courbes de l'échantillon de référence et en pointillés les courbes d'extrapolation. Les points représentent le nombre d'individus observé.

Chapitre 6 : Discussion générale, perspectives et conclusion

Cette étude était centrée sur la base de données du Cirad-Forêt pour le dispositif expérimental de Mbaïki de 1982 à 2011 (exceptées les années 1997, 1999 et 2001 pour lesquels aucun inventaire n'a pu être conduit). L'étude de l'effet des traitements sylvicoles sur la dynamique du peuplement arborescent ($dbh \geq 9,55$ cm) s'est faite en comparant les réponses de ce dernier entre les traitements (témoin, exploitation, exploitation-dévitalisation). La fiabilité des parcelles témoins (absence de traitement sylvicole) comme référence lors des comparaisons a été vérifiée au chapitre 3. Dès lors que nos analyses se focalisent sur les arbres, l'approche comparative est valide puisque ni la structure (richesse spécifique, diversité, équitabilité), ni la nature (composition spécifique) de la diversité des arbres en parcelles témoin n'étaient altérées par le dispositif et les suivis annuels.

Les résultats obtenus au cours de cette étude permettent de comprendre un peu mieux l'effet des perturbations anthropiques (exploitation et exploitation-dévitalisation) sur la dynamique du peuplement forestier du dispositif de Mbaïki à travers des analyses de structures spatiales (chapitres 4 et 5.2) et des études de la démographie (recrutement, croissance, mortalité et survie) (chapitre 5.1). Les analyses ont été réalisées à deux niveaux : celui de l'ensemble du peuplement et celui des populations des espèces les plus abondantes. Parmi les espèces étudiées, nous distinguons une espèce pionnière, 9 espèces héliophiles non-pionnières et 27 espèces tolérantes à l'ombre (tempérament à dire d'expert). La zoochorie est le mode de dissémination majoritaire. Six de ces espèces sont exploitées pour leur bois d'œuvre. La majorité des espèces étudiées présentent une faible abondance au sein des parcelles. Aussi, d'une année à une autre, le nombre d'individus d'une espèce varie sur une même parcelle. Donc certains des résultats sont à interpréter avec prudence. L'étude démographique et les analyses spatiales ont été réalisées pour les deux niveaux alors que les analyses spatiales n'ont concernées que chacune des espèces considérées abondantes du dispositif.

Au niveau du peuplement global, l'étude des paramètres démographiques montre qu'il n'y a aucun effet significatif des traitements sur la mortalité, pouvant s'expliquer par la faible abondance des tiges. Par contre, nous avons observé un effet significatif des traitements sur les deux autres processus naturels (recrutement et croissance) : le premier est négativement corrélé et le second positivement corrélé à l'intensité de perturbation. Les taux de recrutement sont plus importants que ceux de mortalité et les arbres croissent en diamètre. Les analyses de survie ont été réalisées d'abord sur l'intervalle de temps de 24 ans (1987-2011) et ensuite sur les intervalles de 12 ans (1987-1998 et 1999-2011). Dans le premier cas, l'exploitation simple, le diamètre et la compétition sont les facteurs influençant la survie des arbres : les deux premières variables explicatives augmentent le risque de mortalité des arbres alors que la dernière le réduit. Dans le second cas, l'effet positif de l'exploitation simple sur le risque de mortalité des arbres n'est observé que 12 ans après sa mise en œuvre. Ceci suggère les opérations d'exploitation ont entraîné, directement ou indirectement, une mort retardée d'autres tiges. L'exploitation couplée à la dévitalisation impacte différemment le risque de mortalité des arbres sur les deux périodes : sur la première période, elle l'augmente (ceci est

due au traitement lui-même et aux dégâts qui lui sont associés), alors qu'elle le diminue sur la seconde période (il y a moins de compétition et la mortalité est rare). Tout comme l'exploitation simple, le diamètre augmente le risque de mortalité 12 ans après l'application des traitements sylvicoles. L'effet de la compétition, très significatif sur la première période, réduit le risque de mortalité des arbres, ce qui est attendu puisque plus on exploite ou dévitalise, moins il y a de compétition (principalement pour la lumière) et donc moins la mortalité est élevée.

Au niveau individuel, aucun effet des traitements n'est observé sur la mortalité des espèces. Le recrutement de la majorité des espèces n'est pas significativement modifié par les traitements : seules les espèces *E. cylindricum* et *A. mannii* présentent un taux de recrutement négativement corrélé à l'intensité d'exploitation alors que *S. stipulatum* a un taux de recrutement positivement corrélé à cette intensité. L'effet positif des traitements sur la croissance n'est observé que pour 9 espèces ; pour les autres, il est non significatif. Les analyses de survie montrent que la mortalité des arbres au sein d'une espèce n'est pas aléatoire : les traitements sylvicoles (exploitation et exploitation-dévitalisation), le diamètre initial des individus et la compétition (intra- et interspécifique) influent sur le risque de mortalité des espèces. Aussi, l'effet significatif varie entre les espèces.

Les analyses spatiales montrent que les processus de Poisson, inhomogène et homogène, décrivent mieux les patrons spatiaux de distribution des espèces du dispositif. Les processus de Thomas, homogène et inhomogène, sont rarement de bons descripteurs des patrons de distribution des espèces étudiées. Dans cette étude, les distributions agrégées et aléatoires sont majoritaires. La répulsion est rare. La variation du degré d'agrégation dans le temps et l'espace des espèces peut être interprétée comme le reflet de l'hétérogénéité environnementale : les individus d'une même espèce s'agrègent à des endroits où les conditions du milieu sont favorables à leur développement, soit dans les trouées, soit en sous-bois à distance des trouées. Tel est l'exemple des espèces *M. cecropioides* et *C. procera*, qui se concentrent dans les trouées, naturelles ou artificielles. Mais Pascal (2003) montre que la présence d'une espèce au sein d'un habitat ne justifie pas de prime abord sa préférence pour l'habitat car des interactions interspécifiques telles que la facilitation peuvent induire un patron spatial agrégatif (*M. cecropioides* et *D. iturensis* ou *S. stipulatum* pourraient l'illustrer dans notre étude, si leur tempérament supposé est correct). L'apparition d'une distribution aléatoire peut être attribuée à la faible abondance des espèces : ceci constitue une preuve de l'effet de dilution qui suppose que dans les communautés riches, les espèces sont majoritairement représentées par un faible nombre d'individus et que ces individus se répartissent indépendamment l'un de l'autre. Les attributs intrinsèques des espèces tels que leur type de diaspore et mode de dispersion peut souvent expliquer le type de patron observé : une espèce telle que *D. seretti* ayant des diaspores de type barochore (chute sous le pied mère par simple effet de la gravité) qui l'empêchent de se disperser sur de longues distances présente une structure spatiale agrégée, contrairement à des espèces zoochores telles que *P. laurentii*, *M. mabokoensis* qui présentent parfois une distribution spatiale aléatoire. Dans ce dernier cas aussi, une structure spatiale aléatoire peut refléter une absence d'interaction tout comme elle peut aussi traduire la faible abondance de l'espèce sur la parcelle.

Les traitements sylvicoles appliqués sur le dispositif ont modifié les patrons spatiaux intra- et interspécifiques. Lorsque la relation spatiale intra- ou interspécifique positive tend vers l'aléatoire après l'application des traitements, ceci peut indiquer que les mécanismes

sous-jacents à l'attraction (dispersion limitée, habitat spatialement limité, interaction facilitatrice) sont relâchés sous l'effet des perturbations. Cela peut être lié à la variation du nombre de tiges. Ce déficit de recrutement peut être attribué à une réduction du nombre de diaspores dispersés (dû à la rareté de la faune mais aussi au prélèvement des semenciers ; Tsujino et al., 2006). Lorsque la relation intra- ou interspécifique apparaît après la mise en œuvre des traitements, nous supposons que les perturbations ont favorisé le recrutement des individus des espèces considérées. Le fait que deux espèces présentent les mêmes préférences écologiques ou traits fonctionnels explique l'apparition de l'interaction spatiale positive interspécifique en 1982-1983.

Bien que l'intensité des perturbations influence les processus démographiques (en particulier le recrutement et la croissance) sur l'ensemble du peuplement et modifie les patrons spatiaux intra- et interspécifiques, il n'a été observé aucun effet des variations spatiales dans le temps sur la diversité (chapitre 5.3). Quelle que soit l'année et l'échelle d'observation, les perturbations ne suppriment pas certaines espèces ou ne favorisent pas l'installation de nouvelles. L'exploitation sélective qui crée des trouées de petite taille (localisées là où se trouve une espèce exploitable) pourrait être une explication à l'absence de variation de la diversité entre les traitements.

Les analyses de la structure spatiale a permis de distinguer les effets de premier ordre (variabilité environnemental) de ceux de second ordre (relations et dispersion limitée) sur les relations spatiales des espèces abondantes. Nos résultats montrent aussi que les communautés d'arbres sont structurées.

Nous avons pu mettre en relation, pour certaines espèces, leur dynamique et leur patron spatial de distribution. Des précisions sur l'autoécologie d'une espèce ont pu être apportées. Le rôle des deux mécanismes (variabilité environnementale et limitation de dispersion), associés aux théories de niche et neutraliste, sur les patrons de distribution spatiale des espèces a été testé. Pour la majorité des espèces, cette étude n'a pas été en mesure de fournir des résultats significatifs du fait de leur faible abondance. Wang et al. (2015) considère un tel résultat comme un effet de dilution qui masquerait l'expression des interactions significatives en forêt riches en espèces. Cette étude s'est focalisée sur les espèces abondantes de chacune des parcelles. Ces espèces totalisent un peu plus de la moitié des individus recensés dans chacune des parcelles. Et donc l'autre moitié représente les tiges des espèces rares. Donc nous ne pourrions extrapoler les résultats obtenus pour les espèces analysées. Nous ne disposons d'informations sur la réponse de cette catégorie d'espèces qui peut ne pas être négligeable.

Le peu de connaissances sur l'écologie des espèces étudiées constitue la principale limite à cette étude. Il serait judicieux d'approfondir les connaissances dans ce domaine. Certains tempéraments n'étant pas suffisamment représentés, nous n'avons pas pu tester l'effet des traitements sur les paramètres démographiques et patrons spatiaux entre les 3 guildes de régénération. Des études de la distribution spatiale des stades juvéniles (dbh < 9,55 cm) des espèces seraient à réaliser afin de comprendre comment évolue les patrons spatiaux de ces espèces à différents stades de leur cycle ontogénétique et aussi la relation qu'ils entretiennent. Mais aussi comprendre l'effet des traitements sur la distribution spatiale des juvéniles (sachant que la compétition y est bien plus élevée que pour les arbres adultes) qui peut expliquer les patrons de distributions des arbres adultes observés dans cette étude. Il serait aussi intéressant d'examiner le rôle de la faune (agent disséminateur, mode dépôt des graines) sur la structure spatiale des espèces. Babweteera et Brown (2010) montrent que la

disparition des vertébrés du fait de l'exploitation forestière altère le recrutement des espèces végétales et aurait un effet à long terme sur les patrons de distributions de celles-ci. Il sera aussi judicieux de comprendre le mécanisme de l'allélopathie car il constitue un des mécanismes incriminés dans l'absence de recrutement de certaines espèces (Rees et al., 2001) ainsi que la facilitation.

Bibliographie

- Archaux F. 2009. Could we obtain better estimates of plot species richness from multiple-observer plant censuses? *Journal of Vegetation Science* 20: 603-611.
- Assi-Kaudjhis C., Digbehi B. Z., Roche E. & Lezine A-M. 2010. Synthèse sur l'évolution des paléoenvironnements de l'Afrique occidentale atlantique depuis la fin de la dernière période glaciaire. Influences climatiques et anthropiques. *Geo-Eco-Trop.* 34: 1-28.
- Babweteera F. & Brown N. 2010. Spatial patterns of tree recruitment in East African tropical forest that have lost their vertebrate seed dispersers. *Journal of Tropical Ecology* 26: 193-203.
- Baddeley A. 2008. Analysing spatial point patterns in R. <https://training.fws.gov/courses>.
- Bagchi R., Henrys P. A., Brown P. E., Burslem D. F. R. P., Diggle J., Gunatilleke C. V. S., Gunatilleke I. A. U. N., Rahman A. K., Law R., Noor S. & Valencia R. L. 2011. Spatial patterns reveal negative density dependence and habitat associations in tropical trees. *Ecology* 92 (9): 1723-1729.
- Balmford A. 1996. Extinction filters and current resilience: the significance of past selection pressures for conservation biology. *Tree* 11: 193-196.
- Bedel F., Durrieu de Madron L., Dupuy B., Favrichon V., Maitre H. F., Bae Hen A. & Narboni P. 1998. *Dynamique de croissance dans des peuplements exploités et éclaircis de la forêt dense africaine. Le dispositif de Mbaïki en République Centrafricaine (1982-1995)*. CIRAD-Forêt, Montpellier, France (Forafri n°1), 87 p.
- Beina D. 2011. *Diversité floristique de la forêt dense semi-décidue de Mbaïki, République Centrafricaine : Etude expérimentale de l'impact des deux types d'intervention sylvicole*. Thèse de doctorat, Université de Picardie Jules Verne. 226 p.
- Bergonzini J. C. 2015. L'homme et la forêt, histoire d'une coévolution. In *L'homme et les forêts tropicales, une relation durable ?* Editions Quae, 198 p.
- Billand A. 2008. Les forêts de la République Centrafricaine. In : *Les forêts du Bassin du Congo-Etats des forêts, 2008*. Office des publications de l'Union européenne, 2009, pp. 87-100.
- Blanc L., Flores O., Molino J-F., Gourlet-Fleury S. & Sabatier D. 2003. Diversité spécifique et regroupement d'espèces arborescentes en forêt guyanaise. *Revue Forestière Française*, numéro spécial 131-146.
- Blanchard M., Peugeot C. & Seghier J. 2007. *Structure et dynamique de la végétation sur quatre types de couvert végétal représentatifs de la diversité du Bassin versant de la Donga*. 50 p.
- Bongers F., Poorter L., Hawthorne W. D. & Sheil D. 2009. The intermediate disturbance hypothesis applies to tropical forests, but disturbance contributes little to tree diversity. *Ecology Letters* 12: 798-805.
- Borden E. B. 2003. Assessing tree mortality in an old-growth forest: wind river forest dynamics plot 2010-2012. Senior Project Report, School of Environmental and Forest Sciences, UW. Advisor: James A Lutz, 19 p.

- Boulvert Y. 1983. Carte pédologique de la République Centrafricaine a 1 : 1 000 000 ORSTOM, Paris.
- Boulvert Y. 1986. *Carte phytogéographique de le République Centrafricaine (Feuille Ouest-feuille Est) à 1/1 000 000*. ORSTOM, Ministère de la Recherche et de la Technologie. Notice explicative n° 104. Paris, 131 p.
- Boyden S., Binkley D & Shepperd W. 2005. Spatial and temporal patterns in structure, regeneration and mortality of an old-growth ponderosa pine forest in the Colorado front range. *Forest Ecology and Management* 219: 43-55.
- Boyemba Bosela F. 2011. *Ecologie de Pericopsis elata (Harms) Van Meeuwen (Fabaceae), arbre de forêt tropicale africaine à répartition agrégée*. Thèse de doctorat, Université Libre de Bruxelles. 206 p.
- Branchereau F. 2009. *Le type de dispersion des diaspores détermine-t-il la répartition spatiale des arbres de forêt tropicale humide ? Cas de Mbaïki (République Centrafricaine)*. Mémoire de Master 2, Université Montpellier II.
- Brncic T. M., Willis K. J., Harris D. J. & Washington R. 2007. Culture or climate? The relative influences of past processes on the composition of the lowland Congo rainforest. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*. 362: 229-242.
- Brncic T.M., Willis K. J., Harris D., Telfer M. W. & Bailey R. 2009. Fire and climate change impacts on lowland forest composition in northern Congo during the last 2580 years from palaeoecological analyses of a seasonally flooded swamp. *The Holocene* 19 (1): 79-89.
- Brown C., Burslem D. F. R. P., Illian J. B., Bao L., Brockelman W., Cao M., Chang L. W., Dattaraja H. S., Davies S., Gunatilleke C. V. S., Gunatilleke I. A. U. N., Huang J., Kassim A. R., LaFrankie J. V., Lian J., Lin L., Ma K., Mi X., Nathalang A., Noor S., Ong P., Sukumar R., Su S. H., Sun I. F., Suresh H. S., Tan S., Thompson J., Uriarte M., Valencia R., Yap S. L., Ye W. & Law R. 2013. Multispecies coexistence of trees in tropical forests: spatial signals of topographic niche differentiation increase with environmental heterogeneity. *Proceedings of the Royal Society B* 280: 20130502.
- Cahill J. F. & Casper B. B. 2000. Investigating the relationship between neighbor root biomass and belowground competition: field evidence for symmetric competition belowground. *Oikos* 90: 311-320.
- Callaway R. M. & Walker L. R. 1997. Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology* 78 (7): 1958-1965.
- Ceccato P., Bango E., Ngouanze F. & Damio T. 1992. *Annexe 1: Etude pédologique des parcelles d'expérimentation des forêts de Boukoko et La Lolé (Mbaïki, République Centrafricaine)*, Projet de recherche forestière FAC / ARRF, 19 p.
- Chapman C. A. & Chapman L. J. 1997. Forest regeneration in logged and unlogged forests of kibale national park Uganda. *Biotropica* 29 (4): 396-412.
- Chao W-C., Wu S-H., Lin H-Y., Hsieh C-F. & Chao K. J. 2007. Distribution patterns of tree species in the Lanjenchi lowland Rain Forest. *Taiwania* 52, 343-351.

- Chao A., Gotelli N. J., Hsieh T. C., Sander E. L., Ma K. H., Colwell R. K. & Ellison A. M. 2014. Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecological Monographs* 84 (1): 45-67.
- Chase, J. M., Myers & J. A., 2011. Disentangling the importance of ecological niches from stochastic processes across scales. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 366: 2351-2363.
- Cheng J., Mi X., Nadrowki K., Ren H., Zhang J. & Ma K. 2012. Separating the effect of mechanisms shaping species-abundance distributions at multiple scales in a subtropical forest. *Oikos* 212: 236-244.
- Chesson P. 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31: 343-366.
- Chuyong G. B., Kenfack D., Harms K. E., Duncan W T., Condit R. & Comita L.S. 2011. Habitat specificity and diversity of trees in an African wet tropical forest. *Plant Ecology* 212: 1363-1374.
- Clark D. A. & Clark D. B. 1992. Life history diversity of canopy and emergent trees in a Neotropical rain forest. *Ecological Monographs* 62: 315-344.
- Clark D. B. & Clark D. A. 1996. Abundance, growth and mortality of very large trees in neotropical lowland rain forest. *Forest Ecology and Management* 80: 235-244.
- Coad L., Schleicher J., Milner-Gulland E. J., Marthews T. R., Starkey M., Manica A., Balmford A., Mbombe W., Diop Bineni T. R. & Abernethy K. A. 2013. Social and ecological change over a decade in a village hunting system, central Gabon. *Conservation Biology* 27(2): 270-280.
- Collinet F. 1997. *Essai de regroupement des principales espèces structurantes d'une forêt dense humide d'après l'analyse de leur répartition spatiale (Forêt de Paracou-Guyane)*. Thèse de Doctorat, Université Claude Bernard- Lyon I, 308 p.
- Colwell R. K., Chao A., Gotelli N. J., Lin S-Y., Mao C. X., Chazdon R. L. & Longino J. T. 2012. Models and estimators linking individual-based and sample-based rarefaction, extrapolation and comparison of assemblages. *Journal of Plant Ecology* 5: 3-21. doi: 10.1093/jpe/rtr044.
- Comas C. & Mateu J. 2007. Modelling forest dynamics: a perspective from point process methods. *Biometrical Journal* 49 (2): 176-196.
- Comita L. S., Aguilar S., Perez R., Lao S. & Hubbell S. P. 2007. Patterns of woody plant species abundance and diversity in the seedling layer of a tropical forest. *Journal of Vegetation Science* 18: 163-174.
- Comita L. S., Uriarte M., Thompson J., Jonckheere I., Canham C. D. & Zimmerman K. 2009. Abiotic and biotic drivers of seedling survival in a hurricane-impacted tropical forest. *Journal of Ecology* 97: 1346-1359.
- Comita L. S., Muller-Landau H. C., Aguilar S. & Hubbell S. 2010. Asymmetric density dependence shapes species abundance in a tropical tree community. *Science* 329: 330-332.

- Condit R., Hubbell S. P. & Foster R. B. 1995. Mortality rates of 205 neotropical tree and shrub species and the impact of a severe drought. *Ecological Monograph* 65(4): 419-439.
- Condit R., Ashton P. S., Baker P., Bunyavejchewin S., Gunatilleke S., Gunatilleke N., Hubbell S. P., Foster R. B., Itoh A., LaFrankie J. V., Seng Lee H., Losos E., Manokaran N., Sukumar R. & Yamakura T. 2000. Spatial patterns in the distribution of Tropical tree species. *Science* 288 (5470): 1414-1418.
- Condit R., Pitman N., Leigh E. G. Jr., Chave J., Terborgh J., Foster R.B., Percy N. V., Aguilar S., Renato V., Villa G., Muller-Landau H.C., Losos E. & Hubbell S.P. 2002. Beta-diversity in tropical forest trees. *Science* 295: 666-669.
- Condit R., Ashton P., Balslev H., Brokaw N., Bunyavejchewin S., Chuyong G., Co G., Dattaraja H. S., Davies S., Esufali S., Ewango C. E. N., Foster R., Gunatilleke N., Gunatilleke S., Hernandez C., Hubbell S., John R., Kenfack D., Kiratiprayoon S., Hall P., Hart T., Itoh A., Lafrankie J., Liengola I., Lagunzad D., Lao S., Losos E., Magard E., Makana J., Manokaran N., Navarette H., Mohammed N. S., Okhubo T., Pérez R., Samper C., Hua Seng L., Sukumar R., Svenning J.C., Tan S., Thomas J., Thompson J., Vallejo M., Villa Muñoz G., Valencia R., Yamakura T. & Zimmerman J. k. 2005. Tropical tree α -diversity: Results from a worldwide network of large plots. *Biol. Skr.* 55: 565-582.
- Connell J. H. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and rain forest trees. In *Dynamics of Populations* pp 298-310. Wageningen.
- Connell J. H. 1978. Diversity in tropical rainforests and coral reefs. *Science* 199: 1302-1310.
- Cordonnier T. 2004. *Perturbations, diversité et permanence des structures dans les écosystèmes forestiers*. Thèse de Doctorat, Université Paris XI. 260 p.
- Corlett R. T. & Primack R. B. 2006. Tropical rainforests and the need for cross-continental comparison. *Trends in Ecology and Evolution* 21 (2): 104-110.
- Cuma M. F., Useni S. Y., Nge Okwe A., Munyemba K. F., Ngoy S. M. & Meerts P. 2014. Interactions inter/intra stades de développement et régénération de *Pterocarpus angolensis* en population naturelle dans le Miobo du Katanga méridional. *Journal of Applied Biosciences* 73: 6020-6026.
- Dajoz R. 2003. *Précis d'écologie*. Dunod, Paris, 615 p.
- Dalling J. W., Muller-Landau H. C., Wright S. J. & Hubbell S. P. 2002. Role of dispersal in the recruitment limitation of neotropical pioneer species. *Journal of Ecology* 90: 714-727.
- Demenois J., Gourlet-Fleury S., Fuhr M. & Jourget J-G. 2003. Sylviculture en forêt tropicale humide. *Revue Forestière Française*, numéro spécial 273-290.
- Decocq G., Beina D., Jamoneau A., Gourlet-Fleury S. & Closset-Kopp D. 2014. Don't miss the forest for the tree! Evidence for vertical differences in the response of plant diversity to disturbance in a tropical rain forest. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. 9p.
- Dessart H., Picard N., Péliissier R. & Collinet-Vautier F. 2004. Spatial patterns of the most abundant tree species. *Ecology and Management of a Neotropical rain forest* 177-190.

- Diggle, P. J. 2003. *Statistical analysis of spatial point patterns (second edition)*. London: Adward Arnold.
- Do Ti Le N. L., Nguyen V. T. , Nguyen T. D. & Mitlöhner R. 2016. Effect of disturbance regimes on spatial patterns of tree species in three sites in a tropical evergreen forest in Vietnam. *International Journal of Forestry Research*, article ID 4903749, 16. <http://dx.doi.org/10.1155/2016/4903749>
- Doucet J-L., Kouadio Y. L., Monticelli D. & Lejeune P. 2009. Enrichment of loggings gaps with moabi (*Baillonella toxisperma* Pierre) in a Central African rain forest. *Forest Ecology and Management* 258: 2407-2415.
- Duah-Gyamfi A., Kyereh B., Adam K. A., Agyeman V. K. & Swaine M. D. 2014. Natural regeneration dynamics of tree seedlings on skid trails and gap following selective logging in a tropical moist semi-deciduous forest in Ghana. *Open Journal of Forestry* 4 (1): 49-57. <http://dx.doi.org/10.4236/ojf.2014.41009>
- Elenga H., Schwartz D., Vincens A., Bertaux J., de Namur C., Martin L. Wirmann D. & Servant M. 1996. Diagramme pollinique holocène du lac Kitina (Congo) : mise en évidence de changements paléobotaniques et paléoclimatiques dans le massif forestier du Mayombe. *Compte rendu de l'Académie des Sciences, Série Iia*, 323 : 403-410.
- Elenga H., Peyron O., Bonnefille R., Jolly D., Cheddadi R., Guiot J., Andrieu V., Bottema S., Buche G., De Beaulieu J-L., Hamilton A. C., Maley J., Marchant R., Perez-Obiol R., Reille M., Riollet G., Scott L., Straka H., Taylor H., Van Campo E., Vincens A., Laarif F. & Jonson H. 2000. Pollen-based biome reconstruction for southern Europe and Africa 18000 yr B.P. *Journal of Biogeography* 27: 621-634.
- Fajardo A., Goodburn J. M. & Graham J. 2006. Spatial patterns of regeneration in managed uneven-aged ponderosa pine/Douglas-fir forests of western Montana, USA. *Forest Ecology and Management* 223: 255-266.
- Favrillon. 1997. Réaction de peuplements forestiers tropicaux à des interventions sylvicoles. *Bois et forêts des tropiques* 254 (4): 5-20.
- Favrillon V., Gourlet-Fleury S., Bar-Hen A. & Dessard H. 1998. *Parcelles permanents de recherché en forêt dense tropicale humide. Eléments pour une méthodologie d'analyse de données*. CIRAD-Forêt, Montpellier, France (Forafri n°14), 67 p.
- Ferretti M. 2014. Long-term monitoring, permanent plots and the Heisenberg's uncertainty principle. *Applied Vegetation Science* 17: 613-614.
- Flores O. 2005. *Déterminisme de la régénération chez quinze espèces d'arbres tropicaux guyanaise : les effets de l'environnement et de la limitation par la dispersion*. Thèse de doctorat, Université Montpellier II. 306 p.
- Freckleton R. P. & Watkinson A. R. 2001. Designs of greenhouse studies of interactions between plants : an analytical perspective. *Journal of Ecology* 88 (3): 386-391.
- Fonton H. N., Atingogbe G., Fandohan B., Lejeune P. & Ligot G. 2012. Structure spatiale des arbres de savanes boisées et forêts claires soudaniennes : implications pour les enrichissements forestiers. *Biotechnol. Agron. Soc. Environ.* 16 (4): 429-440.

- Forget P. M. 1988. *Dissémination et régénération naturelle de huit espèces d'arbres en forêt guyanaise*. Thèse de doctorat, Université Pierre et Marie Curie, 245 p.
- Fuhr M., Delegue M-A., Nasi R. & Minkoué J-M. 1998. *Dynamique et croissance de l'Okoumé en zone côtière du Gabon*. CIRAD-Forêt, Montpellier, France (Forafri n°16), 85 p.
- Gause, G. F. 1934. *The struggle for existence*. The Williams and Wilkins Company, Baltimore.
- Godoy R. 1992. Some organizing principles in the valuation of tropical forest. *Forest Ecology and Management* 50: 171-180.
- Goreaud F., Courbaud B. & Collinet F. 1999. Spatial structure analysis applied to modeling of forest dynamics: a few examples. In: Amaro A., Tomé M. (Eds.), *Empirical and process based models for forest tree and stand growth simulation*. Novas Tecnologias, Oeiras, Portugal, pp155-172.
- Goreaud F. 2000. *Apports de l'analyse de la structure spatiale en forêt tempérée à l'étude et à la modélisation des peuplements complexes*. Thèse de doctorat, ENGREF, 524 p.
- Gourlet-Fleury S. 1998. Indices de compétition en forêt dense tropicale humide : étude de cas sur le dispositif sylvicole expérimental de Paracou (Guyane française). *Ann. Sci. For.* 55: 623-654.
- Gourlet-Fleury S., Fayolle A., Freycon V. & Mortier F. 2010. Compte-rendu de mission en République Centrafricaine et en République du Congo 10/02/2010 au 26/02/2010.
- Gourlet-Fleury S., Beina D., Fayolle A., Ouédraogo D-Y., Mortier F., Bénédet F., Closset-Kopp D. & Decocq G. 2013. Silvicultural disturbance has little impact tree species diversity in a Central African moist forest. *Forest Ecology and Management* 304: 322-332.
- Guo Y., Lu J., Franklin S. B., Wang Q., Xu Y., Zhang K., Bao D., Qiao X., Huang H., Lu Z. & Jiang M. 2013. Spatial distribution of tree species in a species-rich subtropical mountain forest in central China. *Canadian Journal of Forest Research* 43: 826-835
- Haase P., Pugnaire F., Clark S. C. & Incoll L. D. 1996. Spatial pattern in a two-tiered semi-arid shrubland in southeastern Spain. *Journal of Vegetation Science* 7: 527-534.
- Hakizimana P., Bangirinama F., Havyarimana F., Habonimana B. & Bogaert J. 2011. Analyse de l'effet de la structure spatiale des arbres sur la régénération naturelle de la forêt claire de Rumonge au Burundi. *Bulletin Scientifique de l'Institut National pour l'Environnement et la Conservation de la Nature* 9: 46-52.
- Hamer K.C. & Hill J. K. 2000. Scale-dependant effects of habitat disturbance on species richness in tropical forests. *Conservation Biology* 14 (5): 1435-1440.
- Hardy O. J. & Sonké B. 2004. Spatial pattern analysis of tree species distribution in a tropical rain forest of Cameroon: assessing the role of limited dispersal and niche differentiation. *Forest Ecology and Management* 197: 191-202.
- Harms K. E., Condit R., Hubbell S. P. & Foster R. 2001. Habitat associations of trees and shrubs in a 50-ha neotropical forest plot. *Journal of Ecology* 89: 947-959.

- Havyarimana F., Bogaert J., Ndayishimiye J., Yao Barima S. S., Bigendako M-J., Lejoly J. & De Cannière C. 2013. Impact de la structure spatiale de *Strombosia schefferi* Engl. et *Xymalos monospora* (Harv.) Baill. Sur la régénération et la coexistence des espèces arborescentes dans la réserve naturelle forestière de Bururi, Burundi. *Bois et Forêts des tropiques* 316 (2): 49-61.
- Hawthorne W. D. 1995. *Ecological profiles of Ghanaian forest trees*. Tropical forestry papers 29, 356p.
- He H., Legendre P. & LaFranckie J. V. 1997. Distributions patterns of tree species in a Malaysian tropical rain forest. *Journal of Vegetation Science* 8 (1): 105-114.
- He F. & Duncan R. P. 2000. Density-dependent effects on tree survival in an old-growth Douglas Fir forest. *Journal of Ecology* 88(4): 676-688.
- Howe, H. F. 1989. Scatter- and clump-dispersal and seedling demography : hypothesis and implications. *Oecologia* 79: 417-426.
- Hsieh T. C., Ma K. H. & Chao A. 2016. iNEXT : an R package for rarefaction and extrapolation of species diversity (Hill numbers). *Methods in Ecology and Evolution* 1-6. doi: 10.1111/2041-210X.12613
- Hubbell S. P., Foster R. B., O'Brien S. T., Harms K. E., Condit R., Wechsler B., Wright S. J. & Loo de Lao S. 1999. Light-Gap disturbance, recruitment limitation and tree diversity in a neotropical forest. *Science* 283: 554-557.
- Hubbell S. P. 2001. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press, Oxford, 375 p.
- Hubbell S. P., Ahumada J. A., Condit R. & Foster R. B. 2001. Local neighborhood effects on long-term survival of individual trees in a neotropical forest. *Ecological Research* 16: 859-875.
- Hutchinson G. E. 1957. *Concluding remarks*. Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology 22: 415-427.
- Illian J. & Burslem D. 2007. Contributions of spatial point process modeling to biodiversity theory. *Journal de la Société Française de Statistique* 148: 9-29.
- IUSS, Working Group WRB. 2015. *World reference base for soil resources*. FAO, Rome.
- Janzen D. H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *The American Naturalist* 104: 501-523.
- John R., Dalling J. W., Harms K. E., Yavitt J. B., Stallard R. F., Mirabello M., Hubbell S. P., Valencia R., Navarette H., Vallejo M. & Foster R. B. 2007. Soil nutrients influence spatial distributions of tropical trees species. *PNAS* 104: 864-869.
- Keddy P. A. 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science* 3: 157-164.
- Keddy P. A. 2001. *Competition* (2nd Edition). Kluwer Academic Publishers 1-59.

- Kissling W. D., Eiserhardt W. L., Baker W., Borchsenius F., Thomas L. P., Couvreur H. B. & Svenning J-C. 2012. Cenozoic imprints on the phylogenetic structure of palm species assemblages worldwide. *PNAS* 109 (19): 7370-7384.
- Kitajima K., Mulkey S. S. & Wright S. J. 2005. Variation in crown light utilization characteristics among tropical canopy trees. *Annals of Botany* 95: 535-547.
- Kumba S., Nshimba H., Ndjele L., De Cannière C., Visser M. & Bogaert J. 2013. Structure spatiale des trois espèces les plus abondantes dans la Réserve de la Yoko, Ubundu, République Démocratique du Congo. *Tropicicultura* 31 (1): 53-61.
- Kümpel N. F., Rowcliffe J. M., Cowlishaw G. & Milner-Gulland E. J. 2009. Trapper profiles and strategies: insights into sustainability from hunter behavior. *Animal Conservation* 12: 531-539.
- Lan G. , Zhu H., Cia M., Hu Y., Wang H., Deng X., Zhou S., Cui J., Huang J., He Y., Liu L., Xu H. & Song J. 2009. Spatial dispersion patterns of trees in a tropical rainforest in Xishuangbanna, southwest China. *Ecol. Res.* 24: 1117-1124.
- Lan G., Getzin S., Wiegand T., Hu Y., Xie G., Zhu H. & Cao M. 2012. Spatial distribution and interspecific associations of tree species in a tropical rain forest of China. *PLoS ONE* 7 (9): e46074.
- Lanly J. P. 1966. La forêt dense Centrafricaine. *Bois et Forêts des Tropiques* 108: 43-55.
- Lawes M. J., Griffiths M. E., Midgley J. J., Boudreau S., Eeley H. A. C. & Chapman C. A. 2008. Tree spacing and area of competitive influence don not scale with tree size in an African rain forest. *Journal of Vegetation Science* 19: 729-738.
- Ledo A., Burslem D. F. R. P., Condés S. & Montes F. 2013. Micro-scale habitat associations of woody plants in a neotropical cloud forest. *Journal of Vegetation Science* 24: 1086-1097.
- Ledo A. 2015. Nature and age of neighbours matter interspecific associations among tree species exist and vary across life stages in tropical forests. *Plos ONE* 10 (11): e0141387. doi:10.1371/journal.pone.0141387.
- Leibold M. A. & McPeck M. A. 2006. Coexistence of the niche and neutral perspectives in community ecology. *Ecology* 87 (6): 1399-1410.
- Leigh E. G., Davidar P., Dick C. W., Puyravaud J-P., Terborgh J., Ter Steege H. & Wright S. J. 2004. Why do some Tropical Forests have so many species of trees? *Biotropica* 36 (4): 447-473.
- Li L., Huang Z., Ye W., Cao H., Wei S., Wang Z., Lian J., Sun I-F., Ma K. & He F. 2009. Spatial distributions of tree species in a subtropical forest of China. *Oikos* 118: 495-502.
- Liebhold A. M. & Gurevitch J., 2002. Integrating the statistical analysis of spatial data ecology. *Ecography*, 25(5): 553-557.
- Lin Y-C., Chang L-W., Yang K-C., Wang H-H. & Sun I-F. 2011. Point patterns of tree distribution determined by habitat heterogeneity and dispersal limitation. *Oecologia* 165: 175-184.

- Lin G., Stralberg D., Gonz G., Huang Z., Ye W. & Wu L. 2013. Separating the effects of environment and space on tree species distribution: from population to community. *PLoS ONE* 8 (2) e5671.
- Lines E. R., Coomes D. A. & Purves D. W. 2010. Influences of structure, climate and species composition on tree mortality across the eastern US. *PLoS ONE* 5 (10): e13212. doi:10.1371/journal.pone.0013212
- Luo Z. R., Yu M. J., Chen De L., Wu Y. G. & Ding B. G. 2012. Spatial associations of tree species in a subtropical evergreen broad-leaved forest. *Journal of Plant Ecology* 5: 346-355.
- Ma L., Chen C., Shen Y., Wu L-F., Huang Z-L. & Cao H-L. 2014. Determinants of tree survival at local scale in a sub-tropical forest. *Ecol. Res.* 29: 69-80.
- Magurran A. E. 2004. *Measuring biological diversity*. Blackwell, Oxford.
- Makana J-R. & Thomas S. C. 2005. Effects of light gaps and litter removal on the seedling performance of six African timber species. *Biotropica* 37 (2): 227-237.
- Maley J. & Brenac P. 1998. Vegetation dynamics, palaeoenvironments and climatic changes in the forests of western Cameroon during the last 28000 years B.P. *Review of Palaeobotany and Palynology* 99: 157-187.
- Maley J. 2001. La destruction catastrophique des forêts d'Afrique centrale survenue il y a environ 2500 ans exerce encore une influence majeure sur la répartition actuelle des formations végétales. *Syst. Géogr. Pl.* 71: 777-796.
- Masumbuko N. C., Mangambu M. J. D. & Nyaakabwa M.D-S. 2008. Distribution spatiale de *Syzygium guineense* (Willd.) DC (Myrtaceae) dans le parc national de Kahuzi-Biega (secteur de Nyamuhambazat Shivanga) en zone de haute altitude, à l'est de la République Démocratique du Congo. *Cahiers du Ceruki*, Nouvelle série 36: 59-63.
- Mbae K. J., Bohning-Gaese K., Dumbo B. & Farwig N. 2010. Reduced abundance of late-successional trees but not of seedlings in heavily compared with lightly logged sites of three East African tropical forests. *Journal of Tropical Ecology* 26:533-546.
- McGill B. J., Etienne R. S., Gray J. S., Alonso D., Anderson M. J., Bence H. K., Dornelas M., Enquist B. J., Green J. L., He, F., Hurlbet A. H., Magurran A. E., Marquet P. A., Maurer B. A., Ostling A., Soykan C. U., Ugland K. I. & White E. P. 2007. Species abundance distributions: moving beyond single prediction theories to integration within an ecological framework. *Ecology Letters* 10: 995-1015.
- McGill B. J. 2010. Towards a unification of unified theories of biodiversity. *Ecology Letters* 13: 627-642.
- Michaela P. & Jensen E. B. V. 2013. Asymptotic palm likelihood theory for stationary points processes. *Ann. Inst. Stat. Math.* 65: 387-412.
- Molino J-F. & Sabatier D. 2001. Tree diversity in Tropical Rain Forests: A validation of the Intermediate Disturbance Hypothesis. *Science* 294: 1702-1704.

- Morneau F. 2007. Effets d'un gradient d'engorgement sur la structure et la dynamique d'une forêt tropicale humide (Paracou, Guyane française). Thèse de doctorat, Ecole du Génie Rural, des Eaux et des Forêts. 256 p.
- Muller-Landau H. C., Wright S. J., Calderon O., Hubbell S. P. & Foster R. B. 2002. Assessing recruitment limitation: concepts, methods, and case-studies from a tropical forest. In: Levey, D. J., Silva, W. R. & Galetti, M. (eds.) *Seed dispersal and frugivory: ecology, evaluation and conservation*. pp. 35-53. doi: 10.1079/9780851995250.0035.
- Muller-Landau H. C. 2007. Predicting the long-term effects of hunting on plant species composition and diversity in tropical forests. *Biotropica* 39:372–384
- Nathan, R., & Muller-Landau H. C.. 2000. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology and Evolution* 15 (7): 278-285.
- Nebel G., Kvist L. P., Vanclay J. K. & Vidaurre H. 2001. Forest dynamics in flood plain forest in the Peruvian Amazon: effects of disturbance and implications for management. *Forest Ecology and Management* 150: 79-92.
- Neumann K., Bostoen K., Höhn A., Kahlheber S., Ngomanda A. & Tchiengué B. 2011. First farmers in the Central African rainforest: a view from southern Cameroon. *Quaternary International* 249: 53-62.
- Nguyen H. H., Wiegand K. & Getzin S. 2014. Spatial distributions of tropical tree species in northern Vietnam under environmentally variable site conditions. *Journal of Forestry Research* 25 (2): 257-268.
- Nguyen H. H., Uria-Diez J. & Wiegand K. 2016. Spatial distribution and association patterns in a tropical evergreen broad-leaved forest of north-central Vietnam. *Journal of Vegetation Science* 27: 318-327.
- Nicholson S. E. 2000. The nature of rainfall variability over Africa on time scales of decades to millennia. *Global and Planetary Change* 26: 137-158.
- Niiyama K., Rahman ABD. K., Iida S., Kimura K., Azizi R. & Appanah S. 1999. Spatial patterns of common tree species relating to topography, canopy gaps and understorey vegetation in a hill dipterocarp forest at Semangkok Forest Reserve, Peninsular Malaysia. *Journal of Tropical Forest Science* 11(4): 731-745.
- Nnanga Mebenga R. L. 2009. *Distribution spatiale des semis de Pericopsis elata (Harms) van Meeuwen dans la concession forestière de Green valley inc. A Ouesso (est Cameroun)*. Mémoire de DEA. Université de Douala.
- Obame E. J-P. 2015. *Structure spatiale et dispersion des communautés d'arbres en forêt tropicale humide du Gabon : rôle des facteurs édaphiques et du gradient de chablis*. Thèse de Doctorat, Université Laval. 169 p.
- Oldeman R. A. A. 1983. Tropical rain forest, architecture, silvigenesis, diversity. 139-150. In Sutton S. L., Withmore, T. C. & Chadwicks, A. C. (eds.). *Tropical Rain Forest: Ecology and Management*. British Ecological Society. Special publication 2, Blackwell, Oxford.

Oslisly R., White L., Bentaleb I., Favier C., Fontugne M., Gillet J-F. & Sebag D. 2013. Climatic and cultural changes in the west Congo Basin forests over the past 5000 years. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 368: 1-10.

Ouédraogo D-Y. 2011. *Prédiction de la dynamique forestière à l'aide d'un modèle matriciel qui incorpore la variabilité de la réponse d'espèces à l'environnement : application dans une forêt tropicale humide semi-décidue d'Afrique centrale*. Thèse de doctorat, Université Montpellier II. 155p.

Ouédraogo D-Y., Beina D., Picard N., Mortier F., Baya F. & Gourlet-Fleury S. 2011. Thinning after selective logging facilitates floristic composition recovery in a tropical rain forest of Central Africa. *Forest Ecology and Management* 262: 2176-2186.

Palmer M. W. 1994. Variation in species richness: towards a unification of the hypotheses. *Folia Geobot. Phytotax.* 29: 511-530.

Pascal J-P. 2003. Notions sur les structures et dynamique des forêts tropicales humides. *Revue forestière française*, numéro spécial: 118-130.

Parmentier I., Malhi Y., Senterre B., Whittaker R. J., A. T. D. N., Alonso A., Balinga M. P. B., Bakayoko A., Bongers F., Chatelain C., Comiskey J. A., Cortay R., Djuikouo Kandem M-N., Doucet J-L., Gautier L., Hawthorne W. D., Issembe Y. A., Kouame F. N., Kouka L., Leal L. E., Lejoly J., Lewis S. L., Nusbaumer L., Parren M. P. E., Peh K.S-H., Phillips O. L., Sheil D., Sonké K., Sosef M. S. M., Sunderland T. C. H., Stropp J., Ter Steege H., Swaine M. D., Tchouto M. G. P., Van Gemerden B. S., Johan L., Van Valkenburg C. H. & Wöll H. 2007. The odd-man out? Might climate explain the lower tree-diversity of African rain forests relative to Amazonian rain forests? *Journal of Ecology* 95: 1058-1071.

Pélissier R. 1995. *Relations entre l'hétérogénéité spatiale et la dynamique de renouvellement d'une forêt dense humide sempervirente (Forêt d'Uppangala-Ghâts occidentaux de l'Inde)*. Thèse de doctorat, Université Claude Bernard – Lyon 1. 244 p.

Pélissier R. 1998. Tree spatial patterns in three contrasting plots of a southern Indian tropical moist evergreen forest. *Journal of Tropical Ecology* 14: 1-16.

Perry G. L. W., Miller B. P., Enright N. J. & Lamont B. B. 2014. Stochastic geometry best explains spatial associations among species pairs and plant functional types in species-rich shrublands. *Oikos* 123: 99-110.

Peters H. A. 2003. Neighbour-regulated mortality: the influence of positive and negative density dependence on tree populations in species-rich tropical forests. *Ecology Letters* 6: 757-765.

Picard N. & Gourlet-Fleury S. 2008. *Manuel de référence pour l'installation de dispositifs en forêt de production dans le Bassin du Congo*. COMIFAC, Yaoundé. <http://hal.cirad.fr/cirad-00339816/fr/>.

Plotkin J. B., Potts M. D., Leslie N., Manokarane N., LaFrankie J. & Ashton P. S. 2000. Species-area curves, spatial aggregation, and habitat specialization in tropical forests. *Journal of Theoretical Biology* 207: 81-99.

Plotkin J. B., Chave J. & Ashton P. S. 2002. Cluster analysis of spatial patterns in Malaysian tree species. *The American Naturalist* 160: 629-644.

- Pommerening A. 2006. Evaluating structural indices by reversing forest structural analysis. *Forest Ecology and Management* 224: 266-277.
- Potts M. D., Ashton P. S., Kaufman L. S. & Plotkin J. B. 2002. Habitat patterns in tropical rain forests: a comparison of 105 plots in northwest Borneo. *Ecology* 83: 2782-2797.
- Prevosto B. 2005. Les indices de compétition en foresterie : exemples d'utilisation, intérêts et limites. *Revue Forestière Française* 5: 413-430.
- Radtke P. J., Westfall J. A. & Burkhart H. E. 2003. Conditioning a distance dependent competition index to indicate the outset of inter-tree competition. *Forest Ecology and Management* 175: 17-30.
- Réjou-Méchain M., Pelissier R., Gourlet-Fleury S., Couteron P., Nasi R. & Thompson J.D. 2008. Regional variation in tropical forest tree species composition in Central African Republic: an assessment based on inventories by forest companies. *Journal of Tropical Ecology* 25:663-674.
- Réjou-Méchain M., Flores O., Bourland N., Doucet J-L., Fétéké R. F., Pasquiez A. & Hardy O. J. 2011. Spatial aggregation of tropical trees at multiple spatial scales. *Journal of Ecology* 99: 1373-1381.
- Robin C-A., Camarero J. J. & Toledo M. 2015. Environmental heterogeneity and dispersal processes influence post-logging seedling establishment in a Chiquitano dry tropical forest. *Forest Ecology and Management* 349: 122-133.
- Russo S., Davies S. J., King D. A. & Tan S. 2005. Soil-related performance variation and distributions of tree species in Bornean rain forest. *Journal of Ecology* 93: 879-889.
- Saxon E. C. 1990. Disturbance regimes in North Queensland rainforests: a re-evaluation of their relationship to species richness and diversity. *Australian Journal of Ecology* 15: 241-244.
- Schmitt L. 1982. *Mise en place d'un dispositif d'étude de la forêt dense centrafricaine suivant différents types d'intervention*. Projet F.A.C., A.R.R.F., C.T.F.T. 49 p.
- Schwartz D. 1992. Assèchement climatique vers 3000 B.P. et expansion Bantu en Afrique Centrale Atlantique : quelques réflexions. *Bull. Soc. Géol.* 163 (3): 353-361.
- Seidler T. G. & Plotkin J. B. 2006. Seed dispersal and spatial pattern in tropical trees. *PLoS Biology* 4 (11): e344.
- Shalufa A. N., Robbrecht E., Katusi L.R., Nshimba S. W. M. H., Ntahobavuka K. H. & Mangambu M. J. D. 2014. Structure spatiale et abondance de la population à *Guarea thompsonii* Sprague et Hutch. (Meliaceae) dans la forêt à *Scorodophloeus zenkei* Harms (Fabaceae) dans la Réserve Forestière de la Yoko en République Démocratique du Congo. *Journal of Animal and Plant Sciences* 23 (1): 3569-3585.
- Sheil D. & Burslem D. F. R. P. 2003. Disturbing hypothesis in tropical forests. *Ecology and Evolution* 18 (1):18-26.

- Shen G., Yu M., Hu X-S., Mi X., Ren H., Sun I-F. & Ma K. 2009. Species-area relationships explained by the joint effects of dispersal imitation and habitat heterogeneity. *Ecology* 90 (11): 3033-3041.
- Smith R. G. B., Nichols J. D. & Vanclay J. K. 2005. Dynamics of tree diversity in undisturbed and logged subtropical rainforest in Australia. *Biodiversity and Conservation* 14: 2447-2463.
- Smith T. W. & Lundholm J. T. 2010. Variation partitioning as a tool to distinguish between niche and neutral processes. *Ecography* 33: 648-655.
- Stoll P. & Bergius E. 2005. Pattern and process: competition causes regular spacing of individuals within plant populations. *Journal of Ecology* 93 (2): 395-403.
- Stoyan D. & Penttinen A. 2000. Recent applications of point process methods in forestry statistics. *Statistical Science* 15: 61-78.
- Tanaka U., Ogata Y. & Stoyan D. 2008. Parameter estimation and model selection for Neyman-Scott point processes. *Biometrical Journal* 20 (1): 43-57.
- Tilman D. 1994. Competition and biodiversity in spatially structured habitats. *Ecology* 75 (1): 2-16.
- Traissac S. 2003. *Dynamique de Vouacapoua americana (Aublet), arbre de forêt tropicale humide à répartition agrégée*. Thèse de Doctorat, Université Claude Bernard-Lyon 1, 230 p.
- Traissac S. & Pascal J-P. 2014. Birth and life of tree aggregates in tropical forest: hypotheses on population dynamics of an aggregated shade-tolerant species. *Journal of Vegetation Science* 25: 491-502.
- Tsujino R., Takafumi H., Agetsuma N. & Yumoto T. 2006. Variation in tree growth, mortality and recruitment among topographic positions in a warm temperate forest. *Journal of Vegetation* 17: 281-290.
- Tuomisto H., Ruokolainen K. & Yli-Halla M. 2003. Dispersal, environment and floristic variation of western Amazonian forests. *Science* 299: 241-244.
- Ung C-H., Raulier F., Ouellet D. & Dhôte J-F. 1997. L'indice de compétition interindividuelle de Schütz. *Canadian Journal of Forest Research* 27: 521-526.
- Uriarte M., Canham C. D., Thompson J. & Zimmerman J. K. 2004. A neighborhood analysis of tree growth and survival in a hurricane-driven tropical forest. *Ecological Monographs* 74: 591-614.
- Uriarte M., Clark J. S., Zimmerman J. K., Comita L. S., Forero-Montana J. & Thompson J. 2012. Multidimensional trade-offs in species responses to disturbance: implications for diversity in a subtropical forest. *Ecology* 93 (1): 191-205.
- Valencia R., Foster R. B., Villa G., Condit R., Svennings J-C., Hernandez C., Romoleroux K., Losos E. Magard E. & Balslev H. 2004. Tree species distributions and local habitat variation in Amazon : Large forest plot in eastern Ecuador. *Journal of Ecology* 92: 214-229.
- Vande Weghe J. P. 2004. *Forêts d'Afrique Centrale: la Nature et l'Homme*. ADIE, ECOFAC, FFEM, Commission Européenne. Editions Lannoo s.a. Tielt, 367p.

- Vanhellemont M. 2009. Present and future population dynamics of *Prunus serotina* in forests in its introduced range. PhD thesis, Ghent University, Ghent, Belgium, 159 p.
- Velazquez E., Martinez I., Getzin S., Moloney K.A. & Wiegand T. 2016. An evaluation of the state of spatial point pattern analysis in ecology. *Ecography* 39: 001-014.
- Verhegghen A, Mayaux P, de Wasseige C. & Defourny P. 2012. Mapping Congo Basin forest types from 300 m and 1 km multi-sensor time series for carbon stocks and forest areas estimation. *Biogeosci. Discuss.* 9: 7499-7553. (doi:10.5194/bgd-9-7499-2012)
- Waneyombo-Brachka B. & Beina D. 2010. *Etude de base du site pilote de la Lobaye en République Centrafricaine*. Rapport de consultation. Projet GCP/RAF/441/GER. 60p.
- Wang X., Wiegand T, Hao A., Li B., Ye J. & Lin F. 2010. Species associations in an old-growth temperate forest in north-eastern China. *Journal of Ecology* 98: 674-686.
- Wang X., Comita L. S., Hao Z., Davies S. J., Ye J., Lin F. & Yuan Z. 2012. Local-scale drivers of tree survival in a temperate forest. *PLoS ONE* 7(2): e29469. doi:10.1371/journal.pone.0029469
- Wang X., Wiegand T., Kraft N. J. B., Swenson N. G., Davies S. J., Hao Z., Howe R., Lin Y., Ma K., Mi X., Su S-H., Sun I-F. & Wolf A. 2016. Stochastic dilution effects weaken deterministic effects of niche-based processes in species rich forest. *Ecology* 97 (2): 347-360.
- De Wasseige C., Flynn J., Louppe D., Hiol H. F. & Mayaux P. 2014. *Les forêts du Bassin du Congo. Etat des forêts 2013*. Belgique, 328 p.
- Webber B. L., Norton B.A. & Woodrow I. E. 2010. Disturbance affects spatial patterning and stand structure of a tropical rainforest tree. *Austral Ecology* 35: 423-434.
- Weigelt A. & Jolliffe P. 2003. Indices of plant competition. *Journal of Ecology* 91: 707-720.
- Weiner J. 1990. Asymmetric competition in plant populations. *Tree* 5 (11): 360-364.
- Wiegand T. & Moloney K. A. 2004. Ring, circles, and null-models for point pattern analysis in ecology. *Oikos* 104: 209-229.
- Wiegand T., Gunatilleke S. & Gunatilleke N. 2007. Species association in a heterogeneous Sri Lankan dipterocarp forest. *The American Naturalist* 170 (4): E77-E95.
- Wiegand T., Martinez I. & Huth A. 2009. Recruitment in tropical tree species : revealing complex spatial patterns. *The American Naturalist* 174 (4): E106-E140.
- Wiegand T., Huth A., Getzin S., Wang X., Hao Z., Gunatilleke C. V. S. & Gunatilleke I. A. U. N. 2012. Testing the independent species' arrangement assertion made by theories of stochastic geometry of biodiversity. *Proceedings of the Royal Society B* 279: 3312-3320.
- Wiens J. J. & Donoghue M. J. 2004. Historical biogeography, ecology and species richness. *Trends in Ecology and Evolution* 19 (12): 639-644.
- Wills C., Harms K. E., Condit R., King D., Thompson J., He F., Muller-Landau H. C., Ashton P., Losos E., Comita L., Hubbell S., LaFrankie J., Bunyavejchewin S., Dattaraja H. S., Davies S., Esufali S., Foster R., Gunatilleke N., Gunatilleke S., Hall P., Itoh A., John R., Kiratiprayoon S., Loo de Lao S., Massa M., Nath C., Noor M. N. S., Kassim A. R., Sukumar

- R., Suresh H. S., Sun I-F., Tan S., Yamakura T. & Zimmerman J. 2006. Nonrandom processes maintain diversity in tropical forests. *Science* 311: 527-531.
- Willis K. J. & Whittaker R. J. 2002. Species diversity scale matters. *Science* 295: 1245-1248.
- Willis K. J., Bennett K. D., Burrough S. L. Macias-Fauria M. & Tovar C. 2013. Determining the response of African biota to climate change: using the past to model the future. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 368: 1-10.
- Woodall C., Grambsch P. & Thomas W. 2002. dbh and survival analysis: A new methodology for assessing forest inventory mortality. In Proceedings of the fourth annual inventory and analysis symposium. 2002 November 19-21; New Orleans, LA. Gen. Tech. Rep. NC-252. St. Paul, MN: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, North Central Research Station.
- Woodall C. W., Grambsch P. L. & Thomas W. 2005. Applying survival analysis to a large scale forest inventory for assessment of tree mortality in Minnesota. *Ecological Modelling* 189: 199-208.
- Wright S. J. 2002. Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia* 130: 1-14.
- Zhao D., Borders B., Wilson M. & Rathbun S. L. 2006. Modeling neighborhood effects on the growth and survival of individual trees in a natural temperate species-rich forest. *Ecological modeling* 196: 90-102.
- Zhu Y, Getzin S, Wiegand T, Ren H. & Ma K. 2013. The Relative Importance of Janzen-Connell Effects in influencing the spatial patterns at the Gutianshan Subtropical Forest. *PLoS ONE* 8(9): e74560. doi:10.1371/journal.pone.0074560

Annexes

- Annexe 1 : Long-term monitoring, permanent plots and the Heisenberg's uncertainty principle (Ferretti, 2014).
- Annexe 2 : Résumé des interactions interspécifiques sur la parcelle témoin de Boukoko 1 pour l'année 2011 par le biais du O_{12} .
- Annexe 3 : Résumé des interactions interspécifiques sur la parcelle témoin de Boukoko 2 pour l'année 2011 par le biais du O_{12} .
- Annexe 4 : Résumé des interactions interspécifiques sur la parcelle témoin de La Lolé pour l'année 2011 par le biais du O_{12} .
- Annexe 5 : Cartes des interactions entre un couple d'espèce et *M. cecropioides* sur la parcelle témoin de Boukoko 1 (200 x 200 m).
- Annexe 6 : Cartes des interactions entre un couple d'espèces et *M. cecropioides* sur la parcelle témoin de Boukoko 2 (200 x 200 m).
- Annexe 7 : Cartes des interactions entre un couple d'espèces et *M. cecropioides* sur la parcelle témoin de La Lolé (200 x 200 m).
- Annexe 8: Courbes de survie pour chacune des espèces étudiées.
- Annexe 9 : Structure spatiale de *Pycnanthus angolensis* selon les 4 modèles en parcelle témoin (Boukoko 1).
- Annexe 10 : Structure spatiale de *Pycnanthus angolensis* selon les 4 modèles en parcelle exploitée (Boukoko 1).
- Annexe 11 : Structure spatiale de *Pycnanthus angolensis* selon les 4 modèles en parcelle exploitée+dévitalisée (Boukoko 1).
- Annexe 12 : Structure spatiale de *Garcinia smeathmanii* selon les 4 modèles en parcelle témoin (Boukoko 1).
- Annexe 13 : Structure spatiale de *Garcinia smeathmanii* selon les 4 modèles en parcelle exploitée (Boukoko 1).
- Annexe 14: Structure spatiale de *Garcinia smeathmanii* selon les 4 modèles en parcelle exploitée+dévitalisée (Boukoko 1).
- Annexe 15 : Structure spatiale de *Musanga cecropioides* selon les 4 modèles en parcelle témoin (Boukoko 1).
- Annexe 16 : Structure spatiale de *Musanga cecropioides* selon les 4 modèles en parcelle exploitée (Boukoko 1).
- Annexe 17: Structure spatiale d'*Eribroma oblongum* selon les 4 modèles en parcelle témoin (Boukoko 1).
- Annexe 18 : Structure spatiale d'*Eribroma oblongum* selon les 4 modèles en parcelle exploitée (Boukoko 1) pour les années 1982 (a), 1987 (b), 1991 (c), 1996 (d), 2006 (e) et 2011 (f).
- Annexe 19 : Structure spatiale d'*Eribroma oblongum* selon les 4 modèles en parcelle exploitée+dévitalisée (Boukoko 1).
- Annexe 20 : Structure spatiale de *Pancovia laurentii* selon les 4 modèles en parcelle témoin (Boukoko 1).
- Annexe 21 : Structure spatiale de *Pancovia laurentii* selon les 4 modèles en parcelle exploitée (Boukoko 1).
- Annexe 22 : Structure spatiale de *Pancovia laurentii* selon les 4 modèles en parcelle exploitée+dévitalisée (Boukoko 1).
- Annexe 23 : Structure spatiale de *Dasylepis seretti* selon les 4 modèles en parcelle témoin (Boukoko 1).
- Annexe 24 : Structure spatiale de *Dasylepis seretti* selon les 4 modèles en parcelle exploitée (Boukoko 1).
- Annexe 25 : Structure spatiale de *Dasylepis seretti* selon les 4 modèles en parcelle exploitée+dévitalisée (Boukoko 1).
- Annexe 26 : Structure spatiale de *S. kamerounensis* selon les 4 modèles en parcelle témoin (Boukoko 1).
- Annexe 27 : Structure spatiale de *S. kamerounensis* selon les 4 modèles en parcelle exploitée (Boukoko 1).
- Annexe 28 : Structure spatiale de *S. kamerounensis* selon les 4 modèles en parcelle exploitée+dévitalisée (Boukoko 1).
- Annexe 29: Récapitulatif des meilleurs modèles en analyses spatiales univariées. En jaune (Poisson homogène), orange (Poisson hétérogène), vert clair (Thomas homogène), vert foncé (Thomas hétérogène).

Annexe 1 : Long-term monitoring, permanent plots and the Heisenberg's uncertainty principle (Ferretti, 2014)



Long-term monitoring, permanent plots and the Heisenberg's uncertainty principle

Marco Ferretti

Ferretti, M. (ferretti@terradata.it): TerraData srl environmetrics, Via L. Bardelloni 19, Monterotondo Marittimo, I-58025, Italy

Abstract

The value of a monitoring programme for the management of ecological resources, and interpretation of the role of environmental drivers, relies on its ability to detect change. Semboli et al. 2014 (*Applied Vegetation Science* 17: 737–743, this issue) show that the simple act of repeated measuring significantly affects species composition in permanent tropical forest plots, but not species richness, species evenness or tree demography.

Monitoring, permanent plots and quality

Since the UN Conference in Stockholm in 1972, the term and the concept of monitoring have gained popularity (Meijers 1986; Elzinga et al. 2001) and become a sort of “automatic response of conservationists to any change or development that is seen as a potential threat to the environment, whether or not it is appropriate” (Legg & Nagy 2006). At the same time, the importance of permanent plots became increasingly acknowledged, and Scott (1998) recommended that, “any forest monitoring design use permanent plots to estimate change.” Such a preference is related to the main use of monitoring data: detecting changes in a vegetation attribute and identifying the possible drivers. The former reflects the very traditional aim of monitoring, and can be addressed through formal hypothesis testing, where permanent plots are the most powerful tool (Schreuder et al. 2004). The latter is a more recent aim and requires coupling of biological observations with a number of physical and chemical measurements in or near the vegetation plot. Since these measurements are sometimes based on complex equipment, the need for permanent plots is obvious (Ferretti & Fischer 2013). Given the direct link between monitoring and the management of ecological resources, concern about the quality of monitoring data also gained attention (Legg & Nagy 2006): error sources were examined and quality assurance procedures advocated (e.g. Ferretti & Fischer 2013). In their paper, Semboli et al. (2014) considered a component of quality, which is not new (e.g. Elzinga et al. 2001; Cahill et al. 2001), but has received comparatively little attention so far: the potential effect of the act of measuring on the ability of monitoring to properly answer the question being considered. This is the visitation bias.

Visitation bias does matter (sometimes)

Visitation bias is a controversial issue among ecologists (Bradley et al. 2003). Making reference to Heisenberg's uncertainty principle, and taking inspiration from the work of Cahill et al. (2001), Semboli et al. (2014) investigated whether experimental methods may themselves significantly affect the performance of experimental subjects. They considered three randomly located 4-ha permanent plots in the in the M'Baiki rain forest, Lobaye Basin, Central African Republic, established in 1981–1982 and visited annually by 12–18 persons for ca. 2 days. To conduct censuses, a 1-m wide trail system was created, with ca. 10% of the original vegetation removed, and maintained regularly. Semboli et al. (2014) found that species originating from outside enter closed-canopy forests following the trails created by the researchers, and are subsequently incorporated into the understorey plant community. They do not, however, increase the species richness of the local community, neither do trail creation and the repeated passing of people (including inventory teams and locals) alter the demographic patterns of resident trees. Semboli et al. (2014) concluded that visitors may unintentionally but artificially influence the natural patterns and processes under investigation, although such an influence may be negligible (even though statistically significant) when limited to small portion of the plot area, and when tree population dynamics or community structure, not composition, are monitored. Semboli et al. (2014) acknowledge that Heisenberg's uncertainty principle may apply to ecology, and responses to the act of measuring plants may place fundamental limits on the questions that can be addressed.

Tropics and beyond

Although the findings of Semboli et al. (2014) are partly reassuring, they suggest that the visitation bias can become a real problem for long-term monitoring on permanent plots, particularly when: (i) species composition is of concern, (ii) the level of natural disturbance is low, and (iii) the plot is small. Interestingly, all these conditions occur in international long-term monitoring and research programmes carried out not only in the tropics, but also in Europe and North America (e.g. Ferretti & Fischer 2013). For example, in Europe the common size for the ca. 760 long-term intensive forest monitoring plots installed under the auspices of the UNECE CLRTAP is 0.25 ha (Ferretti & Fischer 2013), i.e. 1/16 of the size of the plots of Semboli et al. (2014). In these intensive plots, a number of surveys (tree health, tree growth, soil and foliage chemistry, soil solution and deposition chemistry, ozone injury to plants, litter fall, phenology) are carried out at various frequencies (weekly, fortnightly, monthly, every 1, 2, 5 and 10 yr), including vegetation surveys every 5 yr (1 yr in some cases). A very conservative estimate (assuming different operations can be carried out by the same crew within the same visit) of the days spent by the various crews on the plots is 60–260 person-days every 5 yr (depending on the crew members, the adopted frequency of visits, the particular habitat conditions, and the overall organization of the surveys). This is comparable to the number of visits (ca. 24–36 person-days per year, i.e. 120–180 person-days over 5 yr) reported by Semboli et al. (2014) for their 16-times larger plots. Although the disturbance is certainly less dramatic than in Semboli et al. (2014), the potential for a visitation bias is quite high: in some cases, cumulated visits may amount to 10% of the time covered by the monitoring. Visitation bias can also be rather diverse according to the habitat conditions of individual sites, thus leading to different degree of possible impact. This can be another confounding factor when vegetation data are used in statistical analyses to evaluate possible drivers of diversity and composition (e.g. N deposition, climate variables, stand dynamics), making it difficult to disentangle the effect of the drivers of concern from the effect of visitation. These considerations make the paper of Semboli et al. (2014) significant for vegetation science. Although the dilemma in accordance with the Heisenberg's uncertainty principle,

and the long-term monitoring on permanent plots is inherently unsolvable, it is easy to share the recommendation given in Semboli et al. (2014). Vegetation scientists, monitoring designers and field ecologists in general need to control for the possible effect of observer visits by monitoring design (e.g. appropriate plot size, subplots for different surveys rather than a full census, alternative subplots nested within the main plot, sampling with partial replacement, control plots to be visited less intensively) and/or data interpretation tools (e.g. incorporating a metric to account for visitation bias in the statistical models). If not properly accounted for, in the long-term visitation bias may affect at least part of the results (and the related decision-making process) of virtually the entire set of long-term monitoring and ecological research sites across the world.

References

- Bradley, K.L., Damschen, E.I., Young, L.M., Kuefler, D., Went, S., Wray, G., Haddad, N.M., Knops, J.M.H. & Louda, S.M. 2003. Spatial heterogeneity, not visitation bias, dominates variation in herbivory. *Ecology* 84: 2214–2221.
- Cahill, J.F., Castelli, J.P. & Casper, B.B. 2001. The herbivory uncertainty principle: visiting plants can alter herbivory. *Ecology* 82: 307–312.
- Elzinga, C.L., Salzer, D.W., Willoughby, J.W. & Gibbs, J.P. 2001. *Monitoring plant and animal populations*. Blackwell, Malden, MA, US.
- Ferretti, M. & Fischer, R. (eds.) 2013. *Forest monitoring*, vol 12. Developments in Environmental Science, Elsevier, Oxford, UK.
- Legg, C. & Nagy, L. 2006. Why most conservation monitoring is, but need not be, a waste of time. *Journal of Environmental Management* 78: 194–199.
- Meijers, E.M.J. 1986. Defining confusions – confusing definitions. *Environmental Monitoring and Assessment* 7: 157–159.
- Schreuder, H.T., Ernst, R. & Ramirez-Maldonado, H. 2004. *Statistical techniques for sampling and monitoring natural resources*. United States Department of Agriculture Forest Service, Rocky Mountain Research Station [Report RMRS-GTR-126], Fort Collins, CO, US.
- Scott, C.T. 1998. Sampling methods for estimating change in forest resource. *Ecological Monographs* 8: 228–233.
- Semboli, O., Beina, D., Closset-Kopp, D., Gourlet-Fleury, S. & Decocq, G. 2014. Does long-term monitoring of tropical forests using permanent plots provide unbiased results? *Applied Vegetation Science* 25: 737–743.

Annexe 2 : Résumé des interactions interspécifiques sur la parcelle témoin de Boukoko 1 pour l'année 2011 par le biais du O₁₂. Espèce 1 en colonne et espèce 2 en ligne. + ou - interaction positive ou négative significative. 0 interaction positive ou négative non significative. Cellules vides : interaction d'indépendance

sp1/sp2	<i>P. ang.</i>	<i>S. kam.</i>	<i>E. obl.</i>	<i>P. mcr.</i>	<i>D. itu.</i>	<i>G. sme.</i>	<i>P. lau.</i>	<i>M. cec.</i>	<i>D. ser.</i>	<i>G. sua.</i>	<i>C.toka</i>	<i>M. mab.</i>	<i>A. pyn.</i>	<i>S. sti.</i>	<i>C. pac.</i>	<i>T. rub.</i>	<i>G. pun.</i>	<i>P. mce.</i>	<i>C. tes.</i>	<i>T. pri.</i>	<i>C. pro.</i>	<i>T. mad.</i>	<i>S. pus.</i>	
<i>P. ang.</i>						0		0							0	0	0						0	
<i>S. kam.</i>			0	0		0	0		0		0		0	0							0	0	0	
<i>E. obl.</i>						0		0		0	0	0	0	0	0							0	0	
<i>P. mcr.</i>		0			0		0		0							0	0	0				0	0	0
<i>D. itu.</i>				0		0		0	0				0		0	0	0	0					0	0
<i>G. sme.</i>		0	0	0	0		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>P. lau.</i>				0		0		0		0			0	0	0	0						0		0
<i>M. cec.</i>		0	0	0	0	0			0		0			0	0	0	0	0		0	0			0
<i>D. ser.</i>		0		0				0		0	0		0	0	0	0								
<i>G. sua.</i>				0	0	0		0						0	0		0		0					0
<i>C.toka</i>		0	0			0	0							0	0		0		0					0
<i>M. mab.</i>			0	0		0		0					0		0	0		0		0	0	0	0	
<i>A. pyn.</i>			0	0				0	0	0		0					0		0	0		0	0	
<i>S. sti.</i>			0			0		+	0	0	0					-			0			0	-	
<i>C. pac.</i>					0			0	0		0					0			0		0			
<i>T. rub.</i>	+				0	0		0	0				0	-	0						+		+	
<i>G. pun.</i>		0	0	0	0	0	0	0		0	0		0					0	0		0			0
<i>P. mce.</i>				0								0			0					0				
<i>C. tes.</i>			0			0				0			0	0							0	0		-
<i>T. pri.</i>			0	0		0								0	0	0			0			0		0
<i>C. pro.</i>		0	0	0		0		+	0	0		0	0	0		0	0		0			0	0	0
<i>T. mad.</i>		0		0	0	0		0	0	0		0		0						0			0	0
<i>S. pus.</i>	0		0	0	0	0	0	-		0	0	0	0	-	0	0	0	0	-	0	0	0	0	

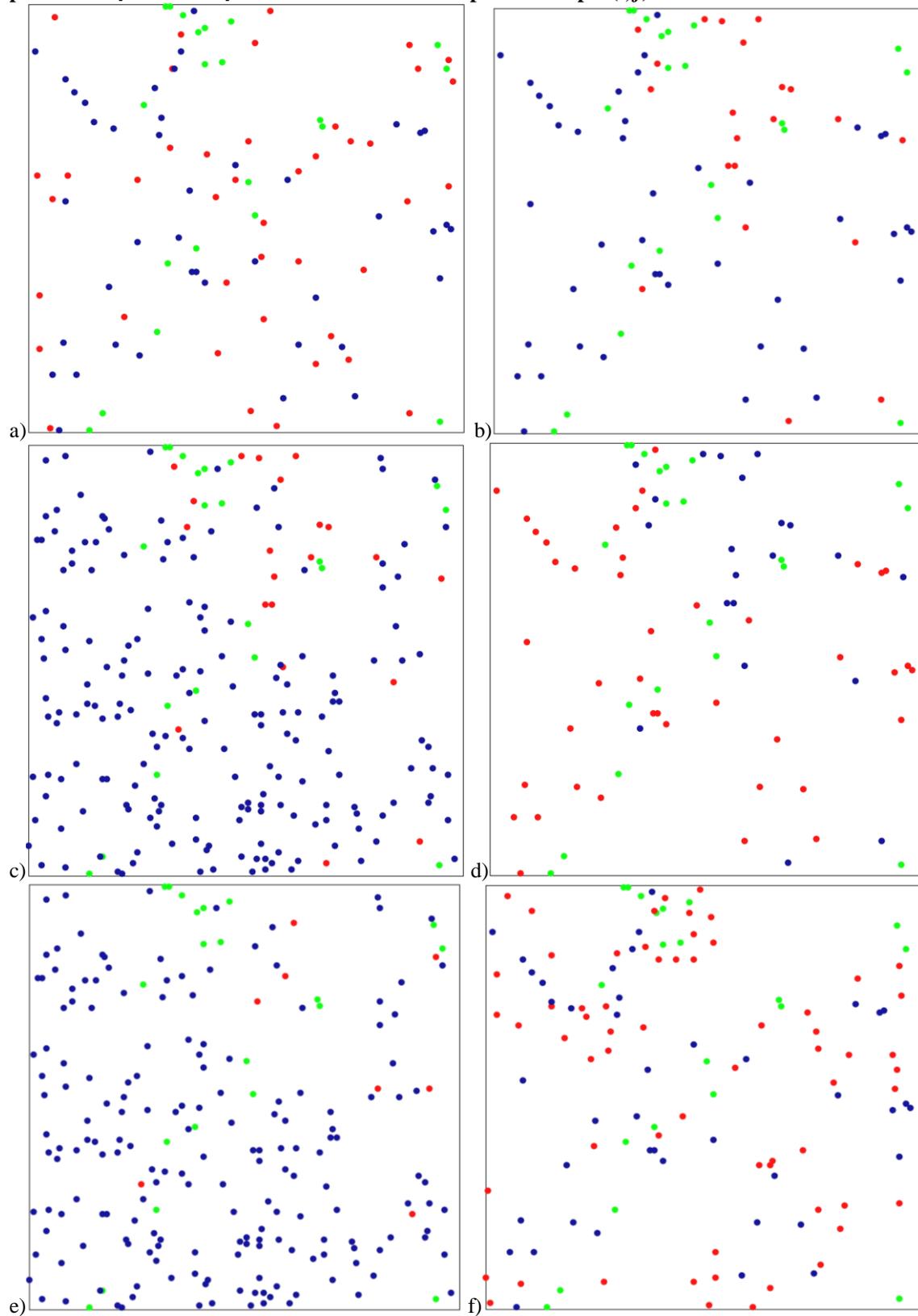
Annexe 3 : Résumé des interactions interspécifiques sur la parcelle témoin de Boukoko 2 pour l'année 2011 par le biais du O₁₂. Espèce 1 en colonne et espèce 2 en ligne. + ou - interaction positive ou négative significative. 0 interaction positive ou négative non significative. Cellules vides : interaction d'indépendance

sp1/sp2	<i>E. cyl.</i>	<i>S. kam.</i>	<i>E. obl.</i>	<i>P. mcr.</i>	<i>D. itu.</i>	<i>G. sme.</i>	<i>P. lau.</i>	<i>M. cec.</i>	<i>D. ser.</i>	<i>G. sua.</i>	<i>C.toka</i>	<i>M. mab.</i>	<i>C. ad.-f.</i>	<i>A. pyn.</i>	<i>R. obl.</i>	<i>S. sti.</i>	<i>T. rub.</i>	<i>G. pun.</i>	<i>P. mce.</i>	<i>C. tes.</i>	<i>T. pri.</i>	<i>C. pro.</i>	<i>T. mad.</i>	<i>S. pus.</i>
<i>E. cyl.</i>		0	0	0	0				0	0	0					0	0	0	0				0	
<i>S. kam.</i>	0		+	0	0	0	0	0	0	0			0		0	0	0	0					0	0
<i>E. obl.</i>	0	+		0	0	0	0	0	-	0	0	0	0		-	0	0	0			0	0	0	+
<i>P. mcr.</i>		0	0		0	0	0	0	0		0	0	0		0	0	0	0			0	0	0	0
<i>D. itu.</i>	0		0	0		+	0	+	0	0		0	0		0	+	0				0	0	0	-
<i>G. sme.</i>		0	0	0	0			0	0	0			0	0	0	0	0				0	0	0	0
<i>P. lau.</i>		0	0	0	0	0		0	0				0	0	0	0	0						0	
<i>M. cec.</i>			0	0	0		0			0	0	0	0		0		0	0	0	0			0	0
<i>D. ser.</i>	0	-	0	0		0		0		0	0	0	0		0	0	0	0		0		0	+	0
<i>G. sua.</i>		0	0	0	+	+	0		0		0				0		0	0			0	0		0
<i>C.toka</i>	0		0	0				0	0				0	0	0	0	+			0		0	0	
<i>M. mab.</i>					0	0			0				0		0	0								
<i>C. ad.-f.</i>		0	0			0	0		0					0	0			0			0	0	0	0
<i>A. pyn.</i>	0		0				0		+			0	0		0		0		0					0
<i>R. obl.</i>		0	-	0	0	0		0	0	0	0	0	0	0		+	+	0	0	0	0	0	0	
<i>S. sti.</i>		0	-		+		0		0		0				0		0		0	0	0	0	0	0
<i>T. rub.</i>	0	+			0	0	0	0	0	0	0		0		0	0			0			0		0
<i>G. pun.</i>	0	0	0	0	0		0	0	0		0		0		0	0				0	0			0
<i>P. mce.</i>														-	-	0	-	0			0	0		0
<i>C. tes.</i>		0	0			0		0	0		0	0			-	0								0
<i>T. pri.</i>			0	0				0		0	0		0		0	0		0				0	0	
<i>C. pro.</i>	0		0	0	0		0	0	0	0	0				+	0	0	0	0	0	0			0
<i>T. mad.</i>	0		0	0	0		0	0	0		0	0			0			0			0			0
<i>S. pus.</i>		0	+	0	0	0		0	0	0	0	0	0	0	0	0	+	0	0	0	0	0	0	

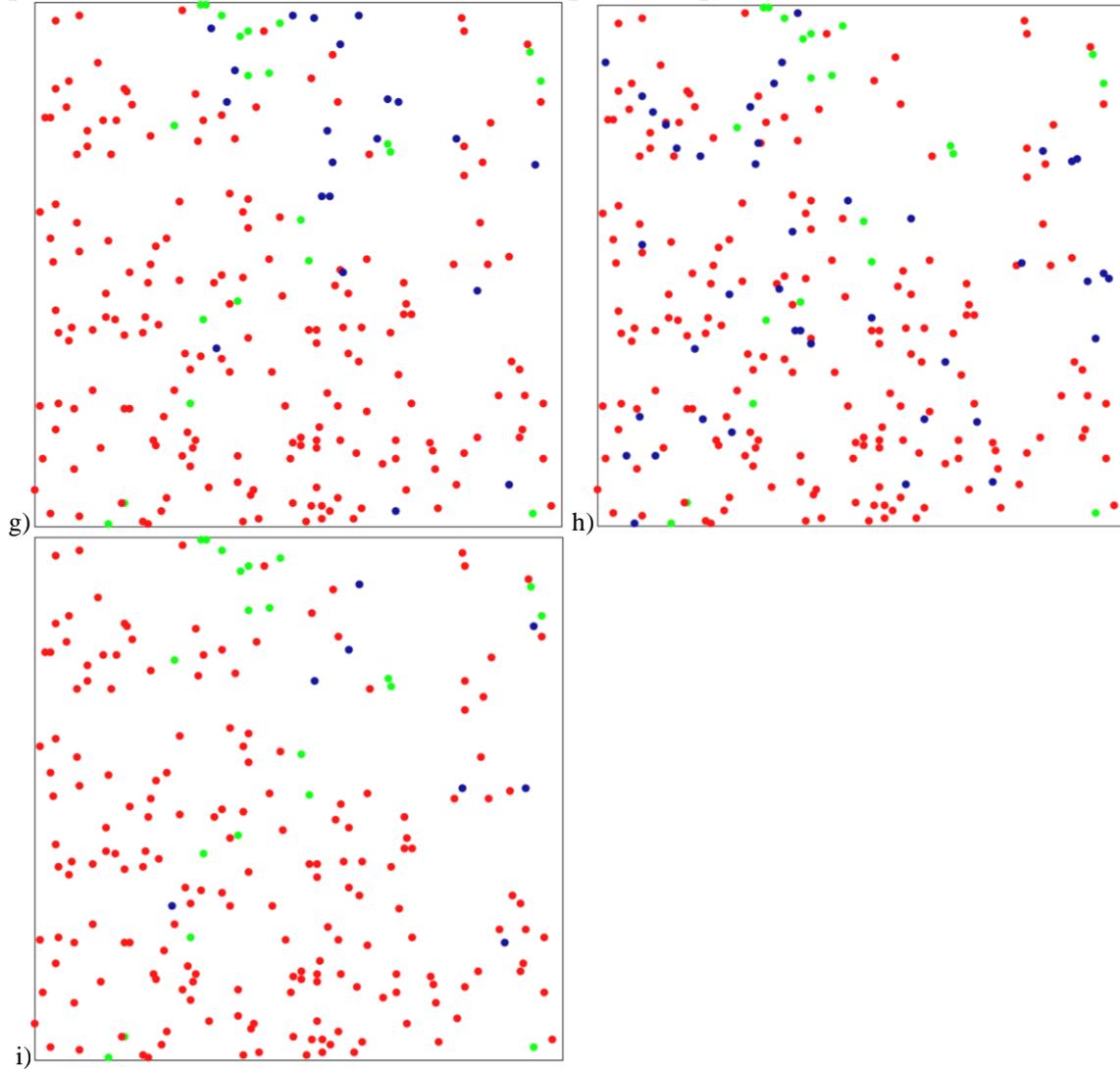
Annexe 4 : Résumé des interactions interspécifiques sur la parcelle témoin de La Lolé pour l'année 2011 par le biais du O₁₂. Espèce 1 en colonne et espèce 2 en ligne. + ou - interaction positive ou négative significative. 0 interaction positive ou négative non significative. Cellules vides : interaction d'indépendance

sp1/sp2	<i>E. cyl.</i>	<i>S. kam.</i>	<i>E. obl.</i>	<i>P. mcr.</i>	<i>D. itu.</i>	<i>G. sme.</i>	<i>P. lau.</i>	<i>M. cec.</i>	<i>D. ser.</i>	<i>G. sua.</i>	<i>C.toka</i>	<i>M. mab.</i>	<i>C. ad.-f.</i>	<i>A. pyn.</i>	<i>C. lat.</i>	<i>R. obl.</i>	<i>S. sti.</i>	<i>C. pac.</i>	<i>T. rub.</i>	<i>G. pun.</i>	<i>P. mce.</i>	<i>M aub.</i>	<i>C. tes.</i>	<i>T. pri.</i>	<i>C. pro.</i>	<i>T. mad.</i>	<i>S. pus.</i>	
<i>E. cyl.</i>			0			0	0		0				0	0	0	0	0		0	0		0	0		0			+
<i>S. kam.</i>					0		0	0	0	0	0	0	0	0	0		0	0	0					0				0
<i>E. obl.</i>	0	0						-				0			0	0	-				0		0	0		0		0
<i>P. mcr.</i>	0				0		0		0		0	0			0	0	0	0				-	0	0				
<i>D. itu.</i>	0	0		0		+		0	0	0		0			0	0	0	0										
<i>G. sme.</i>	0	0		0	0		0	-	0	0	0				0	0	0		0		0	0		0				
<i>P. lau.</i>	0			0	0	0		-	0			0	0			0				+		0	0		0			0
<i>M. cec.</i>		0	0	0	0	0	0		0	0	0	0	0		0	0	0	0	0	0			0	0	0	0	0	0
<i>D. ser.</i>	0	-		0	0	0	0	-			0	0	0	0	0	0		0		0		0	0	0			0	0
<i>G. sua.</i>		0				0		-			0				0				0			0	0		0			+
<i>C.toka</i>			0					0	0	0		0	0	0		0		0	0	0		0	0		0	0	0	0
<i>M. mab.</i>	0		0	0	0		0	0	0		0		0		0	0	0	0	0					0				0
<i>C. ad.-f.</i>	0		0	0		0		0	0	0	0	0			0	0	0	0	0		0	0	0		0	0	0	0
<i>A. pyn.</i>	0			0					+		0		0			0				0	0	0						0
<i>C. lat.</i>			0						0			0					0					0	0		0			0
<i>R. obl.</i>	0		0		0	0	0	-	0	0	0	0	0	0			0		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>S. sti.</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0			0			0			0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	-
<i>C. pac.</i>		0		0	0	0	0	0	+		0	0	0			0			0					0	0			
<i>T. rub.</i>	+			0	0	0		-		0		0			0	+	-					0	0		+	0		+
<i>G. pun.</i>		0					0	-		0	0	0		0	0	0												0
<i>P. mce.</i>			0					0			0		0	-		-	+	0	0				0		0			
<i>M aub.</i>	0	0		0					0		0	0	0	0	0		0	0	0		0		0					
<i>C. tes.</i>	0			0	0		0		0		0		0			-	0		0		0	0				0		-
<i>T. pri.</i>		0	0			0		0	0	0		0						0								0		
<i>C. pro.</i>	0	0			0	0	0	0	0	0		0			0		0	0	0		0		0	0		0	0	
<i>T. mad.</i>			0					+	0		0				0	0		0		0					0			0
<i>S. pus.</i>	0					0	0	-	0		0	0	0	0	0	0	-		+		0	0	-		0	0		

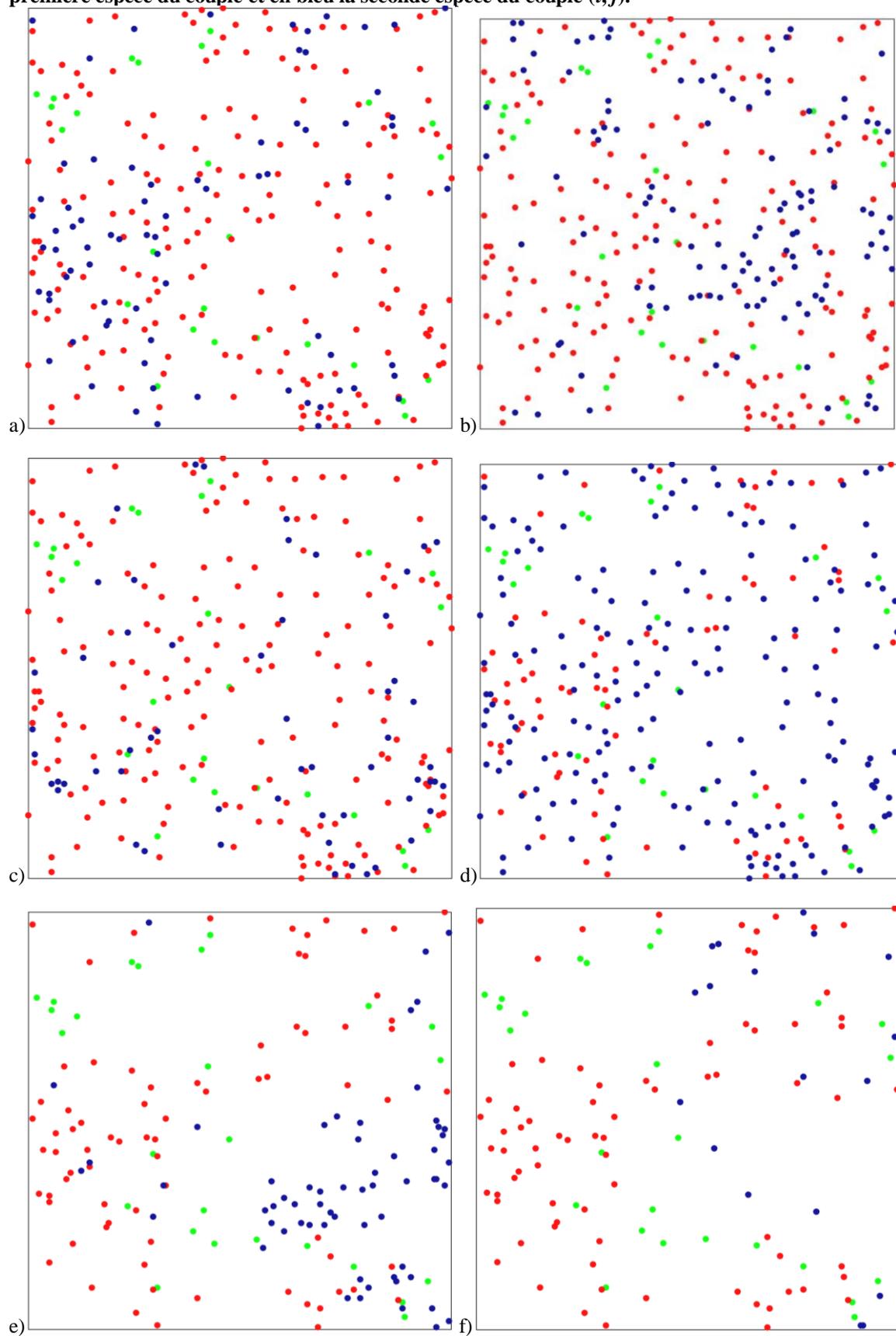
Annexe 5 : Cartes des interactions entre un couple d'espèce et *M. cecropioides* sur la parcelle témoin de Boukoko 1 (200 x 200 m). Les points en vert représentent les tiges de *M. cecropioides* ; en rouge la première espèce du couple et en bleu la seconde espèce du couple (i, j).



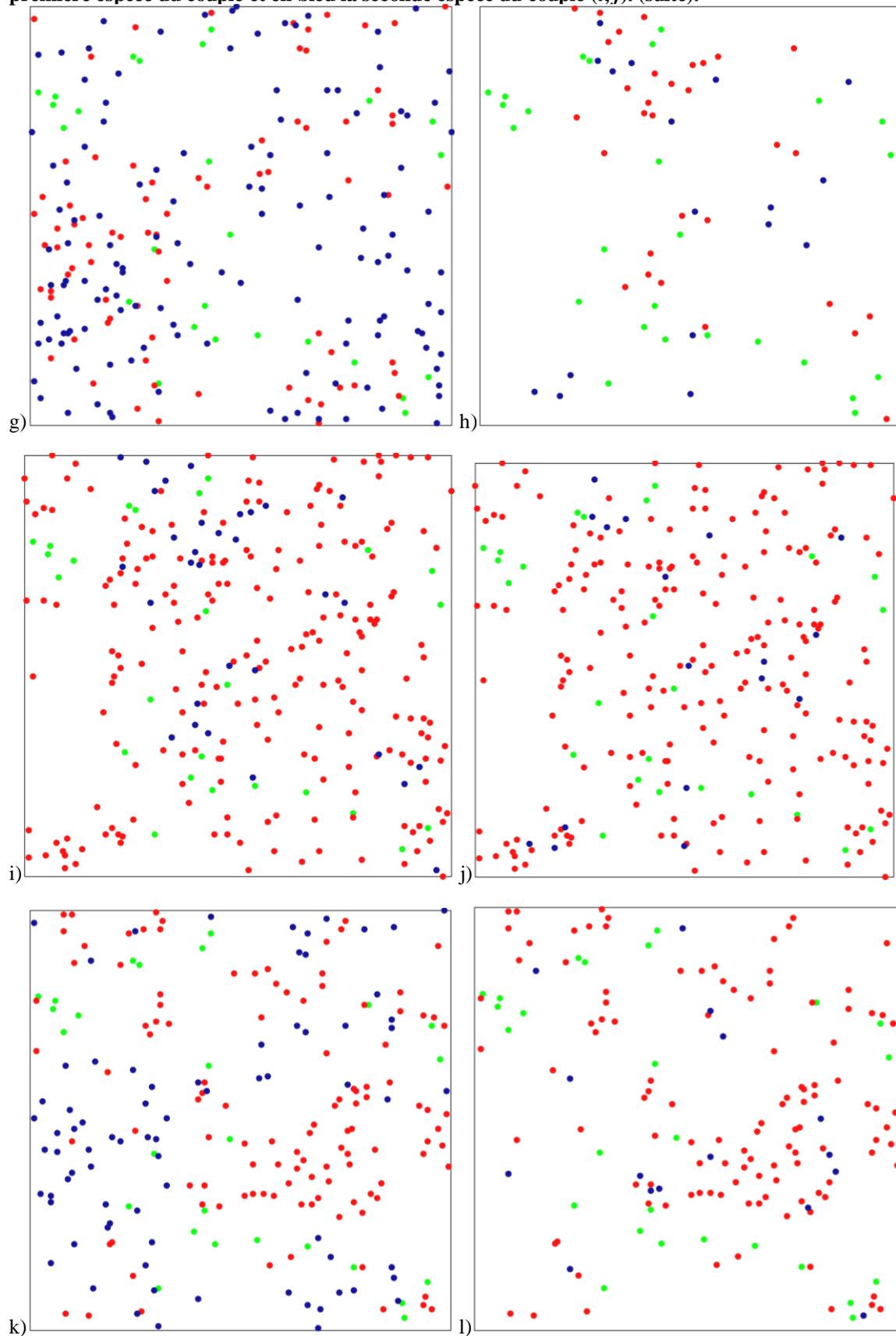
Annexe 5 : Cartes des interactions entre un couple d'espèce et *M. cecropioides* sur la parcelle témoin de Boukoko 1 (200 x 200 m). Les points en vert représentent les tiges de *M. cecropioides* ; en rouge la première espèce du couple et en bleu la seconde espèce du couple (i, j). (suite et fin).



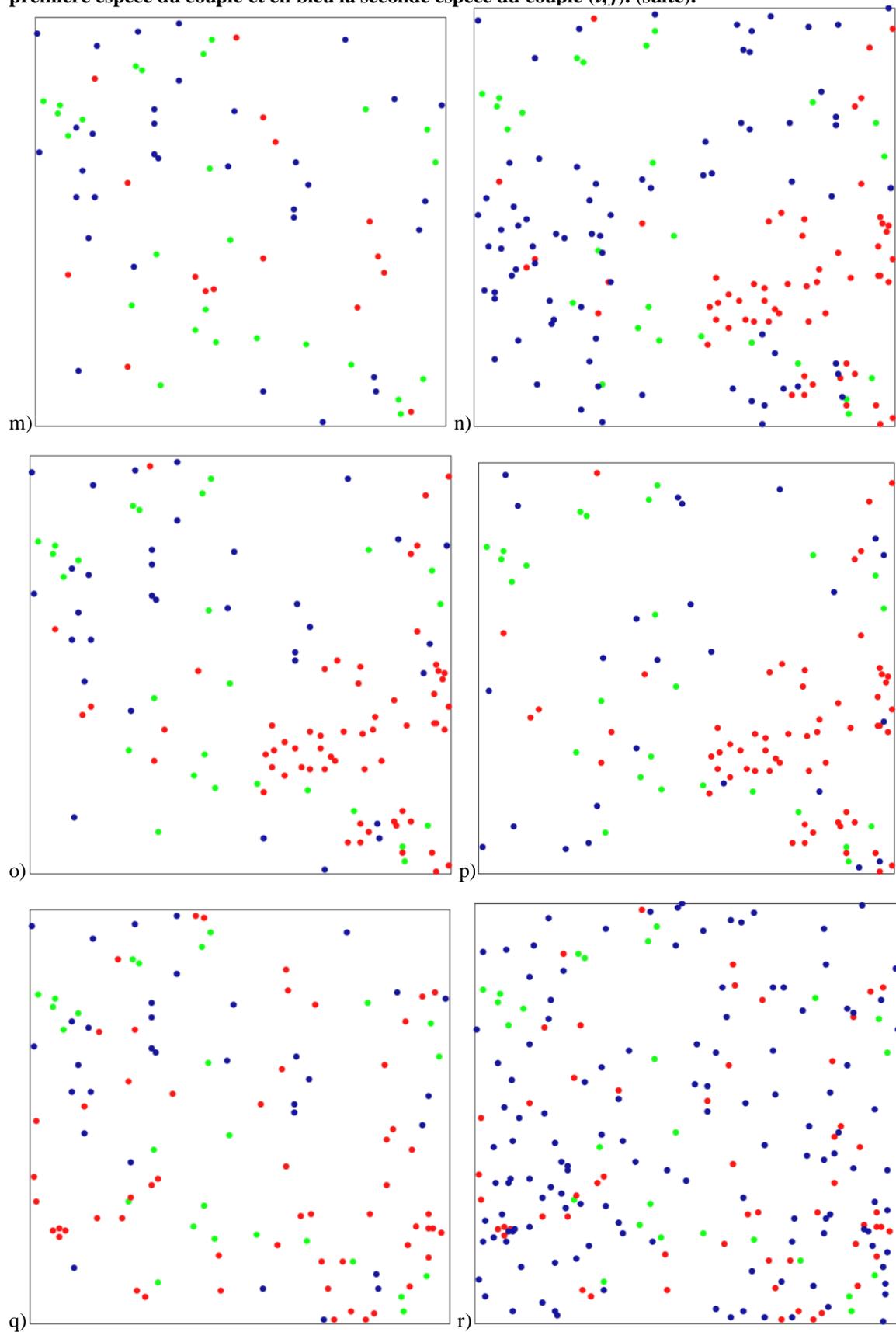
Annexe 6 : Cartes des interactions entre un couple d'espèces et *M. cecropioides* sur la parcelle témoin de Boukoko 2 (200 x 200 m). Les points en vert représentent les tiges de *M. cecropioides* ; en rouge la première espèce du couple et en bleu la seconde espèce du couple (i, j).



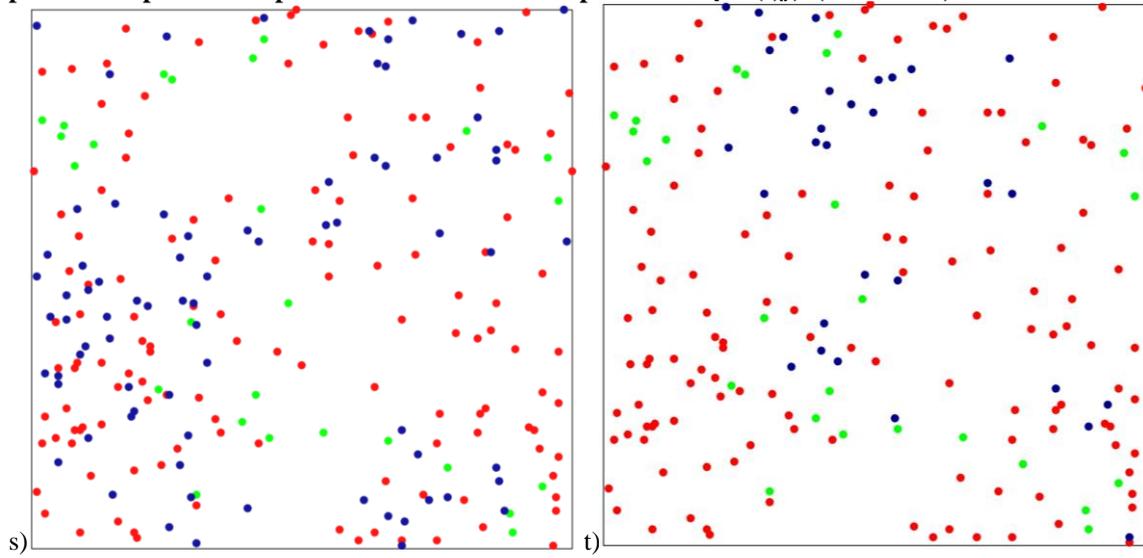
Annexe 6 : Cartes des interactions entre un couple d'espèces et *M. cecropioides* sur la parcelle témoin de Boukoko 2 (200 x 200 m). Les points en vert représentent les tiges de *M. cecropioides* ; en rouge la première espèce du couple et en bleu la seconde espèce du couple (*i, j*). (suite).



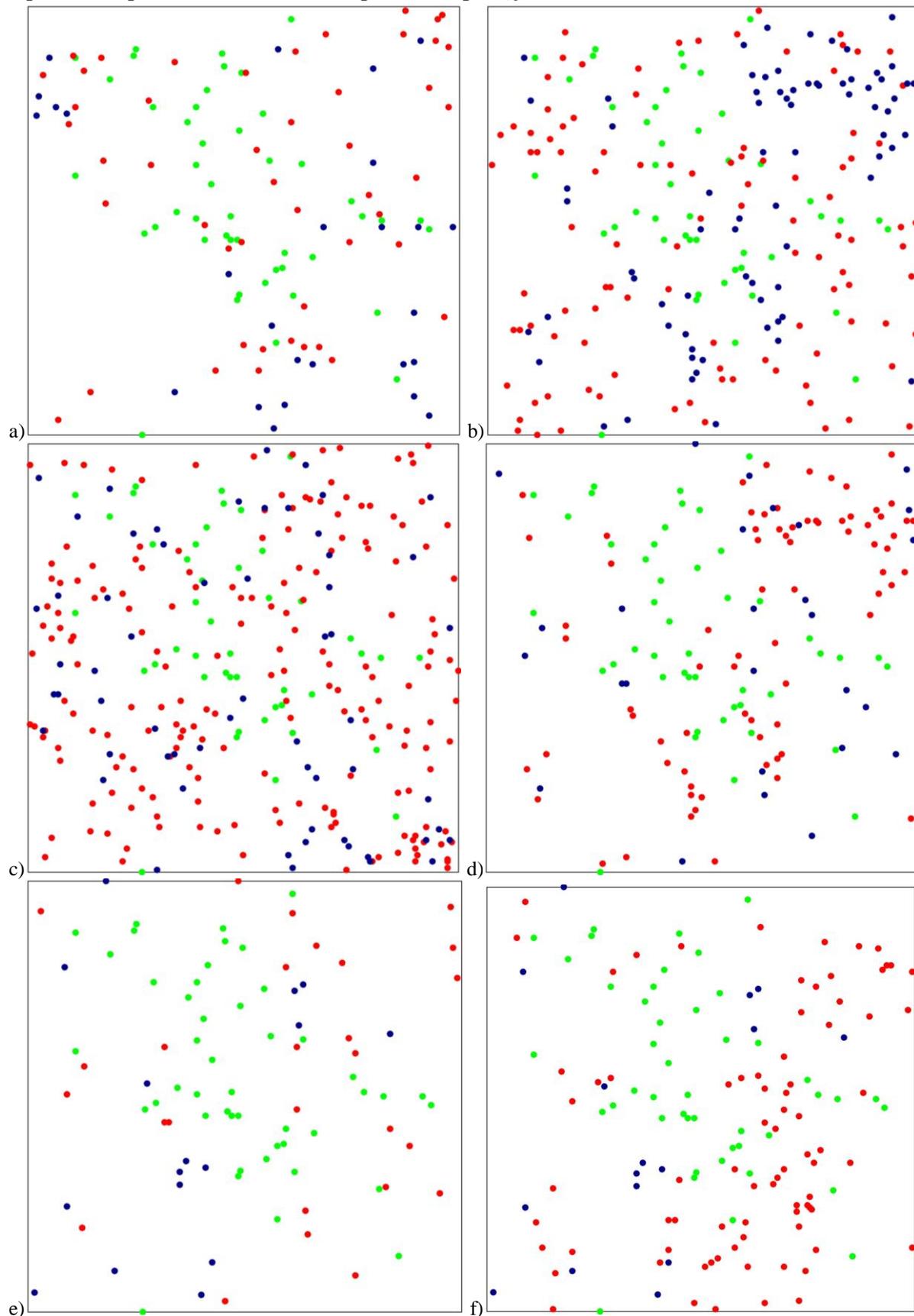
Annexe 6 : Cartes des interactions entre un couple d'espèces et *M. cecropioides* sur la parcelle témoin de Boukoko 2 (200 x 200 m). Les points en vert représentent les tiges de *M. cecropioides* ; en rouge la première espèce du couple et en bleu la seconde espèce du couple (i, j). (suite).



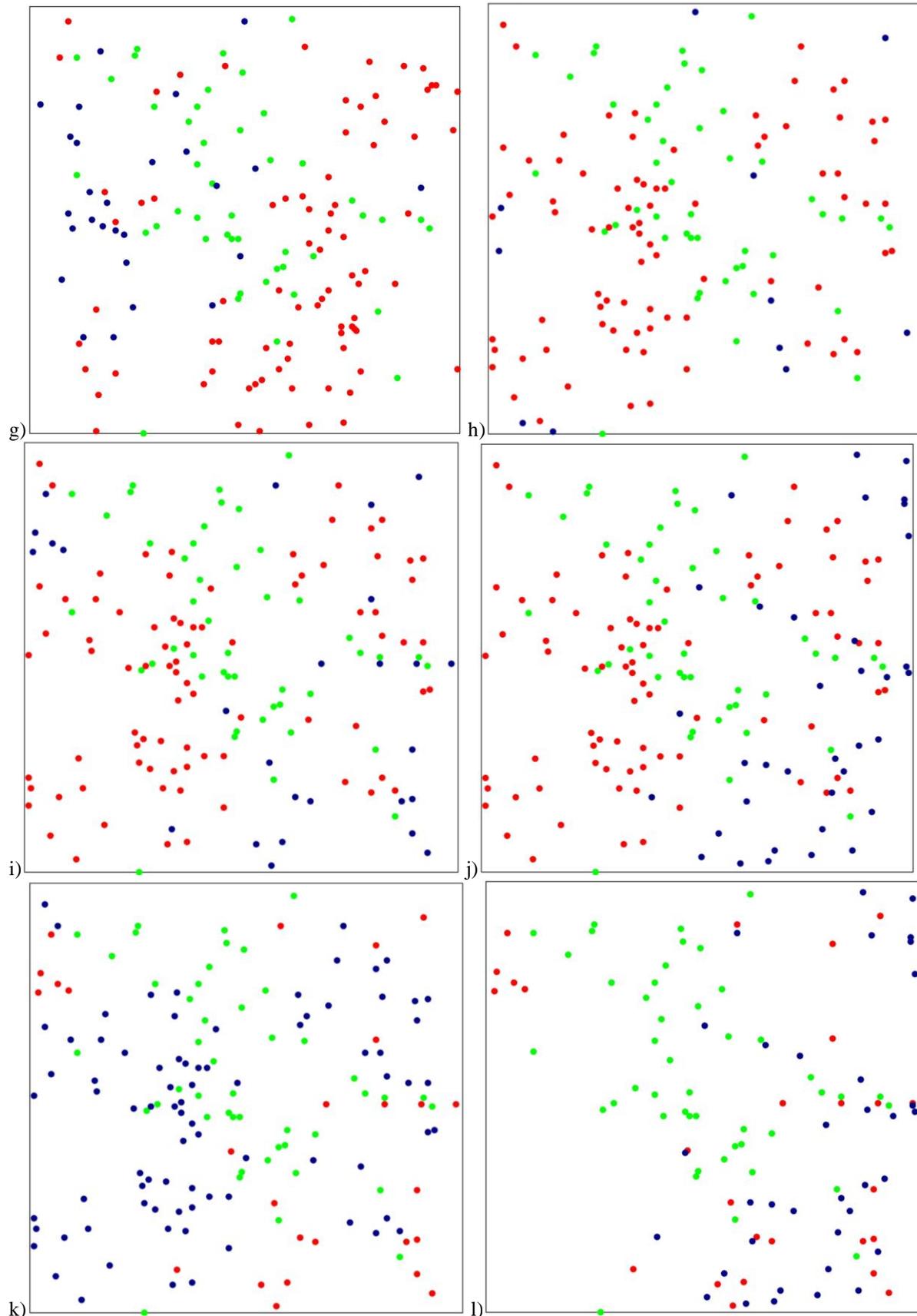
Annexe 6 : Cartes des interactions entre un couple d'espèces et *M. cecropioides* sur la parcelle témoin de Boukoko 2 (200 x 200 m). Les points en vert représentent les tiges de *M. cecropioides* ; en rouge la première espèce du couple et en bleu la seconde espèce du couple (i, j). (suite et fin).



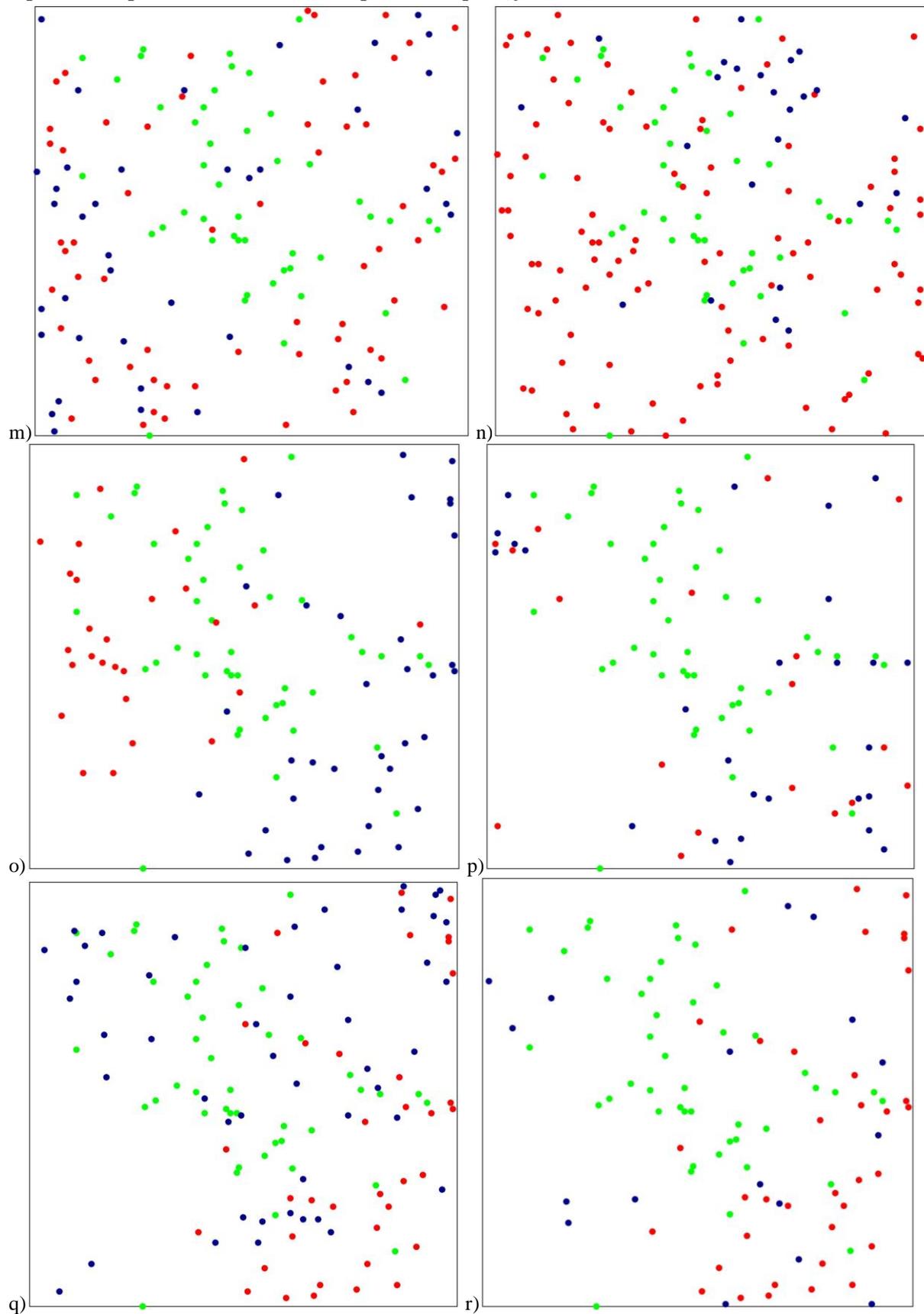
Annexe 7 : Cartes des interactions entre un couple d'espèces et *M. cecropioides* sur la parcelle témoin de La Lolé (200 x 200 m). Les points en vert représentent les tiges de *M. cecropioides* ; en rouge la première espèce du couple et en bleu la seconde espèce du couple (i, j).



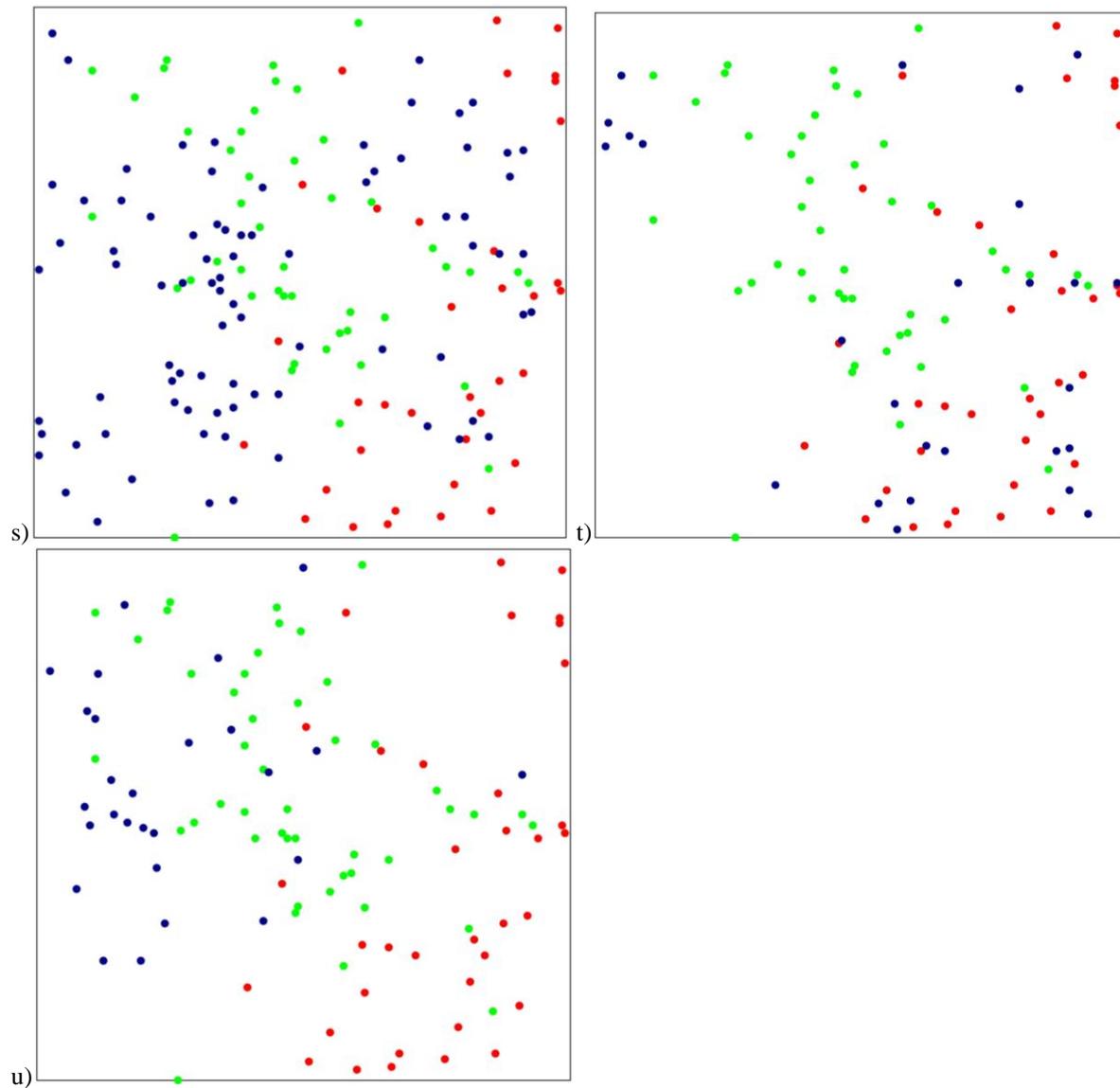
Annexe 7 : Cartes des interactions entre un couple d'espèces et *M. cecropioides* sur la parcelle témoin de La Lolé (200 x 200 m). Les points en vert représentent les tiges de *M. cecropioides* ; en rouge la première espèce du couple et en bleu la seconde espèce du couple (*i,j*). (suite).



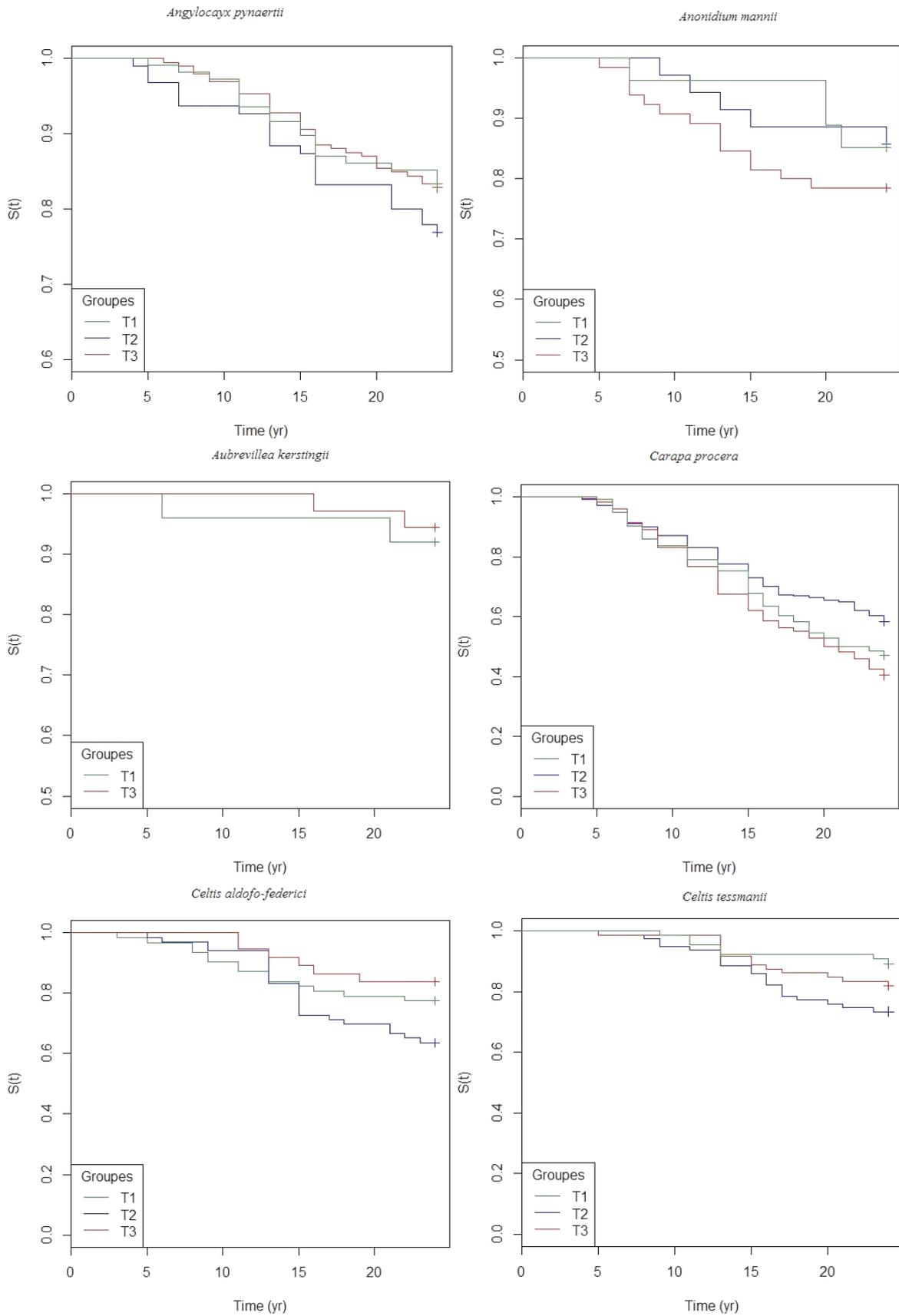
Annexe 7 : Cartes des interactions entre un couple d'espèces et *M. cecropioides* sur la parcelle témoin de La Lolé (200 x 200 m). Les points en vert représentent les tiges de *M. cecropioides* ; en rouge la première espèce du couple et en bleu la seconde espèce du couple (*i,j*). (suite).



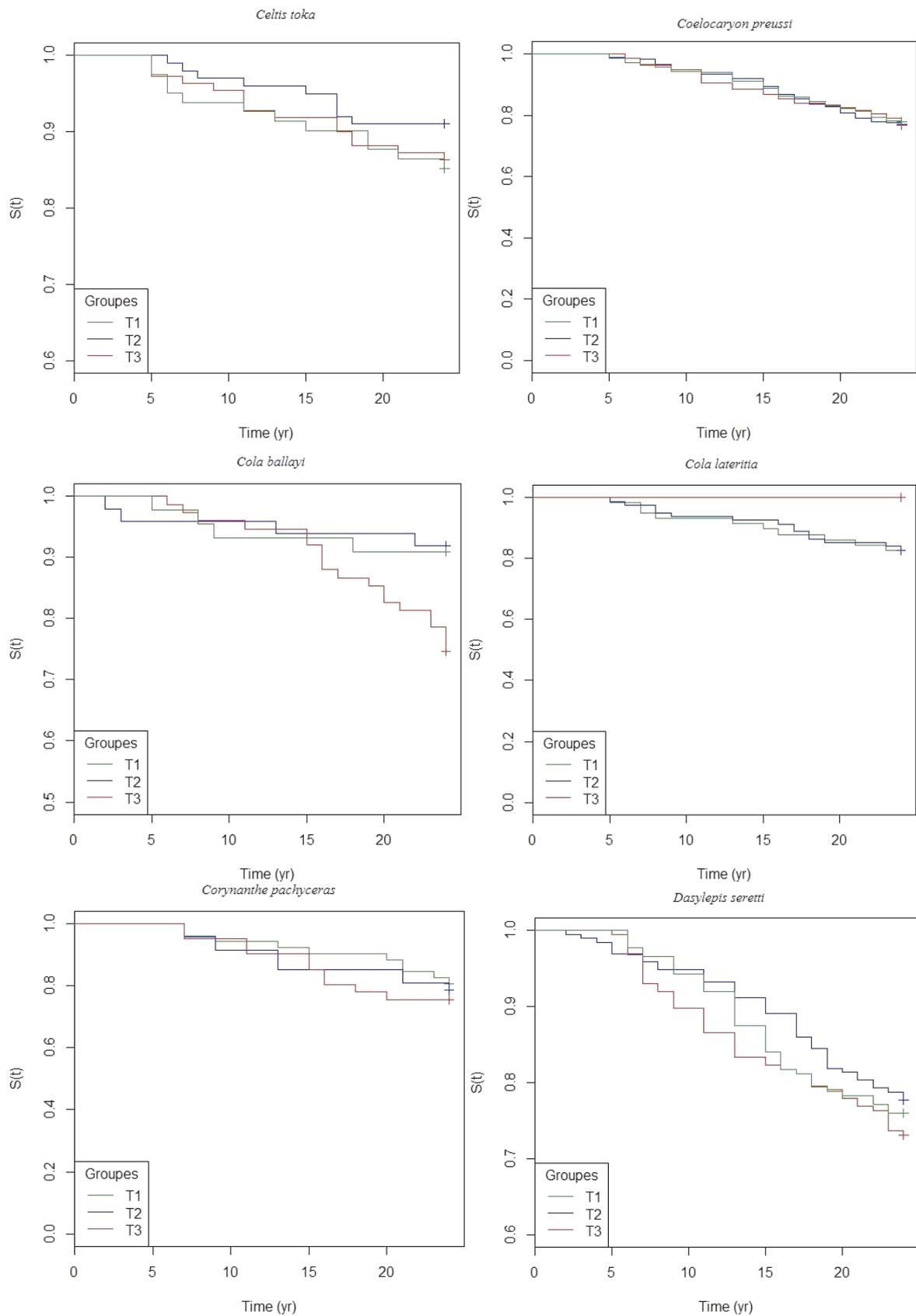
Annexe 7 : Cartes des interactions entre un couple d'espèces et *M. cecropioides* sur la parcelle témoin de La Lolé (200 x 200 m). Les points en vert représentent les tiges de *M. cecropioides* ; en rouge la première espèce du couple et en bleu la seconde espèce du couple (i, j). (suite et fin).



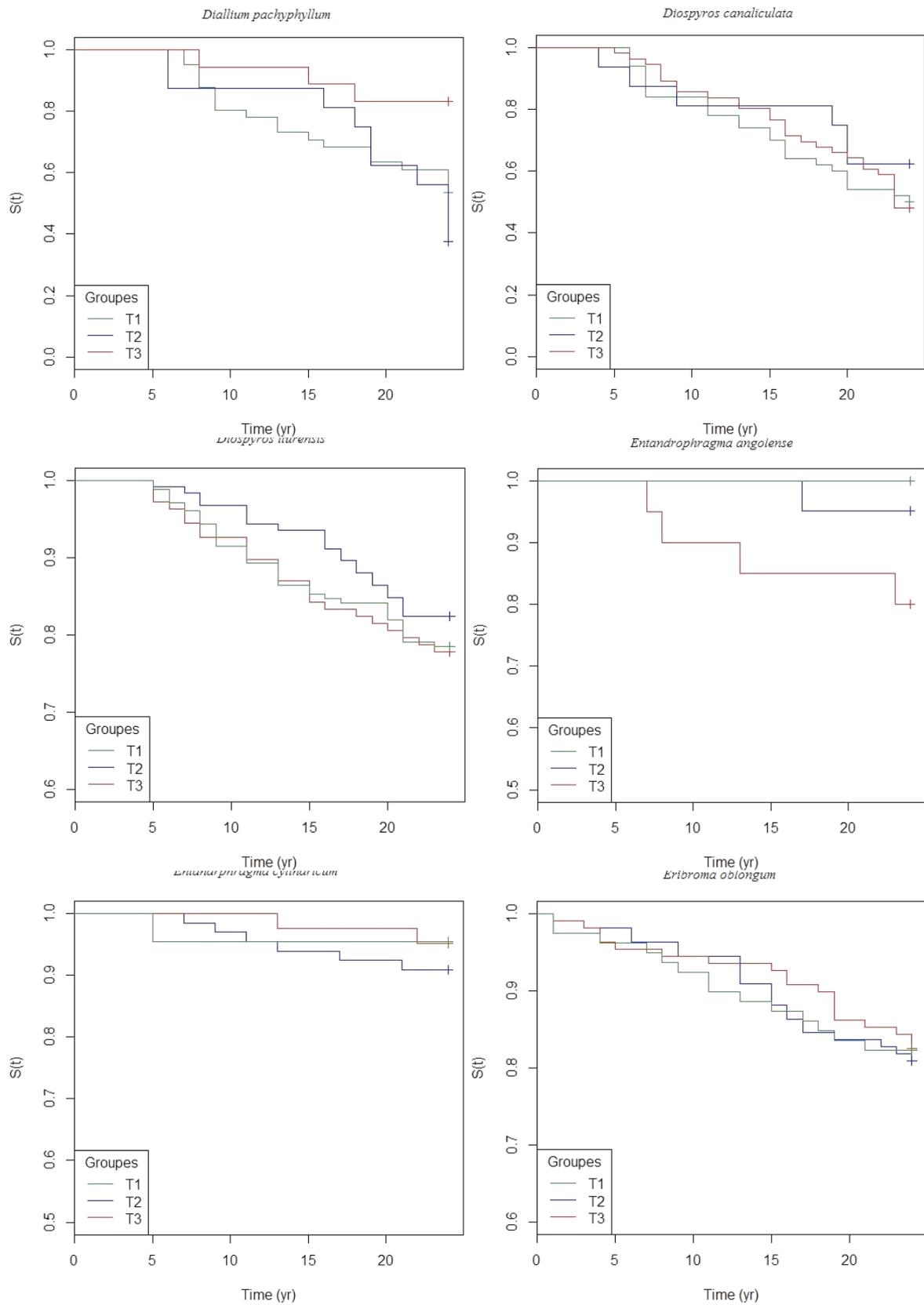
Annexe 8: Courbes de survie pour chacune des espèces étudiées



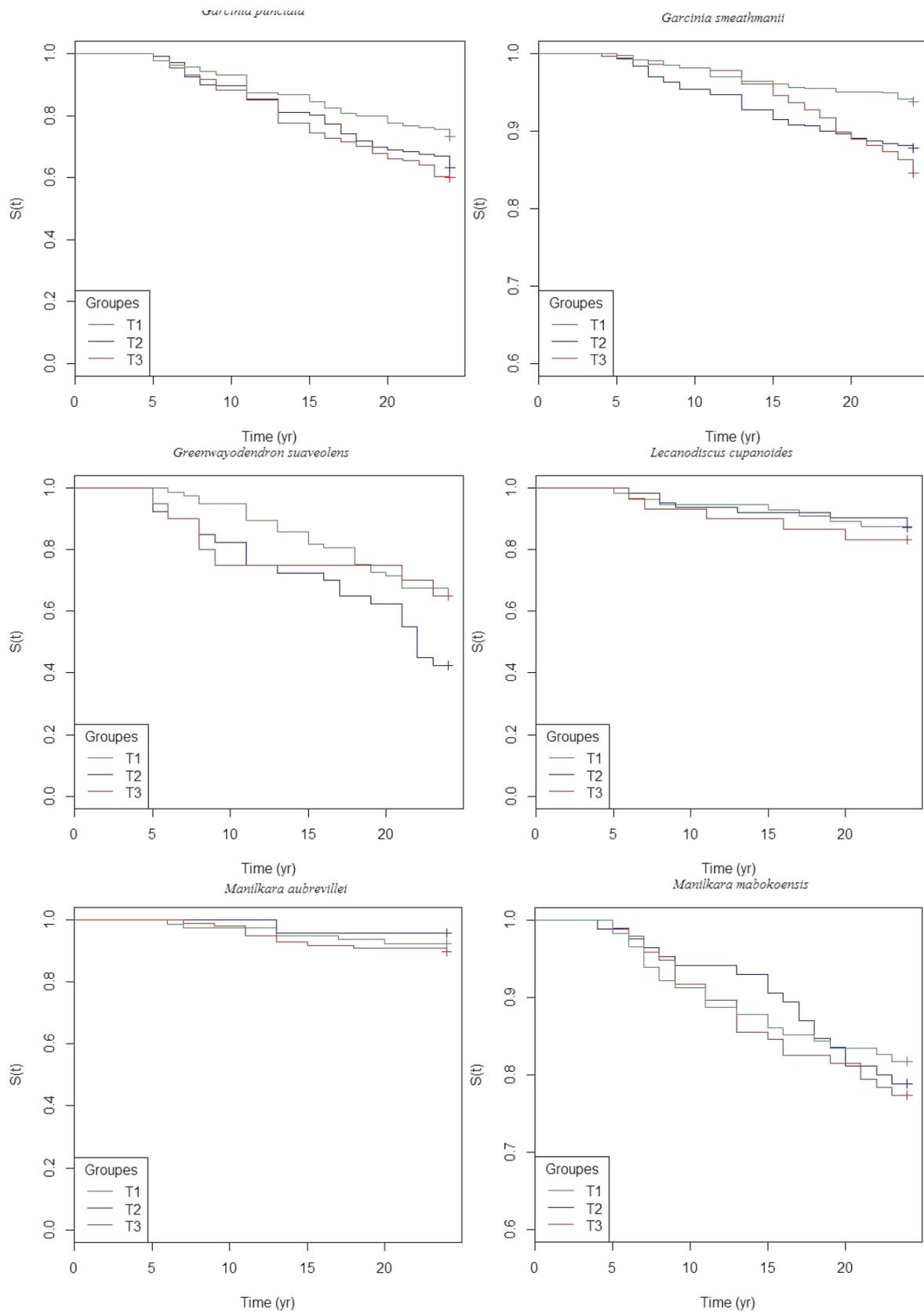
Annexe 8 : Courbes de survie pour chacune des espèces étudiées (suite)



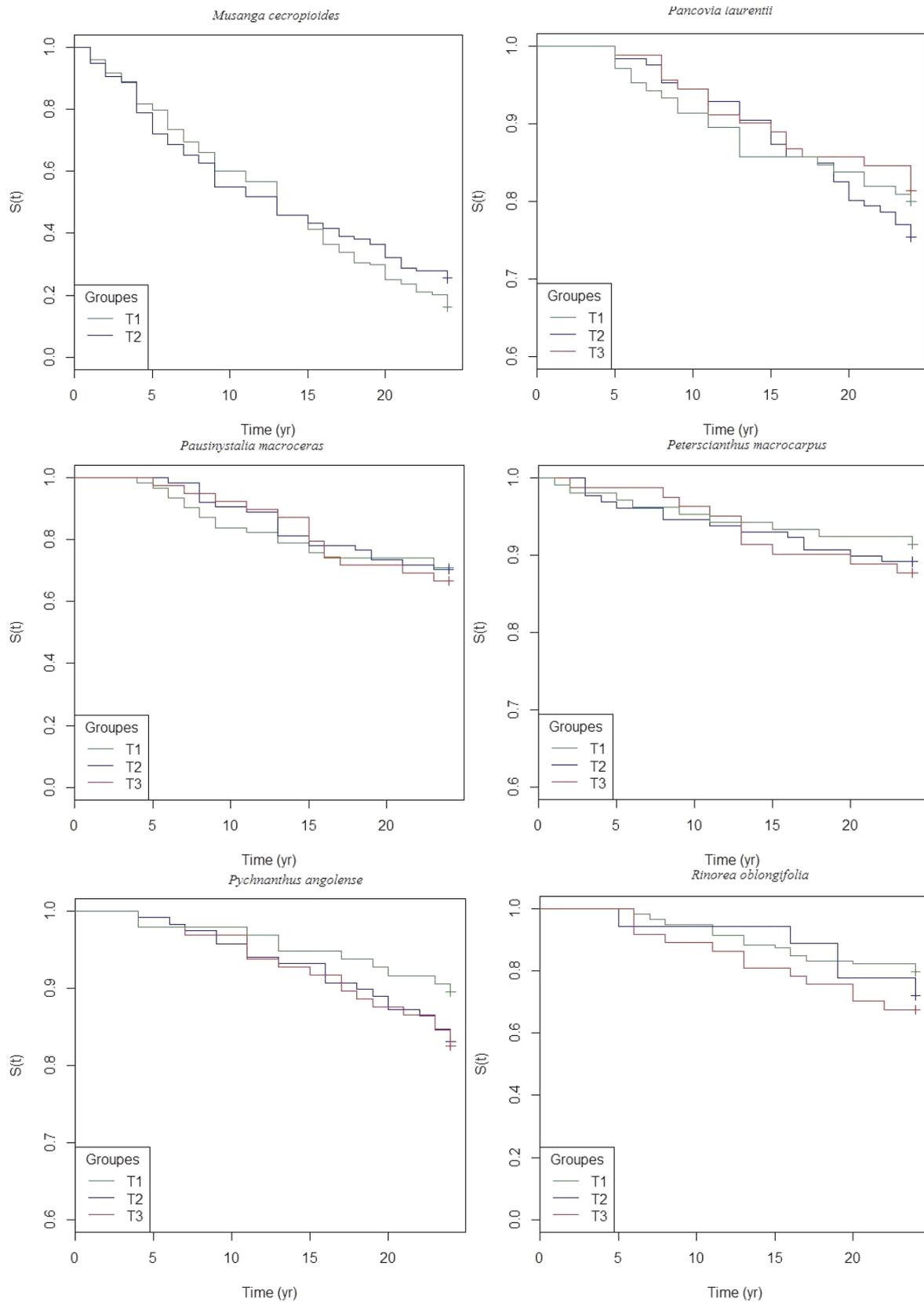
Annexe 8 : Courbes de survie pour chacune des espèces étudiées (suite)



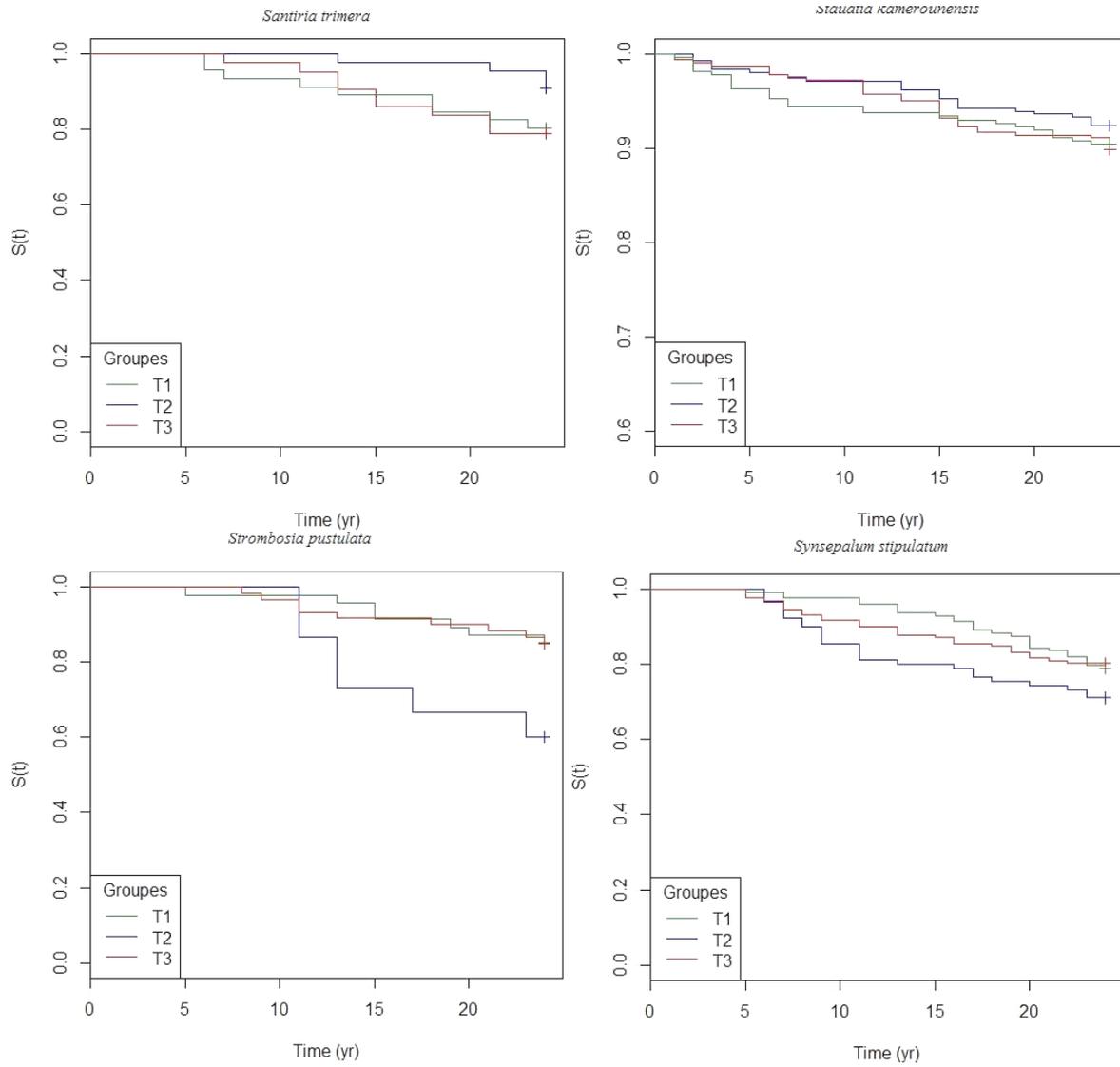
Annexe 8 : Courbes de survie pour chacune des espèces étudiées (suite)



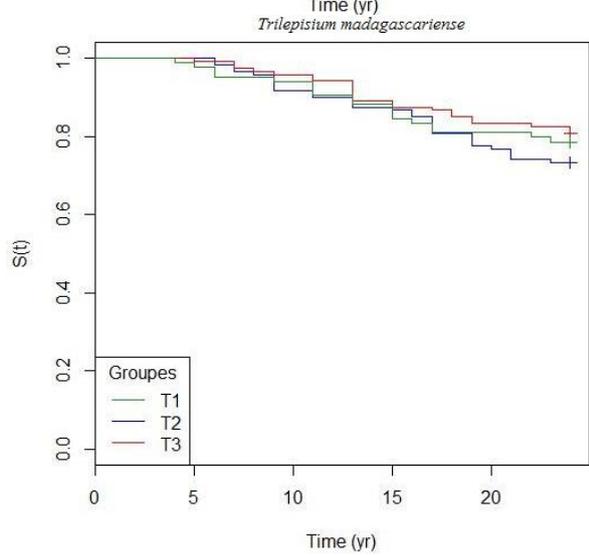
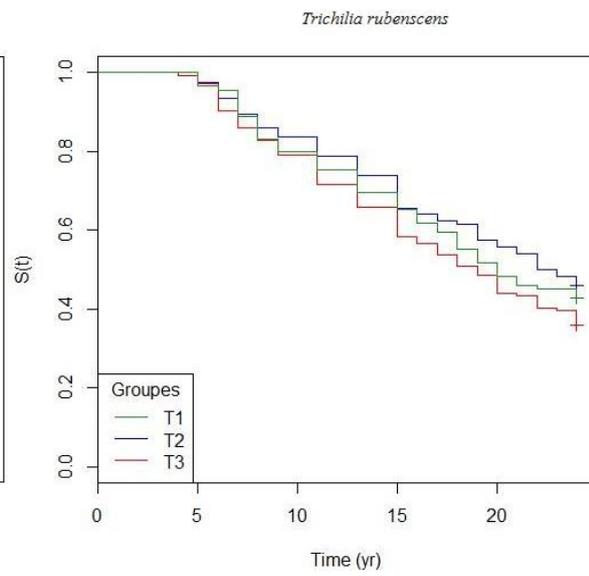
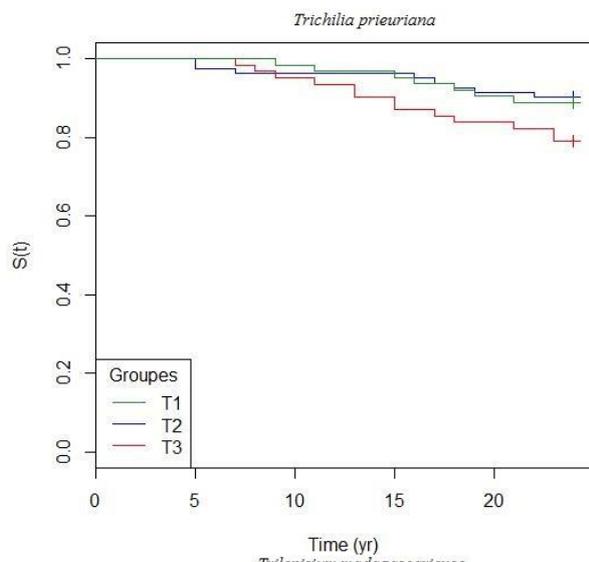
Annexe 8 : Courbes de survie pour chacune des espèces étudiées (suite)



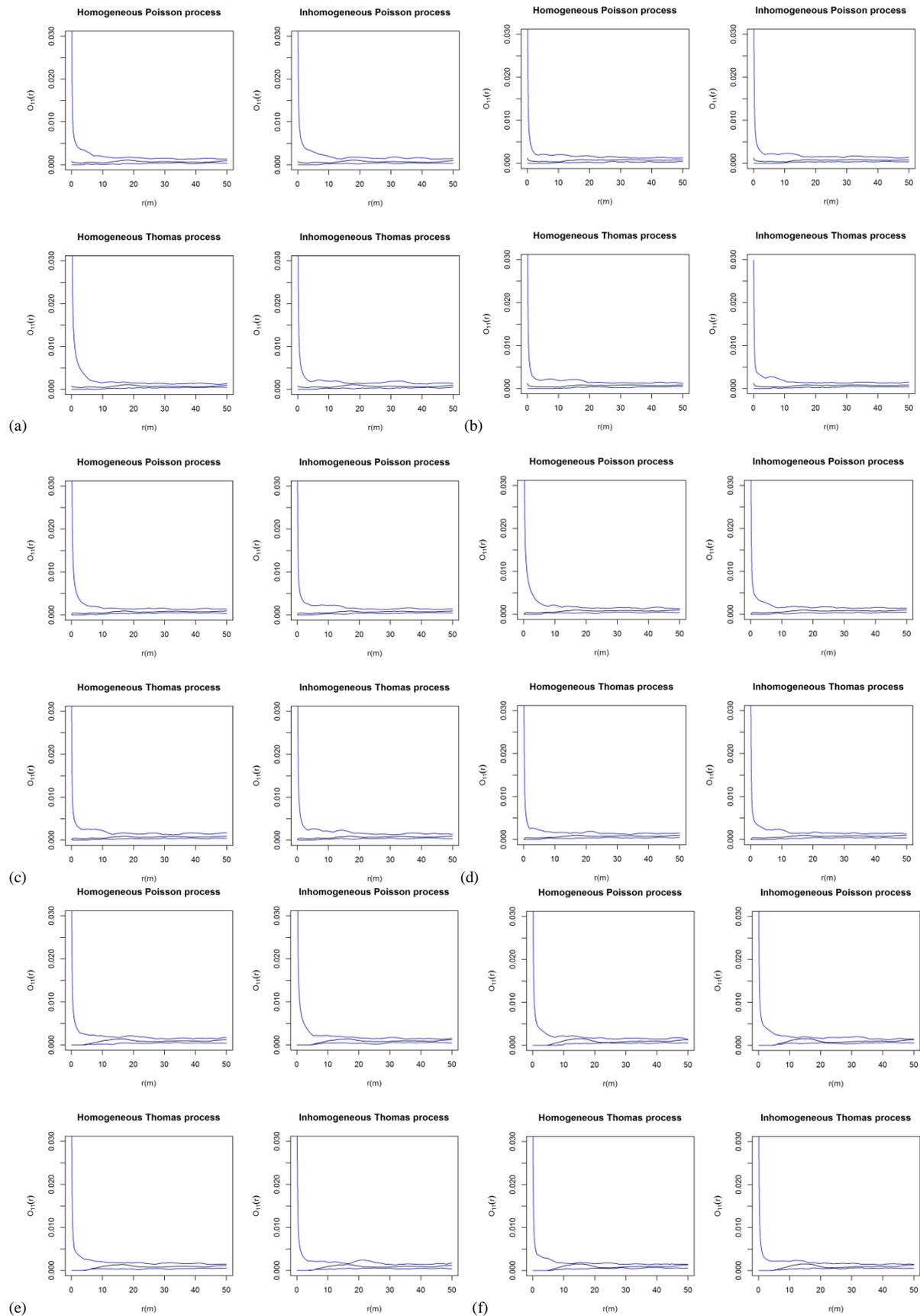
Annexe 8 : Courbes de survie pour chacune des espèces étudiées (suite)



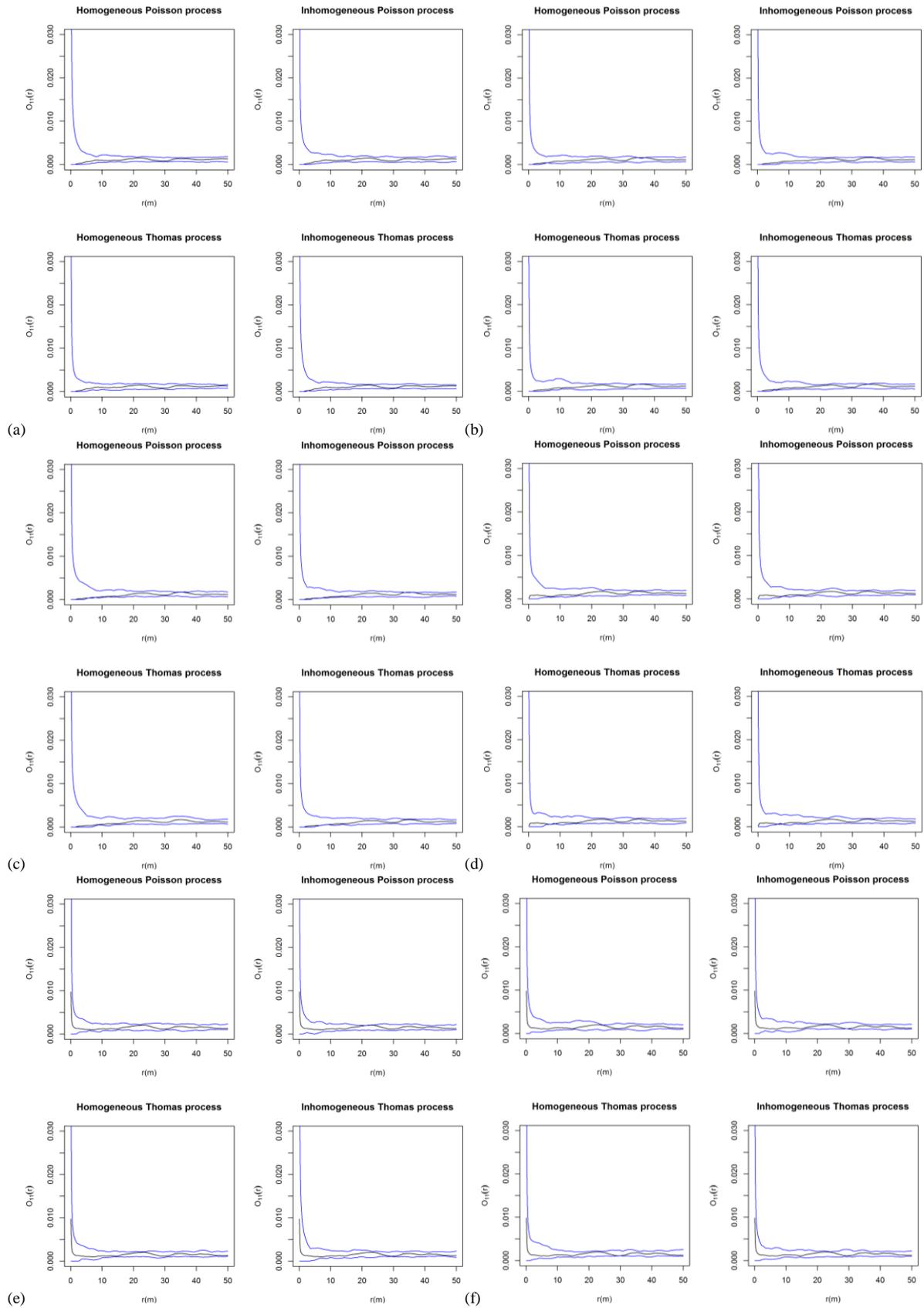
Annexe 8 : Courbes de survie pour chacune des espèces étudiées (suite et fin)



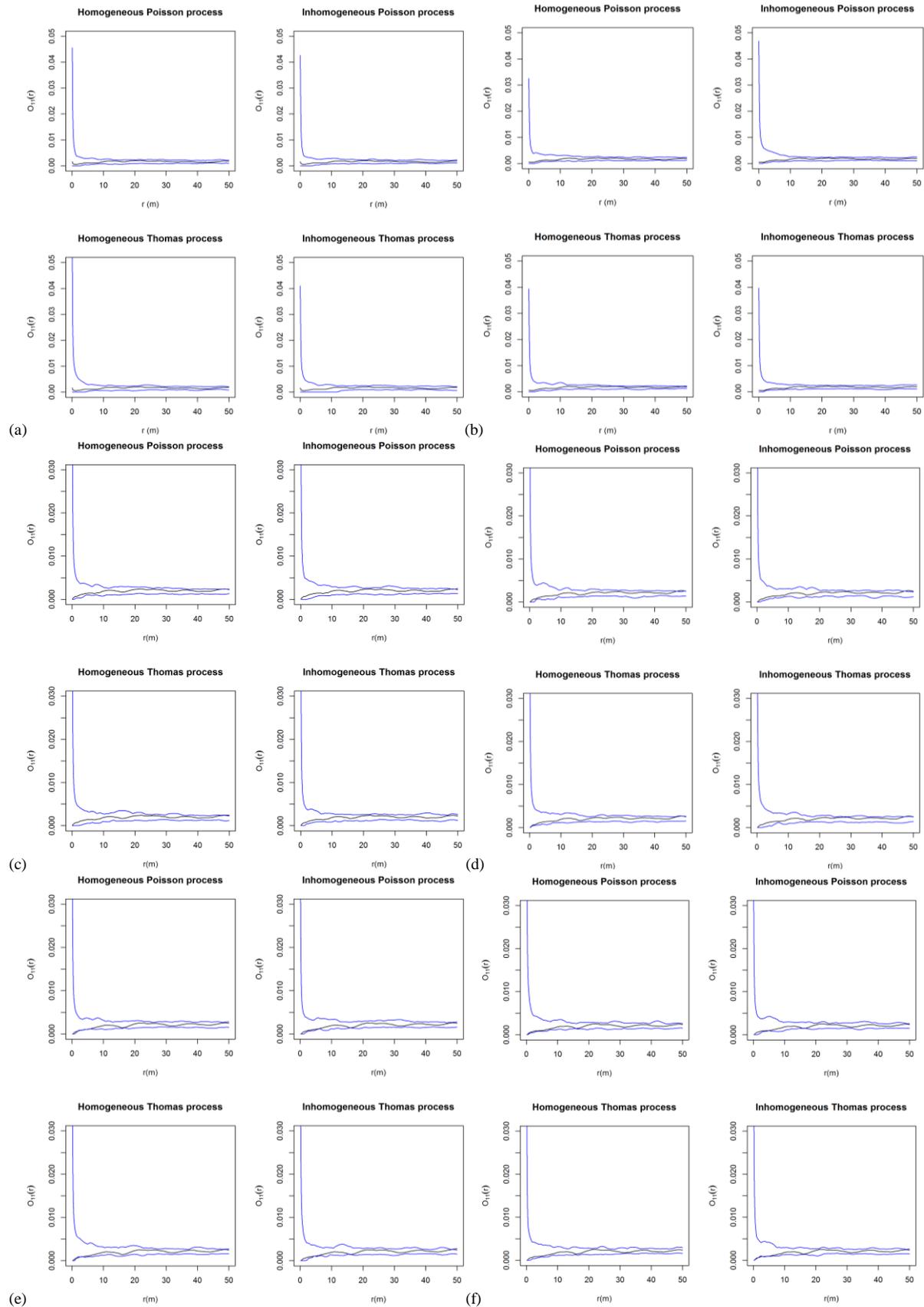
Annexe 9 : Structure spatiale de *Pycnanthus angolensis* selon les 4 modèles en parcelle témoin (Boukoko 1) pour les années 1982 (a), 1987 (b), 1991 (c), 1996 (d), 2006 (e) et 2011 (f).



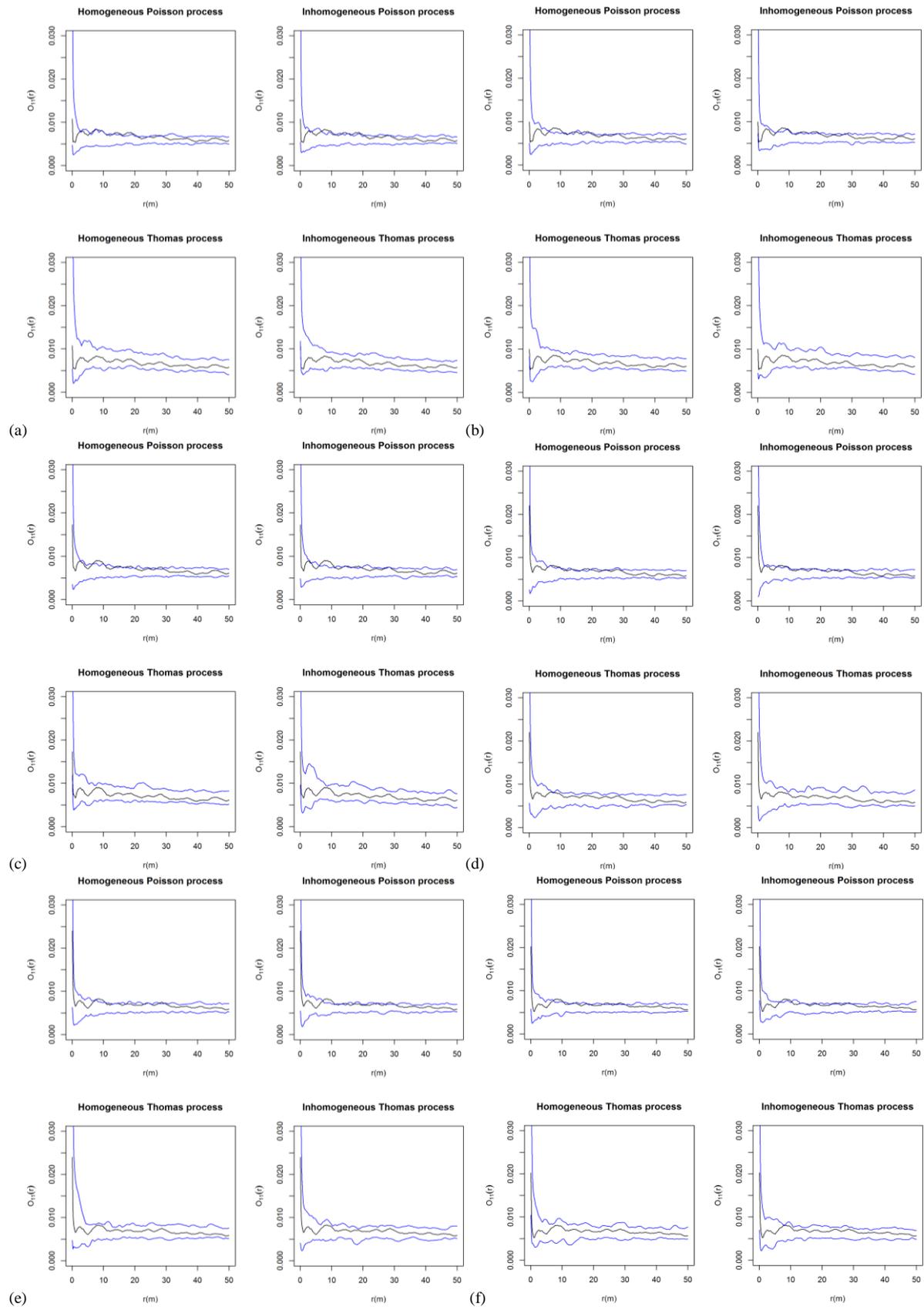
Annexe 10 : Structure spatiale de *Pycnanthus angolensis* selon les 4 modèles en parcelle exploitée (Boukoko 1) pour les années 1982 (a), 1987 (b), 1991 (c), 1996 (d), 2006 (e) et 2011 (f).



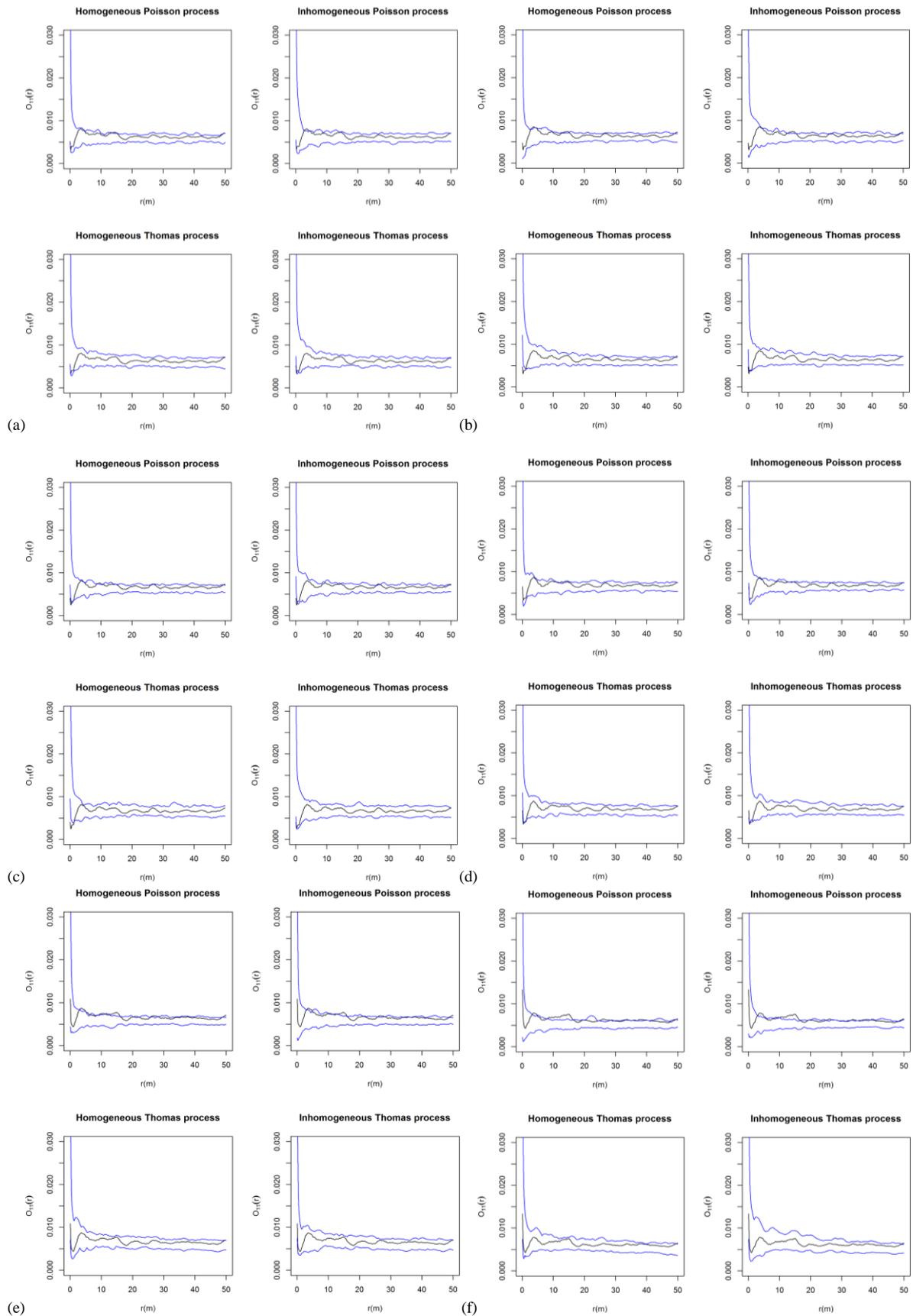
Annexe 11 : Structure spatiale de *Pycnanthus angolensis* selon les 4 modèles en parcelle exploitée+dévitalisée (Boukoko 1) pour les années 1982 (a), 1987 (b), 1991 (c), 1996 (d), 2006 (e) et 2011 (f).



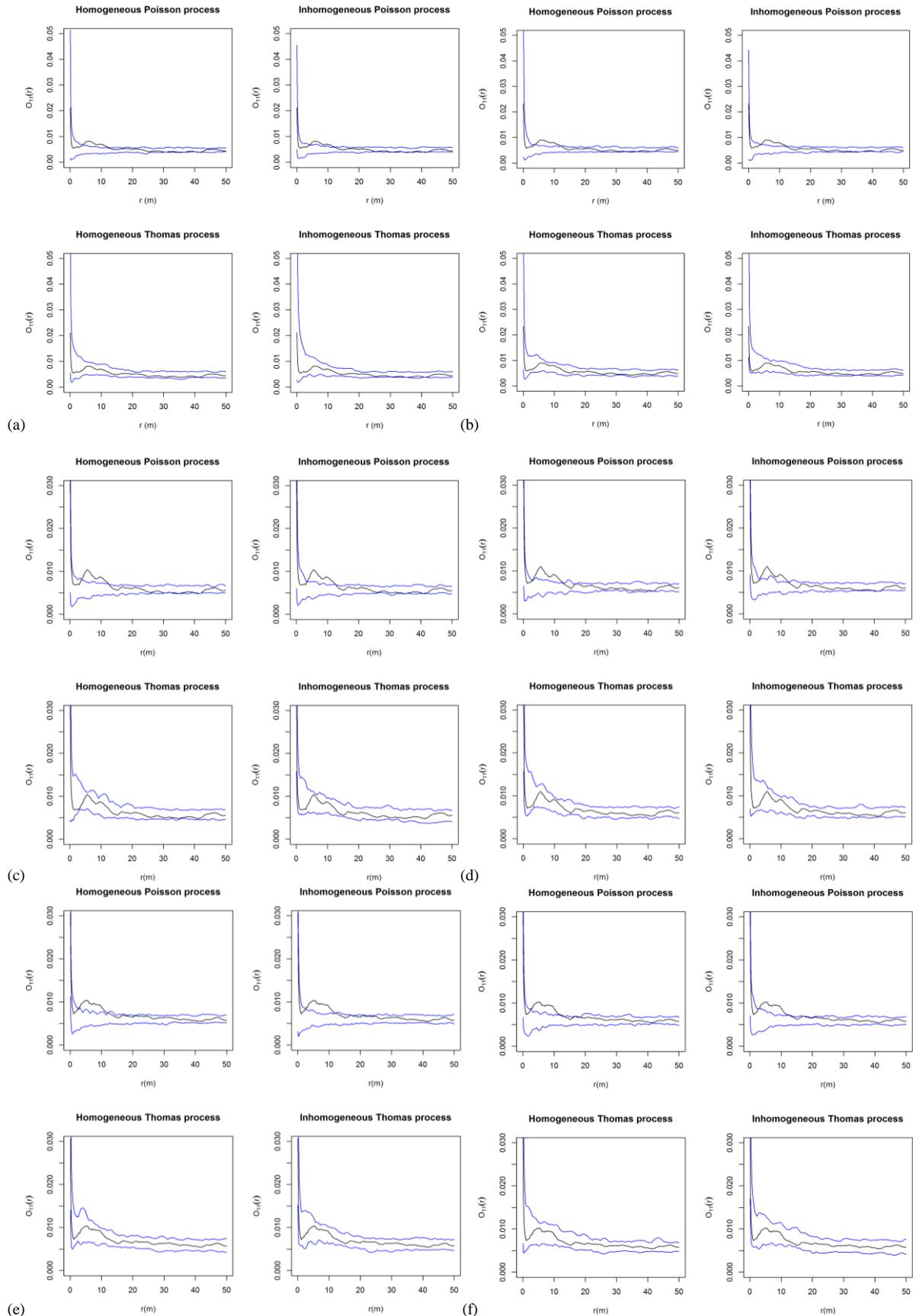
Annexe 12 : Structure spatiale de *Garcinia smeathmanii* selon les 4 modèles en parcelle témoin (Boukoko 1) pour les années 1982 (a), 1987 (b), 1991 (c), 1996 (d), 2006 (e) et 2011 (f).



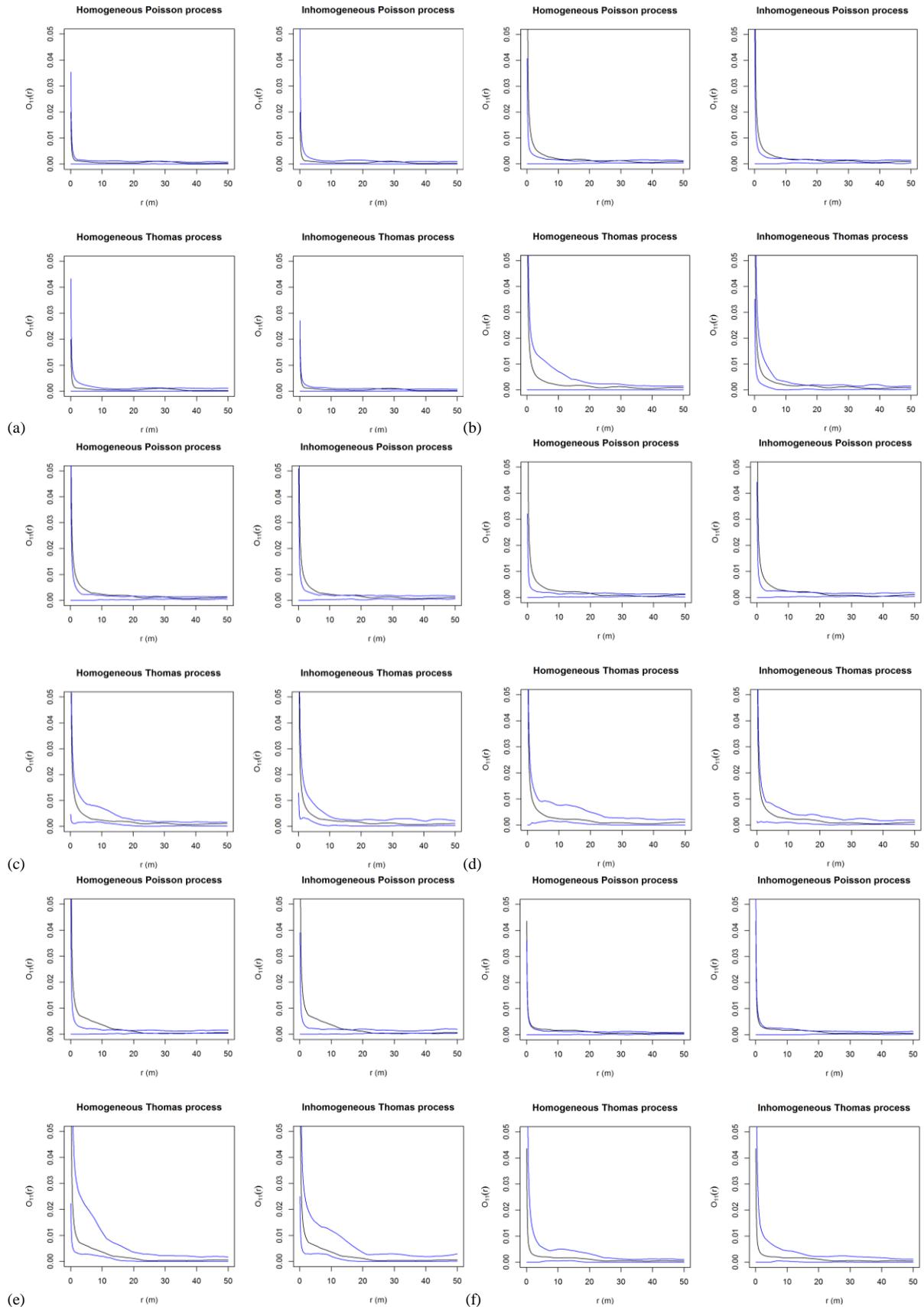
Annexe 13 : Structure spatiale de *Garcinia smeathmanii* selon les 4 modèles en parcelle exploitée (Boukoko 1) pour les années 1982 (a), 1987 (b), 1991 (c), 1996 (d), 2006 (e) et 2011 (f).



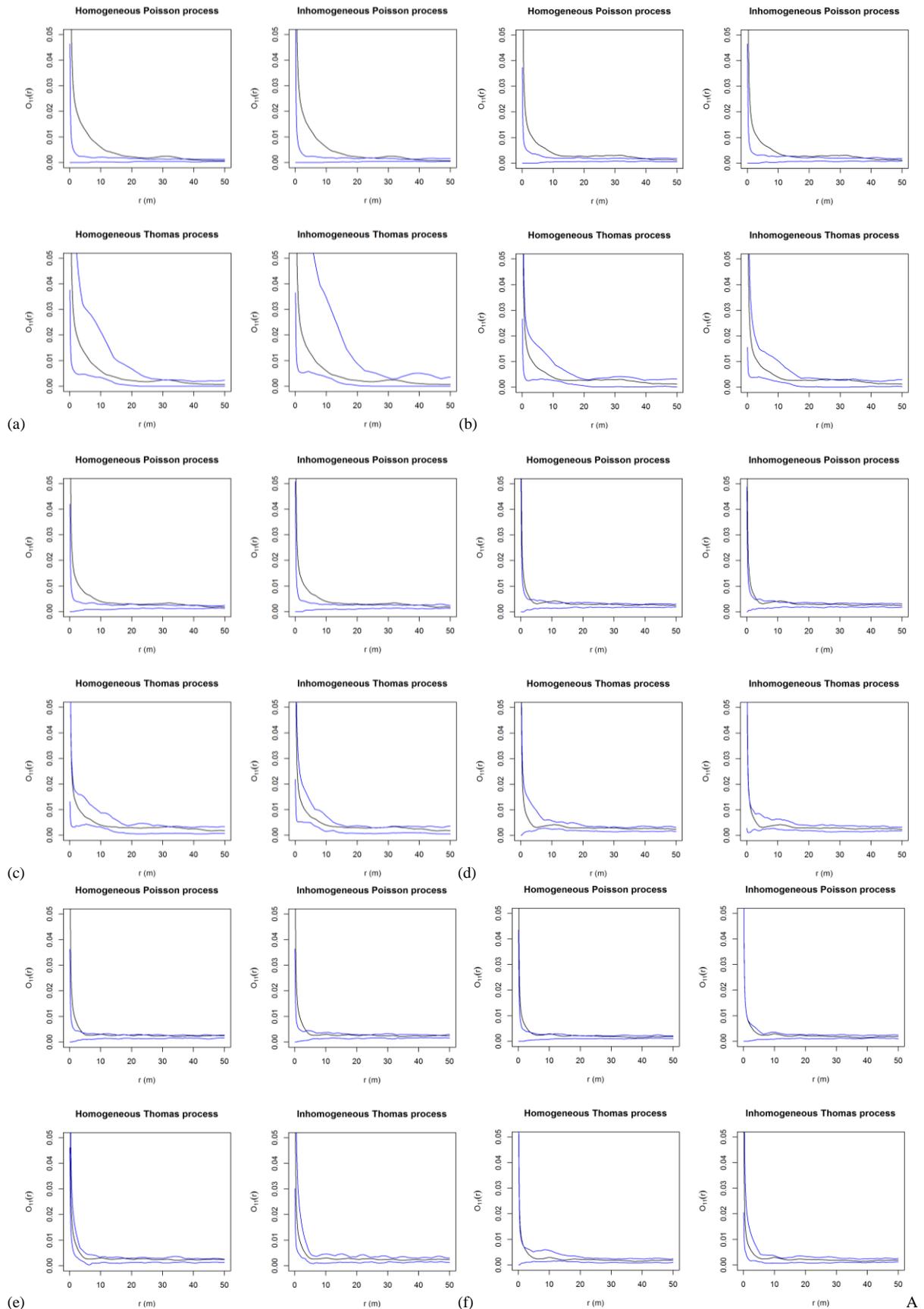
Annexe 14: Structure spatiale de *Garcinia smeathmanii* selon les 4 modèles en parcelle exploitée+dévitalisée (Boukoko 1) pour les années 1982 (a), 1987 (b), 1991 (c), 1996 (d), 2006 (e) et 2011 (f).



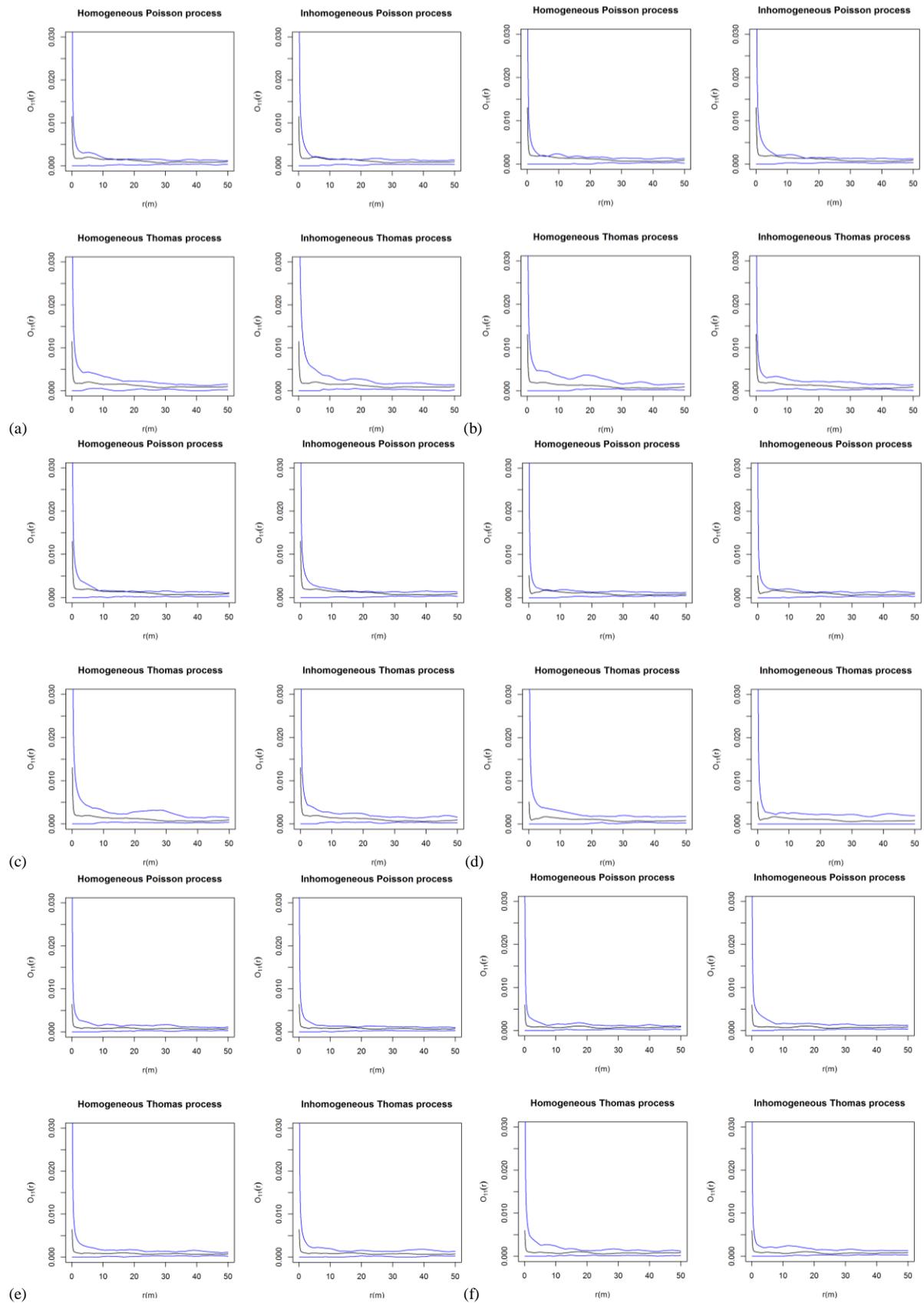
Annexe 15 : Structure spatiale de *Musanga cecropioides* selon les 4 modèles en parcelle témoin (Boukoko 1) pour les années 1982 (a), 1987 (b), 1991 (c), 1996 (d), 2006 (e) et 2011 (f).



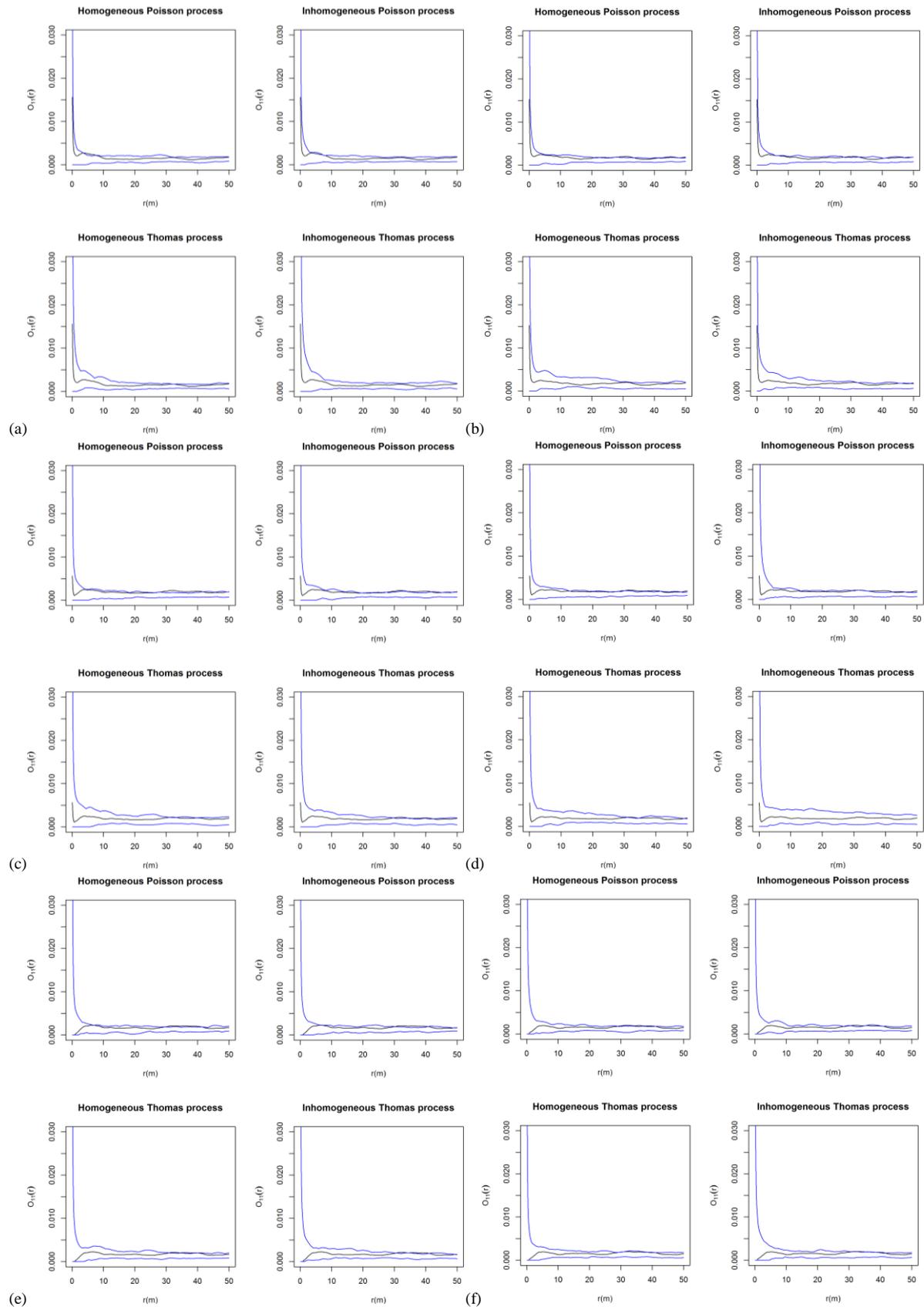
Annexe 16 : Structure spatiale de *Musanga cecropioides* selon les 4 modèles en parcelle exploitée (Boukoko 1) pour les années 1982 (a), 1987 (b), 1991 (c), 1996 (d), 2006 (e) et 2011 (f).



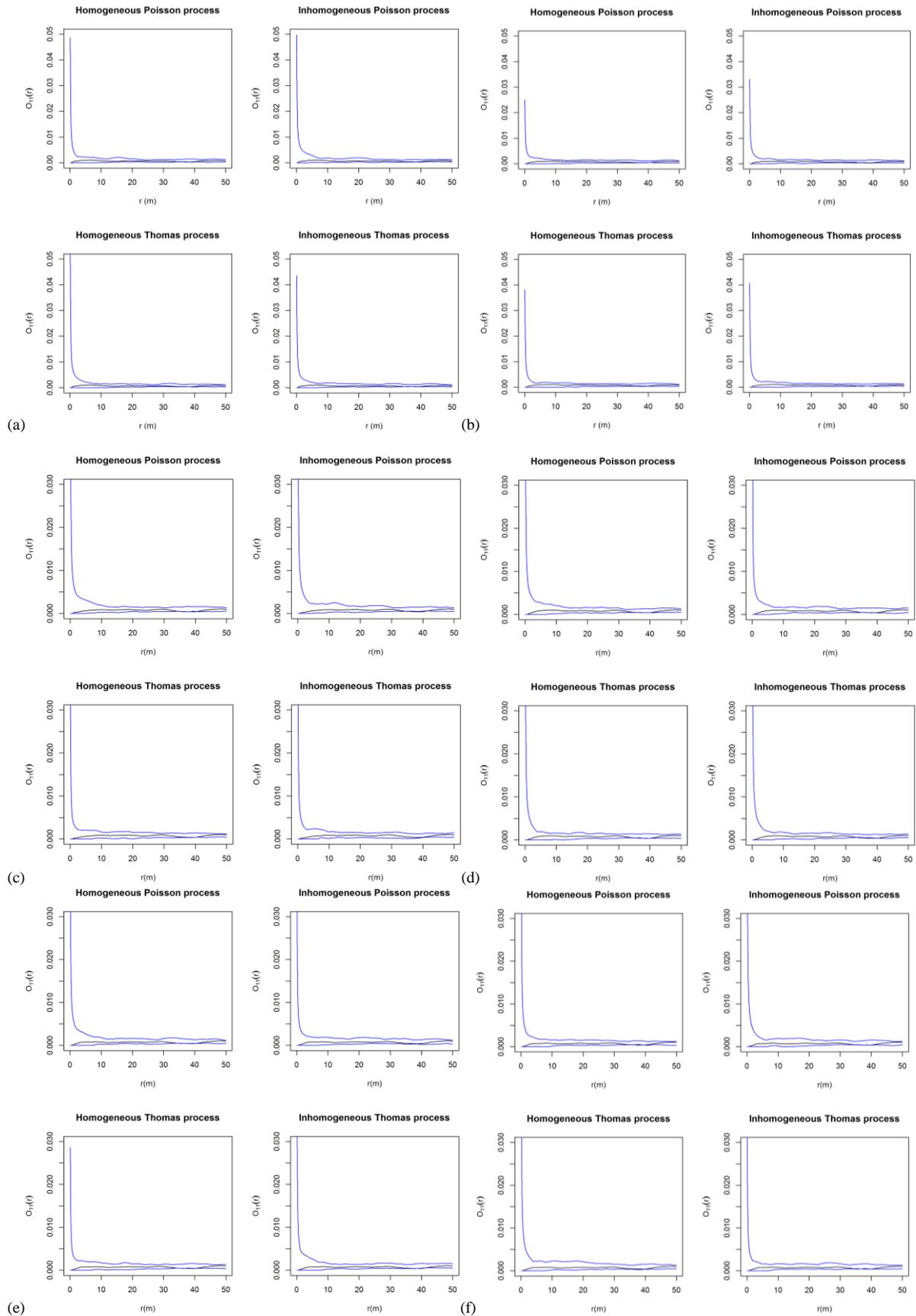
Annexe 17: Structure spatiale d'*Eribroma oblongum* selon les 4 modèles en parcelle témoin (Boukoko 1) pour les années 1982 (a), 1987 (b), 1991 (c), 1996 (d), 2006 (e) et 2011 (f)



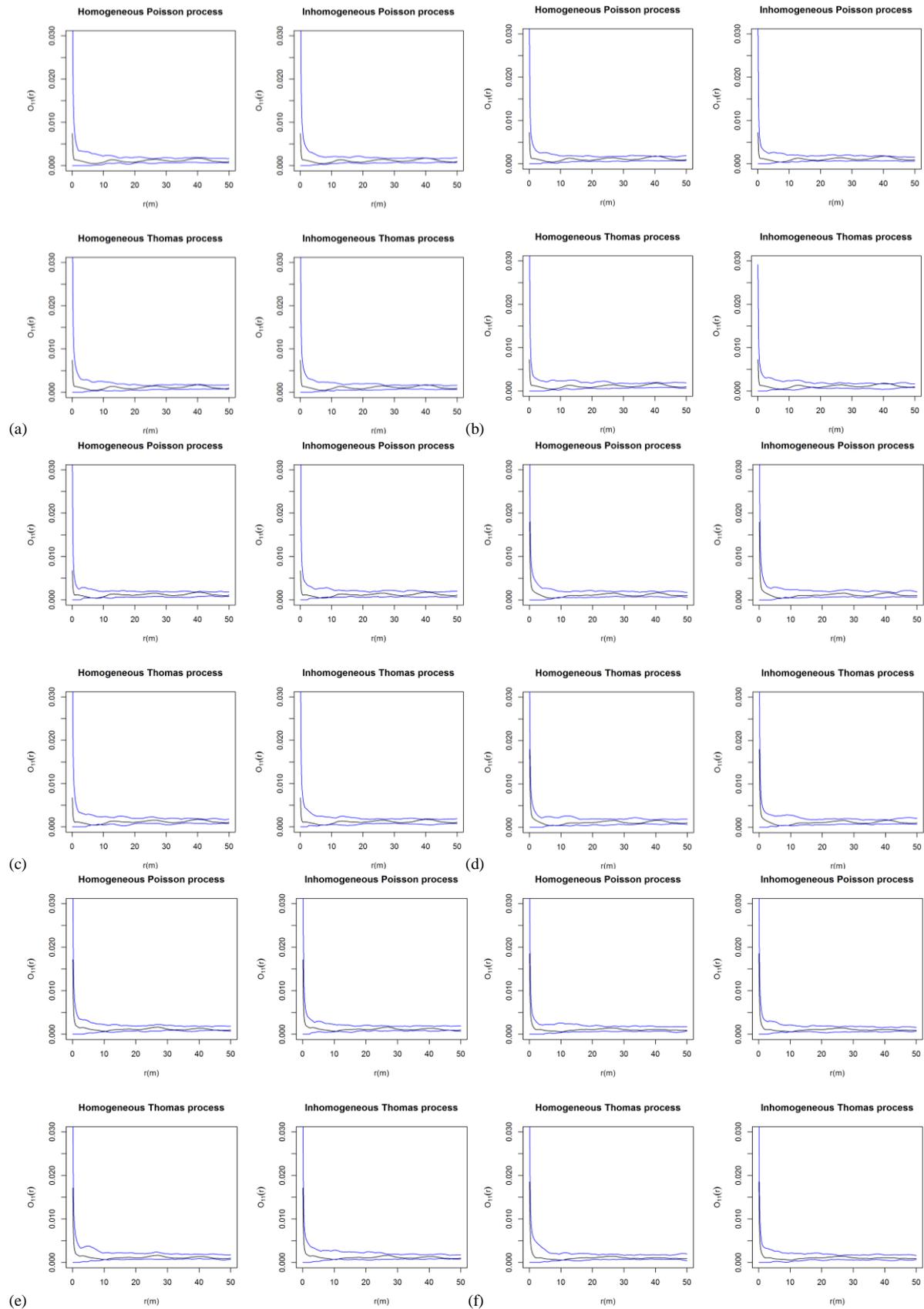
Annexe 18 : Structure spatiale d'*Eribroma oblongum* selon les 4 modèles en parcelle exploitée (Boukoko 1) pour les années 1982 (a), 1987 (b), 1991 (c), 1996 (d), 2006 (e) et 2011 (f).



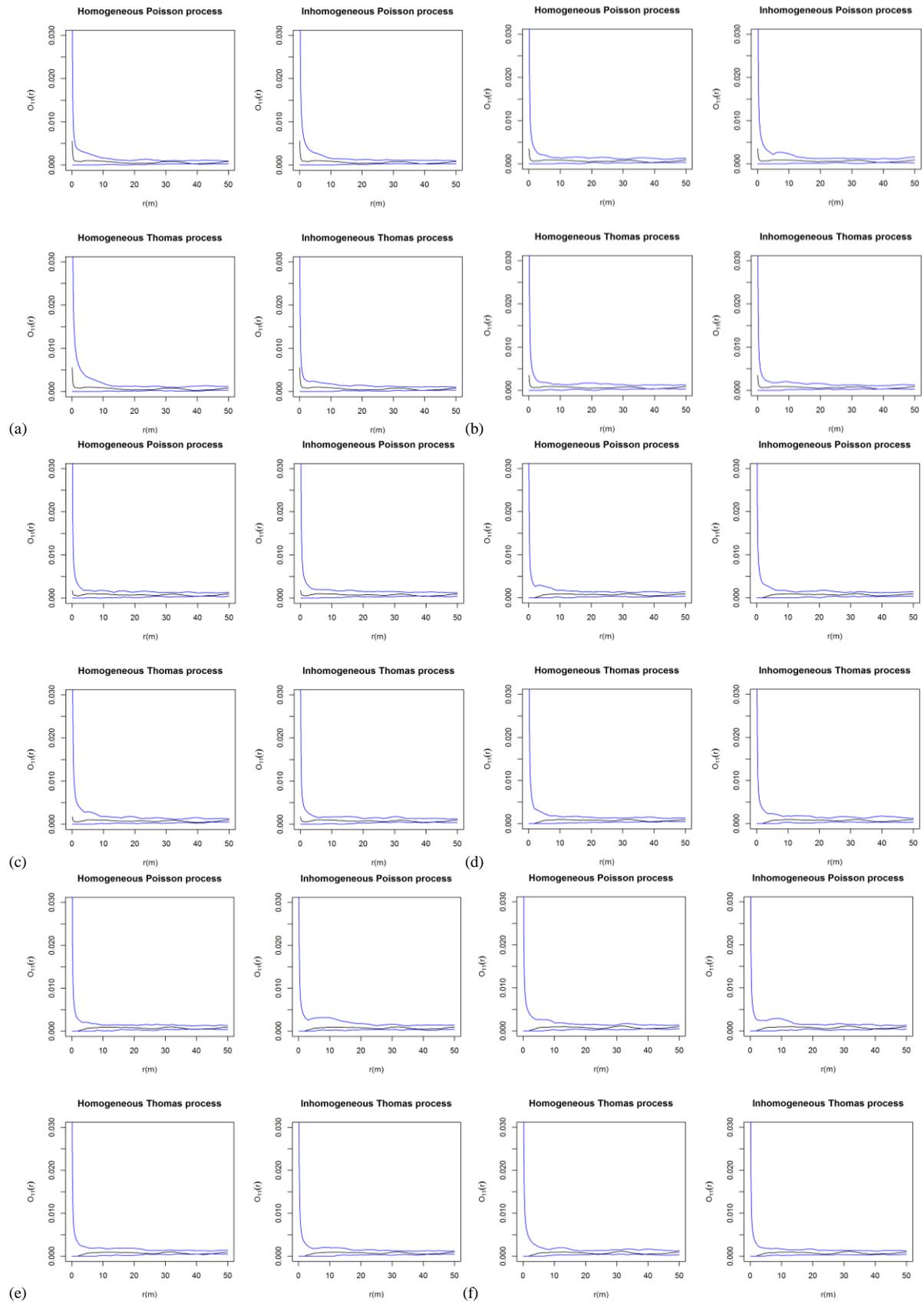
Annexe 19 : Structure spatiale d'*Eribroma oblongum* selon les 4 modèles en parcelle exploitée+dévitalisée (Boukoko 1) pour les années 1982 (a), 1987 (b), 1991 (c), 1996 (d), 2006 (e) et 2011 (f).



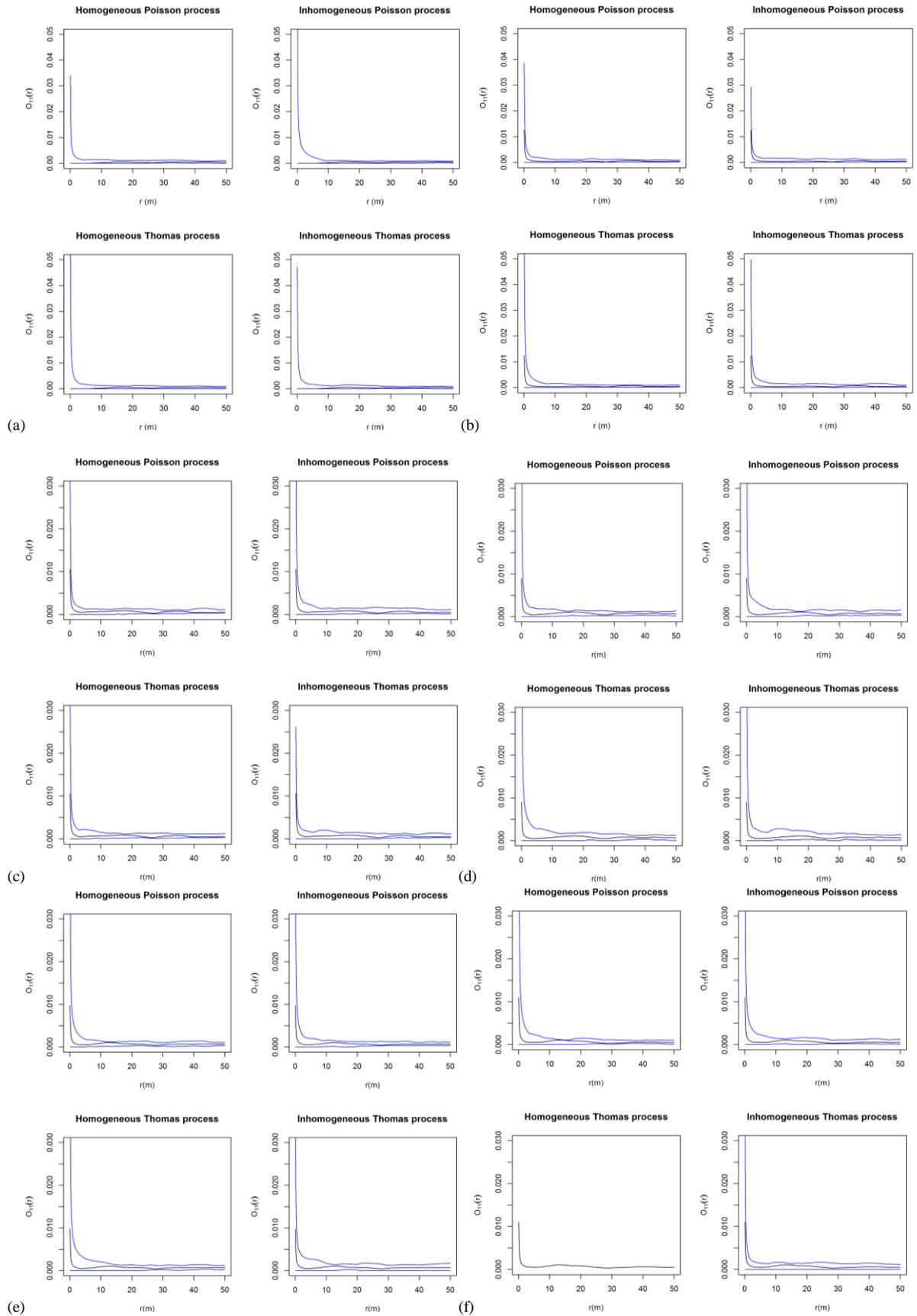
Annexe 20 : Structure spatiale de *Pancovia laurentii* selon les 4 modèles en parcelle témoin (Boukoko 1) pour les années 1982 (a), 1987 (b), 1991 (c), 1996 (d), 2006 (e) et 2011 (f).



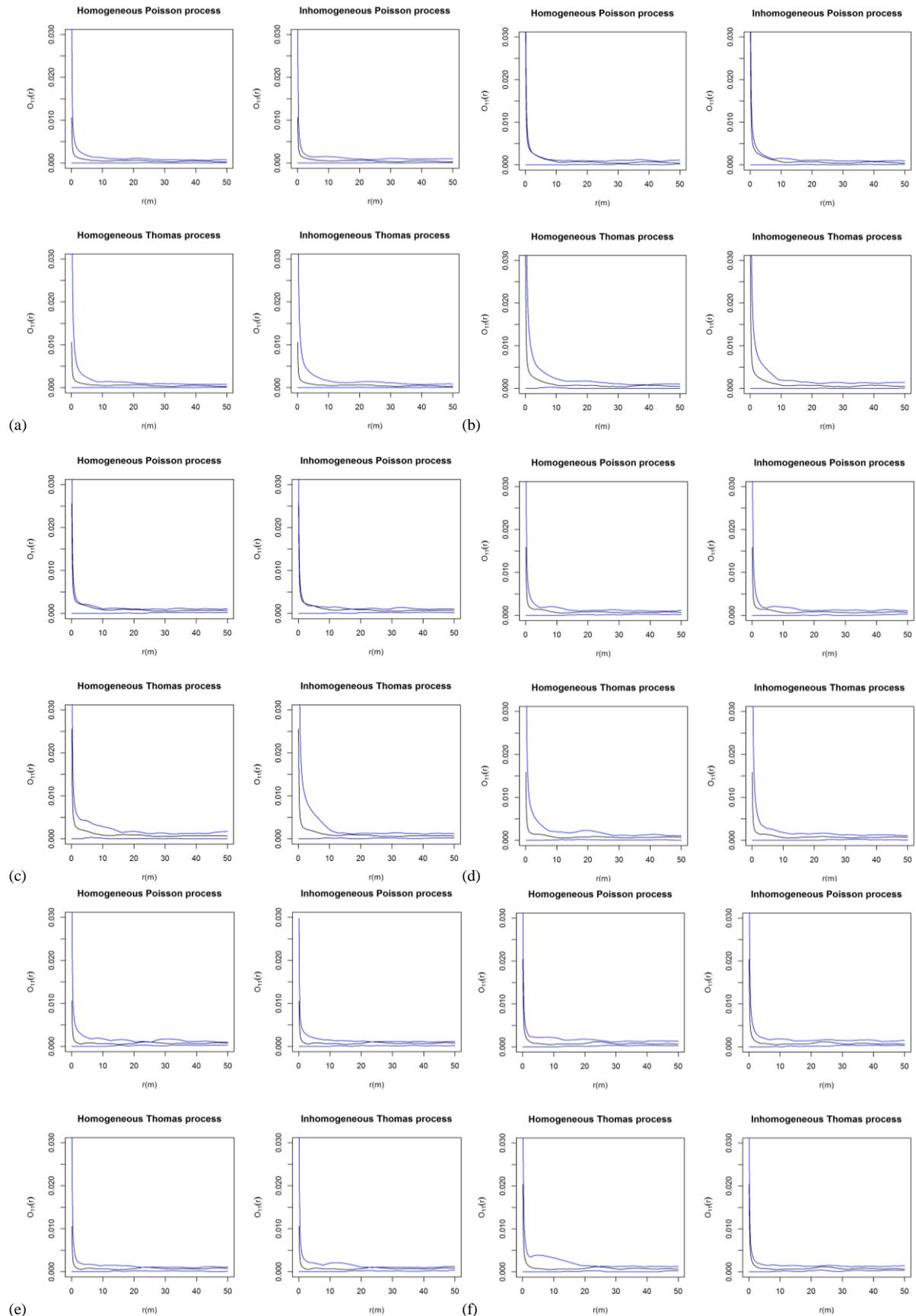
Annexe 21 : Structure spatiale de *Pancovia laurentii* selon les 4 modèles en parcelle exploitée (Boukoko 1) pour les années 1982 (a), 1987 (b), 1991 (c), 1996 (d), 2006 (e) et 2011 (f).



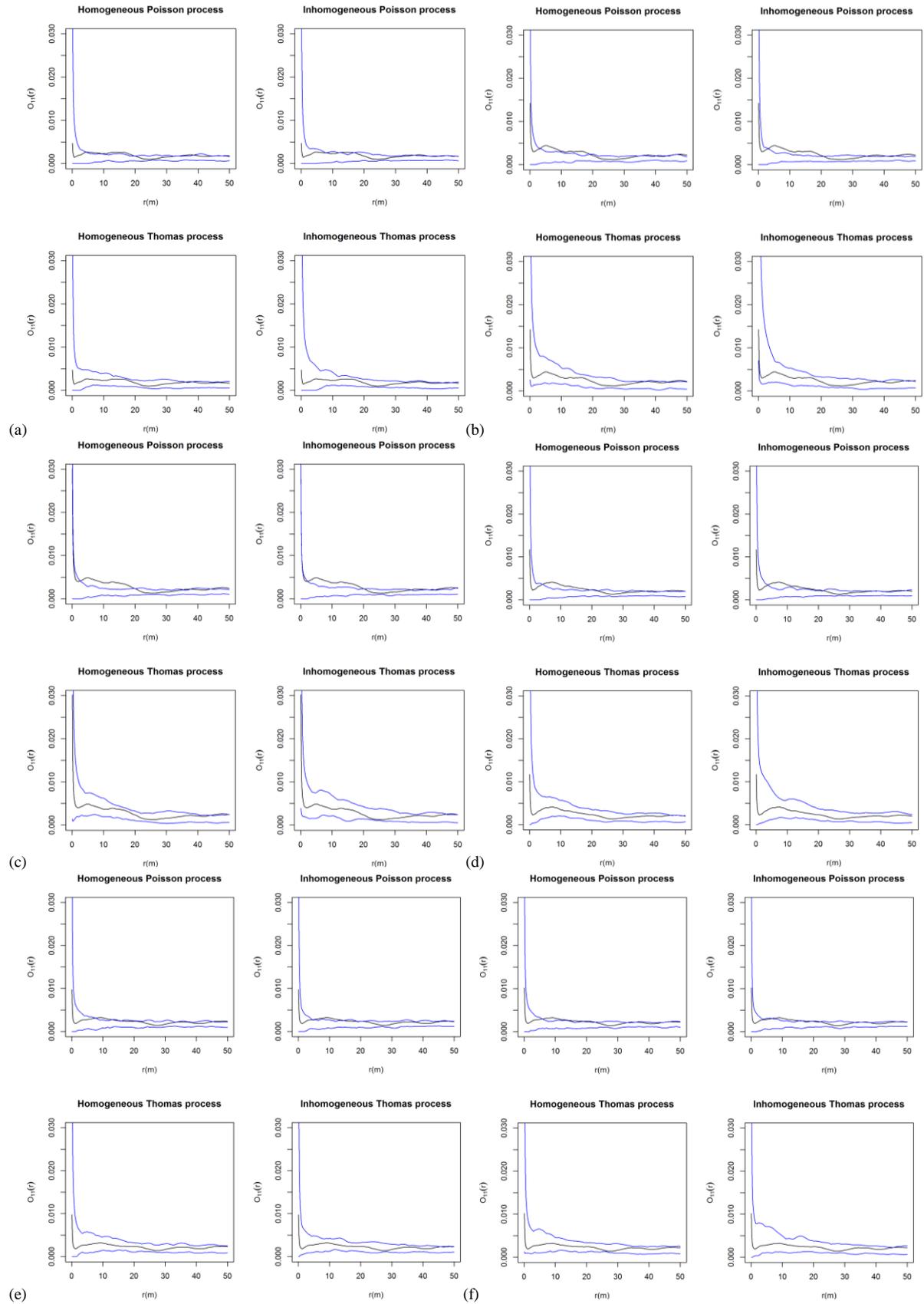
Annexe 22 : Structure spatiale de *Pancovia laurentii* selon les 4 modèles en parcelle exploitée+dévitalisée (Boukoko 1) pour les années 1982 (a), 1987 (b), 1991 (c), 1996 (d), 2006 (e) et 2011 (f).



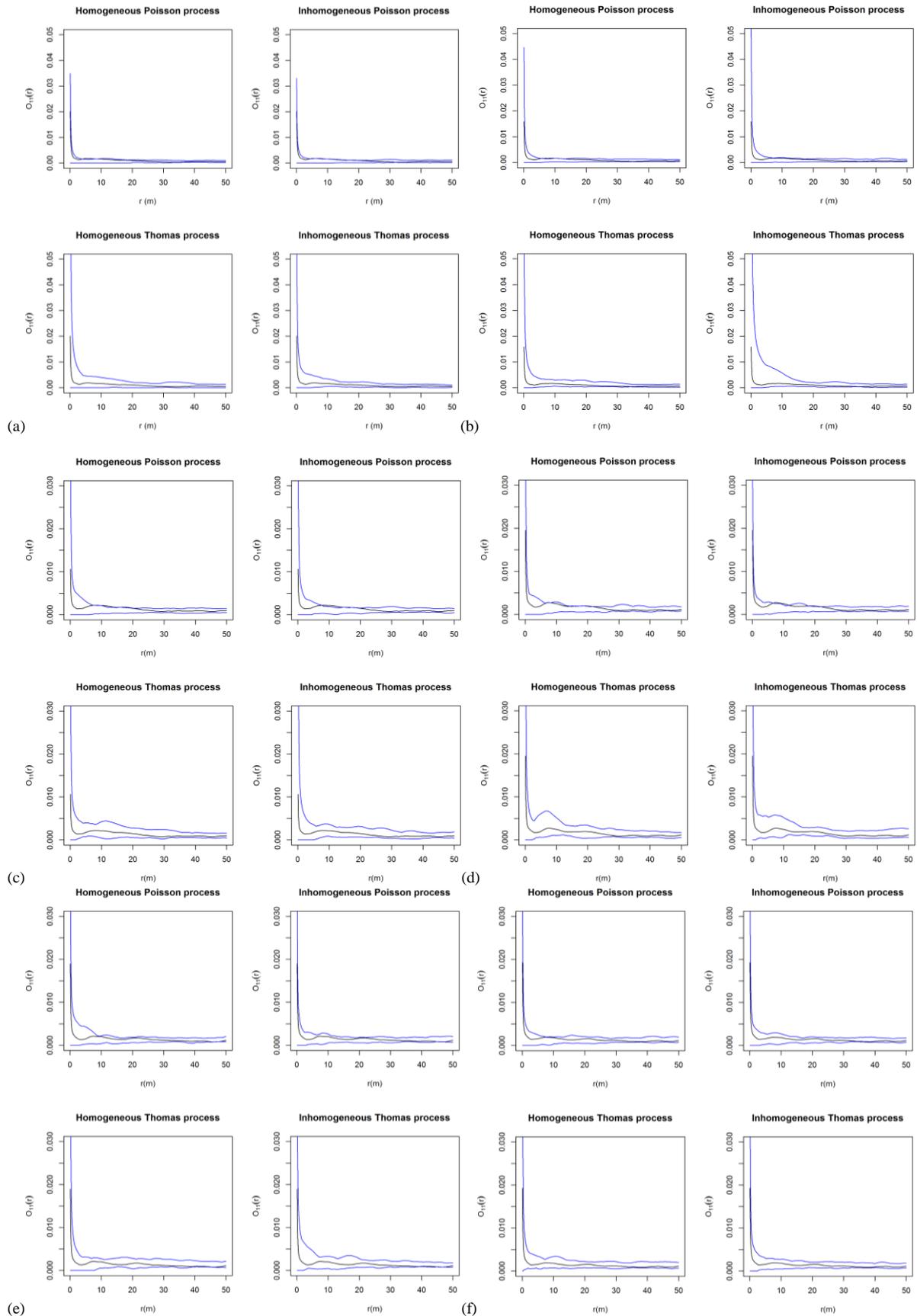
Annexe 23 : Structure spatiale de *Dasylepis seretti* selon les 4 modèles en parcelle témoin (Boukoko 1) pour les années 1982 (a), 1987 (b), 1991 (c), 1996 (d), 2006 (e) et 2011 (f).



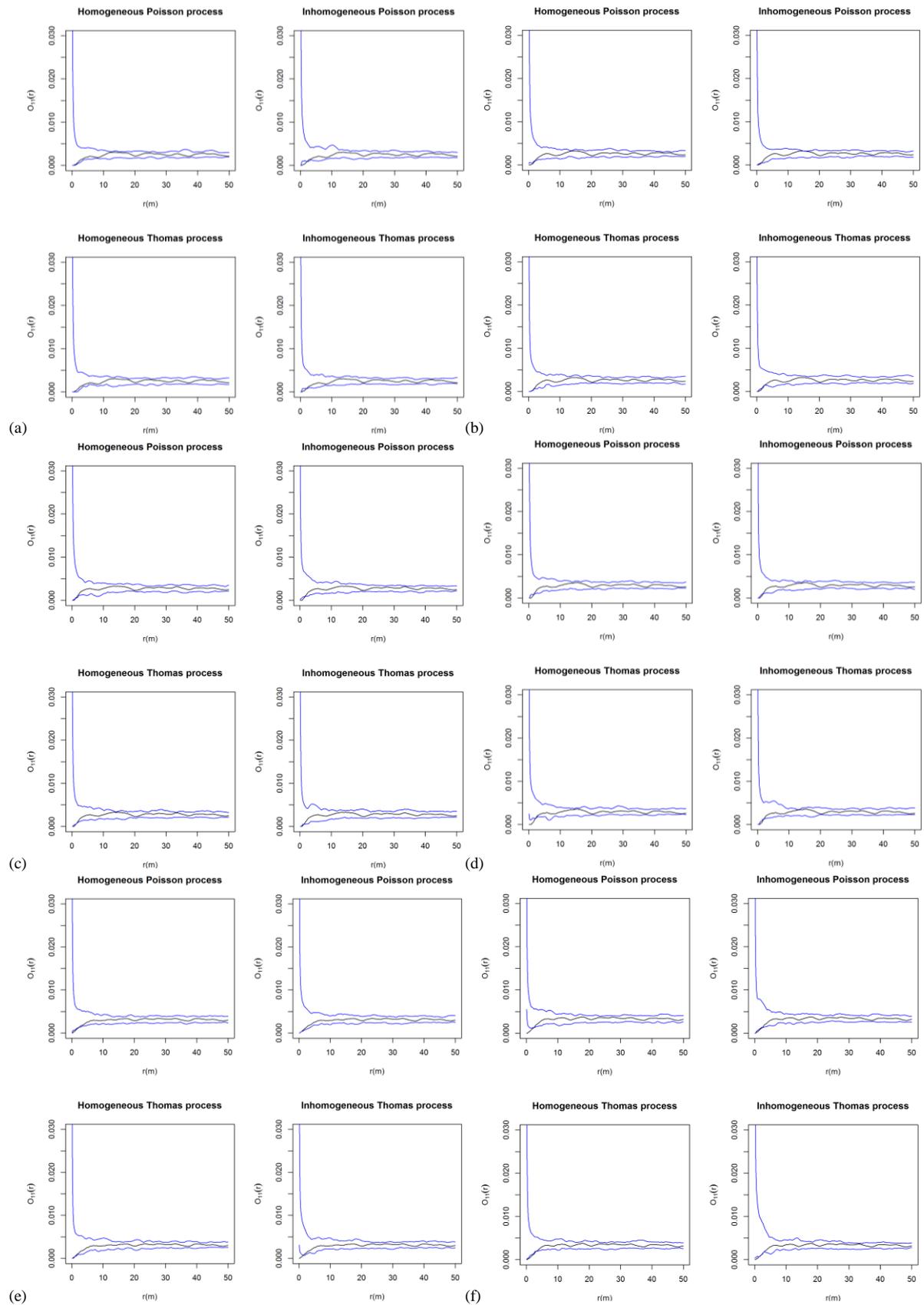
Annexe 24 : Structure spatiale de *Dasylepis seretti* selon les 4 modèles en parcelle exploitée (Boukoko 1) pour les années 1982 (a), 1987 (b), 1991 (c), 1996 (d), 2006 (e) et 2011 (f).



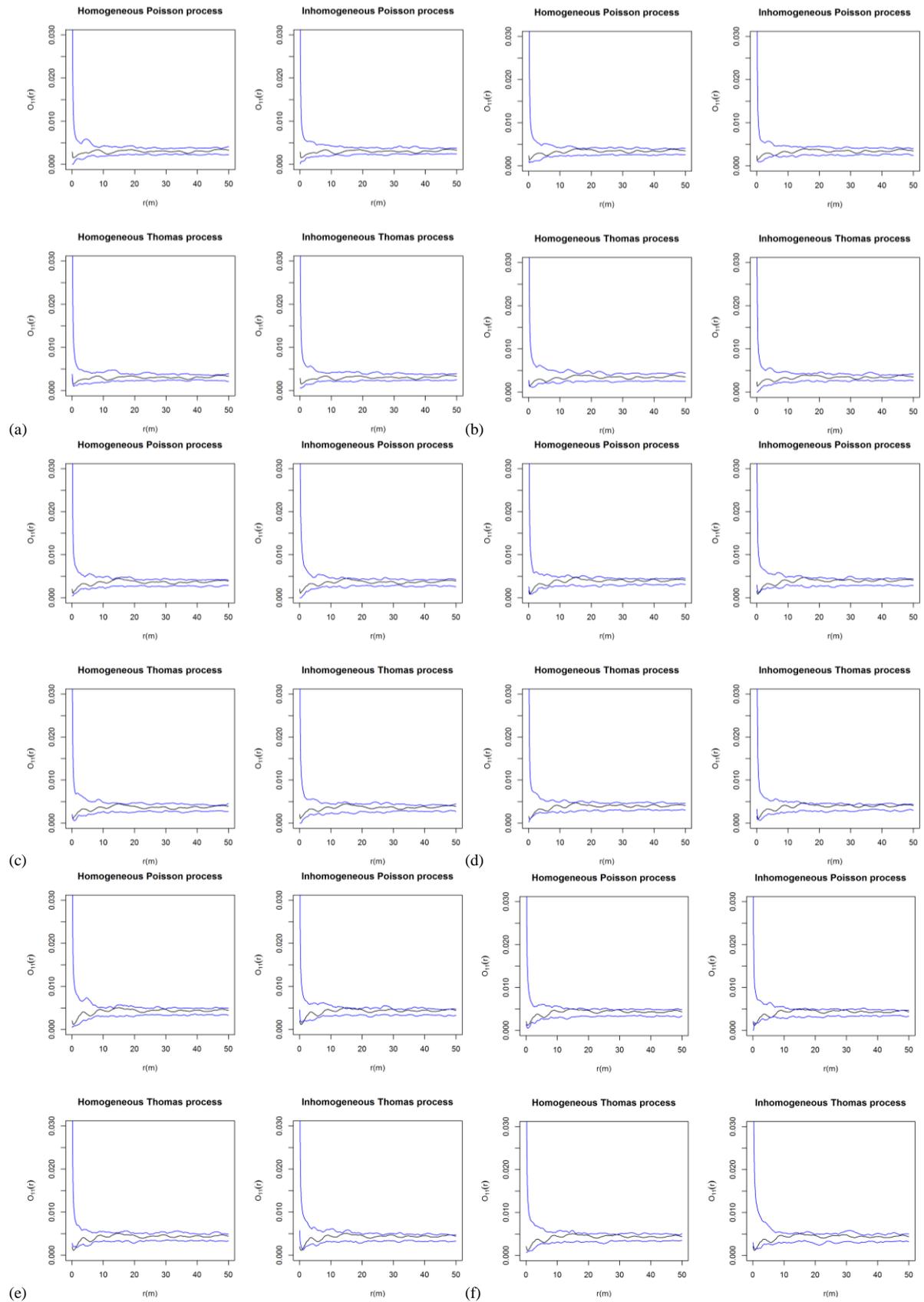
Annexe 25 : Structure spatiale de *Dasylepis seretti* selon les 4 modèles en parcelle exploitée+dévitalisée (Boukoko 1) pour les années 1982 (a), 1987 (b), 1991 (c), 1996 (d), 2006 (e) et 2011 (f).



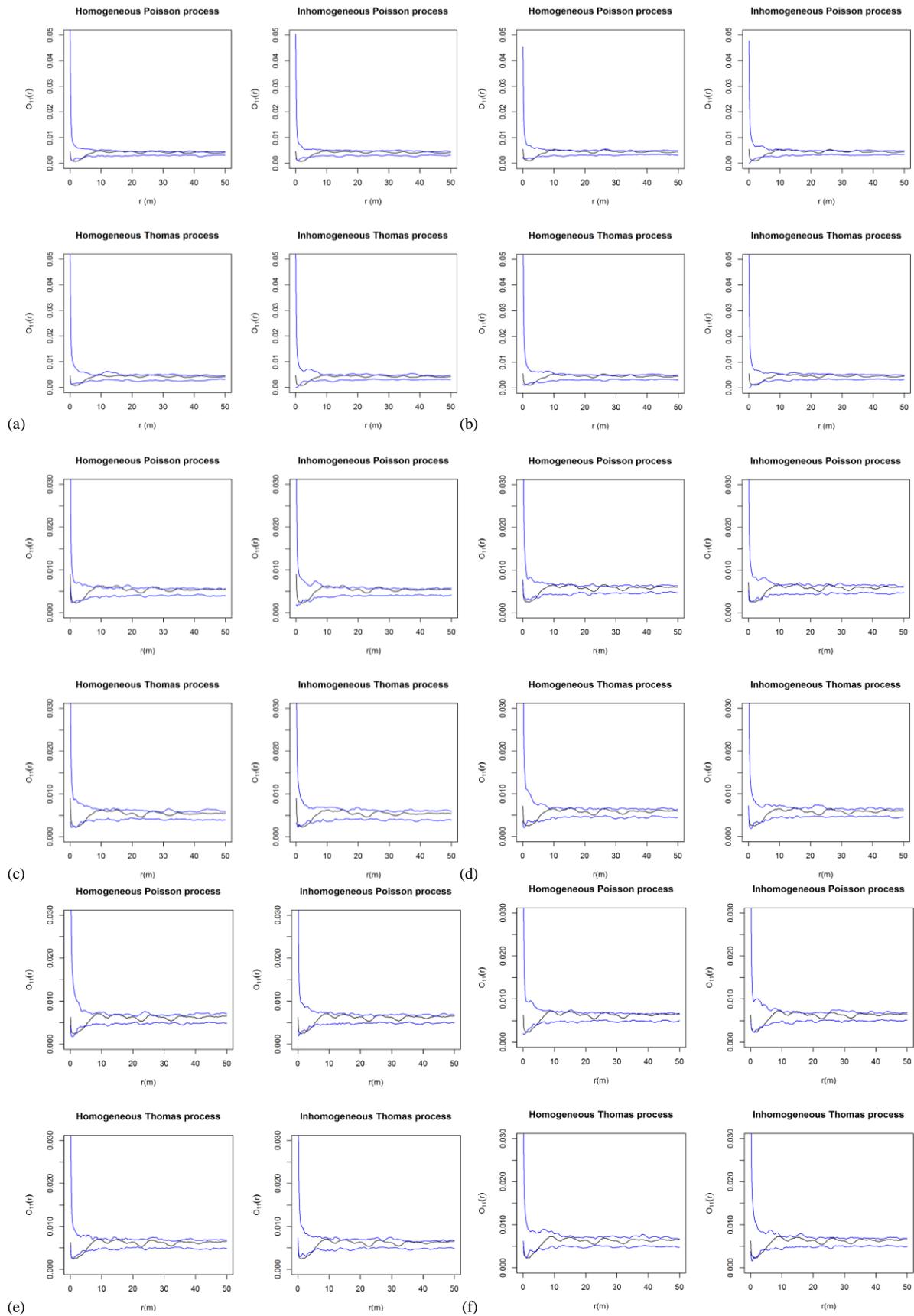
Annexe 26 : Structure spatiale de *S. kamerounensis* selon les 4 modèles en parcelle témoin (Boukoko 1) pour les années 1982 (a), 1987 (b), 1991 (c), 1996 (d), 2006 (e) et 2011 (f).



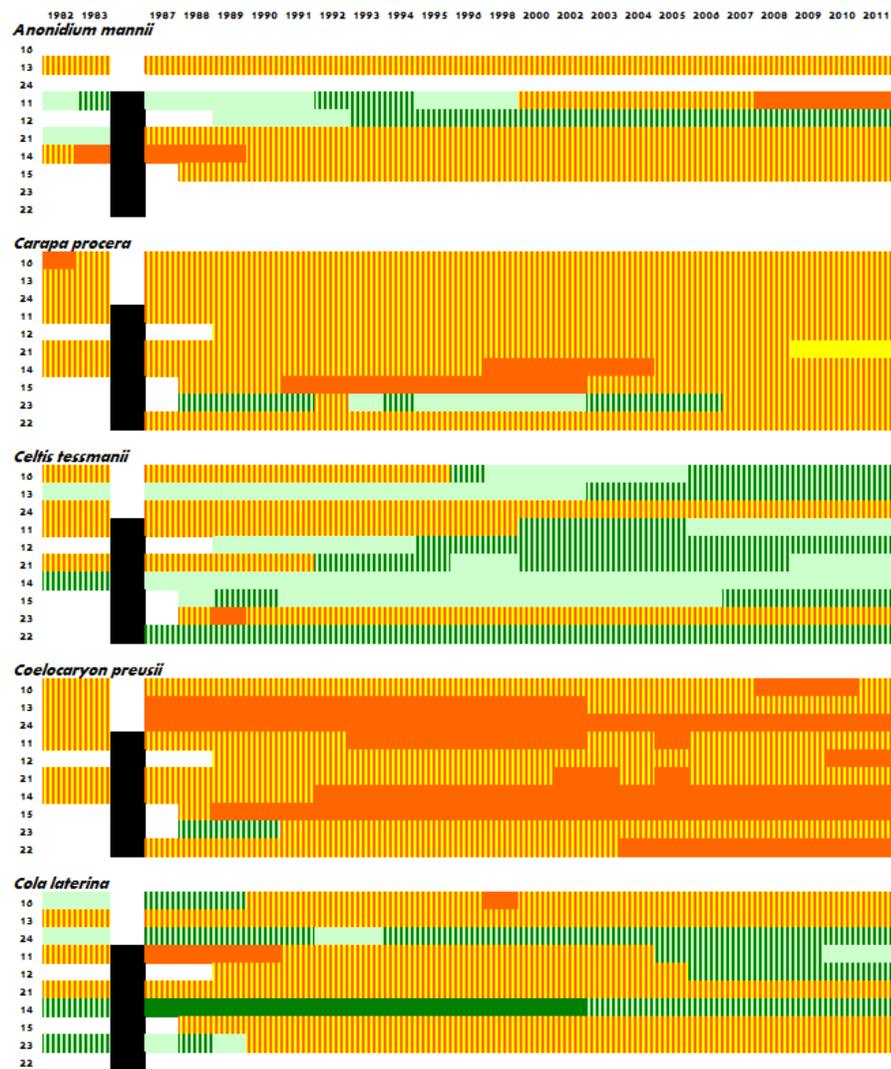
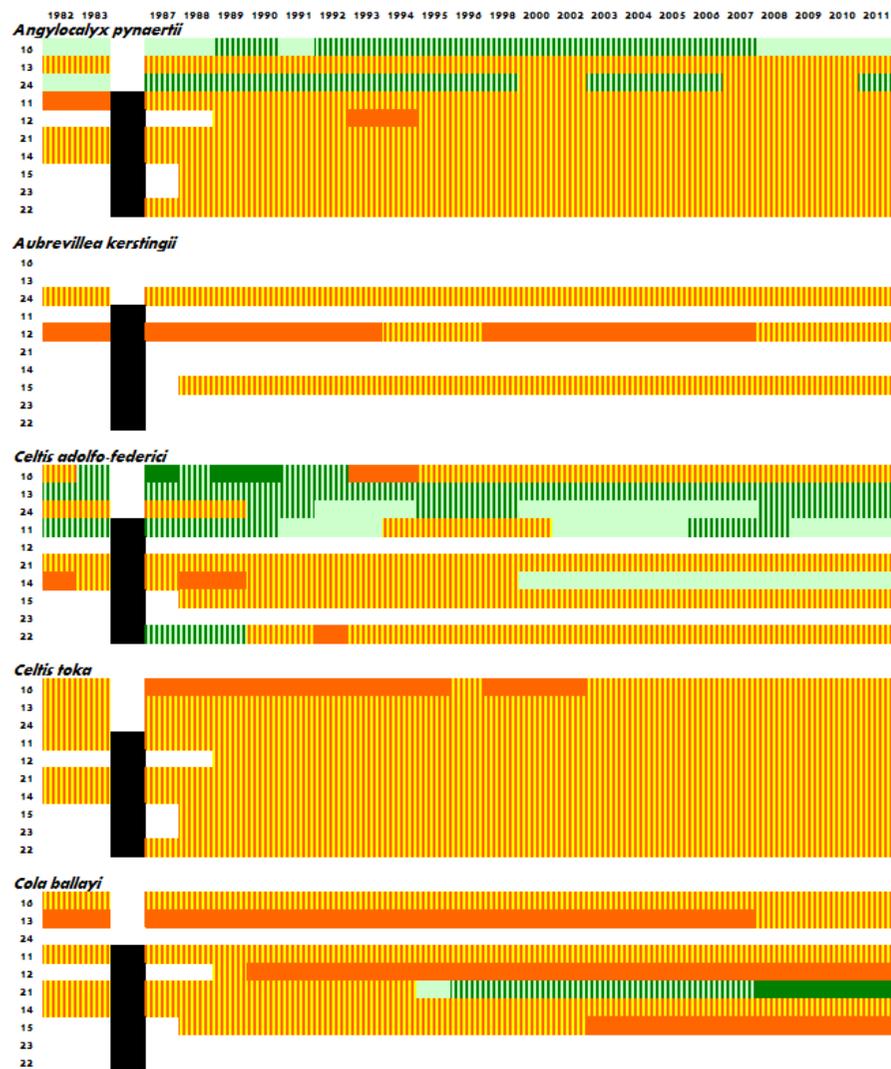
Annexe 27 : Structure spatiale de *S. kamerounensis* selon les 4 modèles en parcelle exploitée (Boukoko 1) pour les années 1982 (a), 1987 (b), 1991 (c), 1996 (d), 2006 (e) et 2011 (f).



Annexe 28 : Structure spatiale de *S. kamerounensis* selon les 4 modèles en parcelle exploitée+dévitalisée (Boukoko 1) pour les années 1982 (a), 1987 (b), 1991 (c), 1996 (d), 2006 (e) et 2011 (f).



Annexe 29 : Récapitulatif des meilleurs modèles en analyses spatiales univariées. En jaune (Poisson homogène), orange (Poisson hétérogène), vert clair (Thomas homogène), vert foncé (Thomas hétérogène).

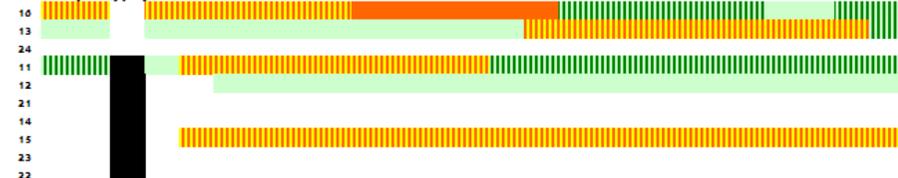


Annexe 29 : Récapitulatif des meilleurs modèles en analyses spatiales univariées. En jaune (Poisson homogène), orange (Poisson hétérogène), vert clair (Thomas homogène), vert foncé (Thomas hétérogène), (suite).

Corynanthe pachyceras



Dialium pachyphyllum



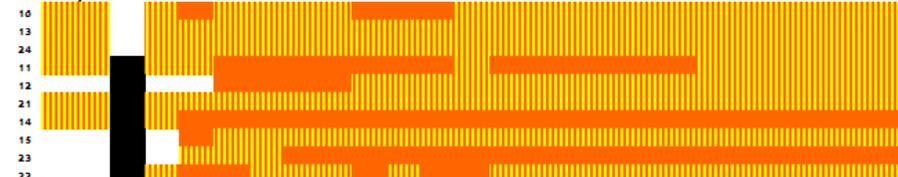
Diospyros iturensis



Entandrophragma cylindricum



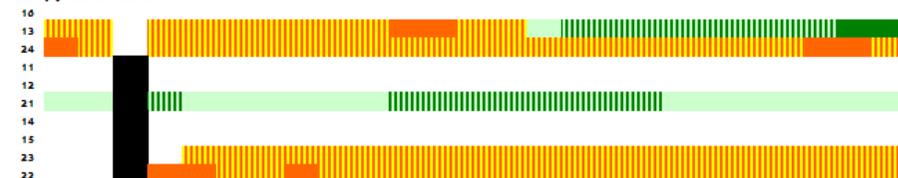
Garcinia punctata



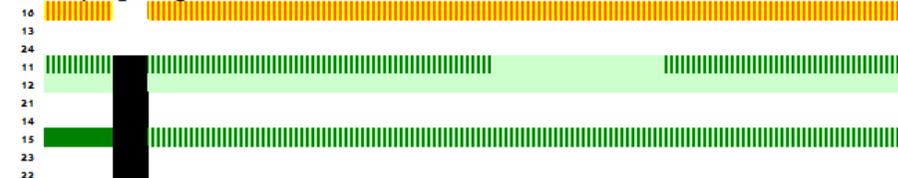
Dasylepis seretii



Diospyros canaliculata



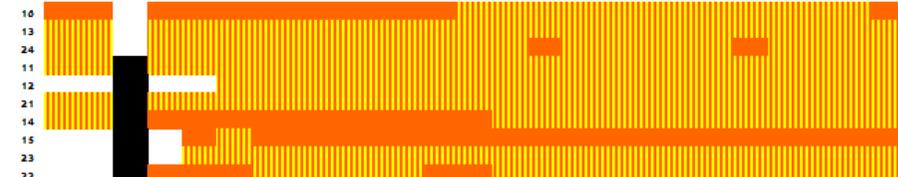
Entandrophragma angolense



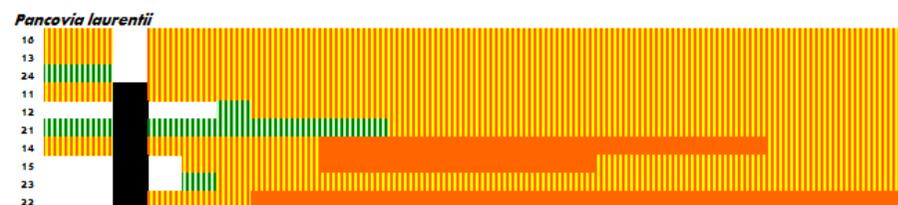
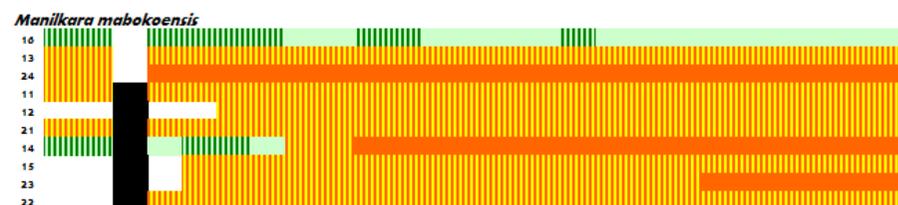
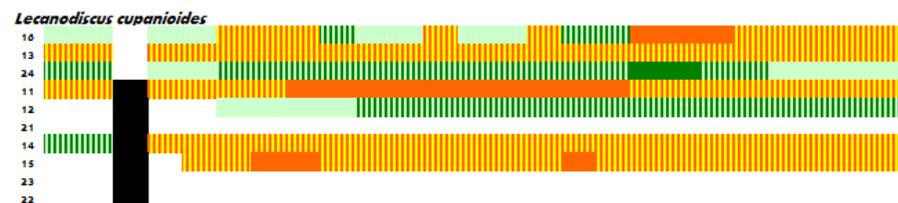
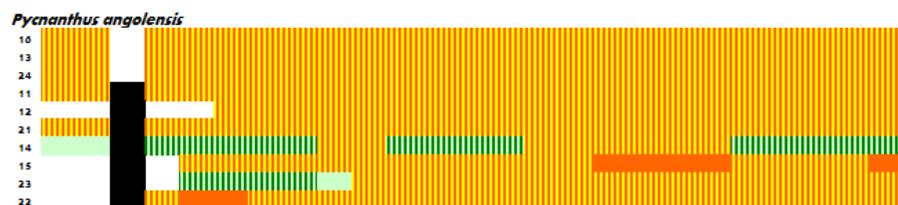
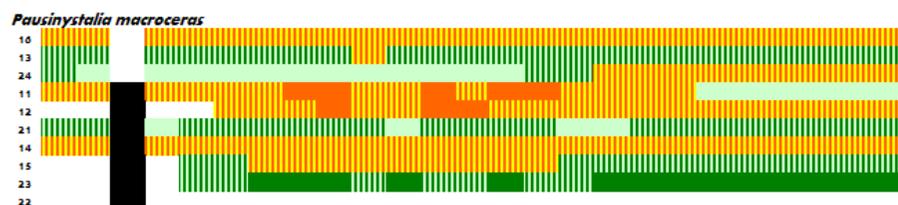
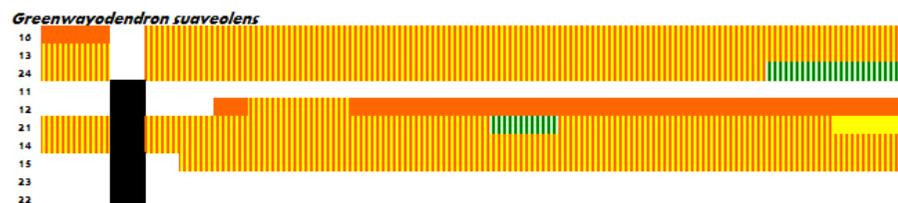
Eribroma oblongum



Garcinia smeathmanii



Annexe 29 : Récapitulatif des meilleurs modèles en analyses spatiales univariées. En jaune (Poisson homogène), orange (Poisson hétérogène), vert clair (Thomas homogène), vert foncé (Thomas hétérogène), (suite).



Annexe 29 : Récapitulatif des meilleurs modèles en analyses spatiales univariées. En jaune (Poisson homogène), orange (Poisson hétérogène), vert clair (Thomas homogène), vert foncé (Thomas hétérogène), (suite et fin).

