

COMMUNAUTE FRANCAISE DE BELGIQUE
ACADEMIE UNIVERSITAIRE WALLONIE-EUROPE
UNIVERSITE DE LIEGE - GEMBLOUX AGRO-BIO TECH

**LES FORETS A MARANTACEAE AU SEIN DE LA
MOSAÏQUE FORESTIERE DU NORD DE LA REPUBLIQUE
DU CONGO : ORIGINES ET MODALITES DE GESTION**

Jean-François GILLET

Dissertation originale présentée en vue de l'obtention du grade de docteur en sciences agronomiques et
ingénierie biologique

Promoteur : Pr. Jean-Louis DOUCET

Année 2013

COMMUNAUTE FRANCAISE DE BELGIQUE
ACADEMIE UNIVERSITAIRE WALLONIE-EUROPE
UNIVERSITE DE LIEGE - GEMBLOUX AGRO-BIO TECH

**LES FORETS A MARANTACEAE AU SEIN DE LA
MOSAÏQUE FORESTIERE DU NORD DE LA REPUBLIQUE
DU CONGO : ORIGINES ET MODALITES DE GESTION**

Jean-François GILLET

Dissertation originale présentée en vue de l'obtention du grade de docteur en sciences agronomiques et
ingénierie biologique

Promoteur : Pr. Jean-Louis DOUCET

Année 2013

GILLET Jean-François (2013). *Les forêts à Marantaceae au sein de la mosaïque forestière du Nord de la République du Congo : origines et modalités de gestion* (Thèse de doctorat), Université de Liège - Gembloux Agro-Bio Tech, 194 p, 30 tabl., 50 fig.

Résumé

Les forêts à Marantaceae se singularisent par une physionomie originale caractérisée par la présence d'une strate continue d'herbacées géantes, associée à une composante arborée disséminée et se régénérant avec difficulté. Cette végétation, organisée en mosaïque hétérogène au sein du massif de forêts denses humides semi-décidues, recouvre des surfaces considérables au nord de la République du Congo. L'objectif de cette thèse est de définir et de décrire les formations végétales de cette mosaïque forestière afin d'identifier les principaux facteurs les ayant façonné et de préconiser une sylviculture adaptée. A cette fin, l'étude s'est déroulée dans les concessions de la CIB-OLAM (Départements de la Sangha et la Likouala).

A partir d'une analyse multivariée d'ordination du peuplement ligneux en lien avec le régime hydrique, deux types de forêts monodominantes à *Gilbertiodendron dewevrei* et trois formations végétales sur sols hydromorphes ont été décrites. Par ailleurs, une classification multi-strates des forêts mixtes de terre ferme a individualisé cinq formations végétales qui sont définies et caractérisées. Il s'agit : (1.1) des formations arborées à Marantaceae et *Aframomum cf. subsericeum*, (1.2) des forêts clairsemées à *Megaphrynium macrostachyum* et (1.3) à *Haumania liebrechtsiana*, (1.4) des forêts denses à Marantaceae et (2) des forêts denses humides semi-décidues (3 variantes : (2.1) à *Sarcophrynium schweinfurthianum*, (2.2) à *Haumania danckelmaniana* et (2.3) à *Triplochiton scleroxylon*). Elles se distinguent par leur richesse spécifique, leur cortège floristique et/ou leurs paramètres structuraux.

Sur base d'une étude archéo-pédologique accompagnée de datations ^{14}C , il est démontré que ce sont les formations à Marantaceae qui ont subi les perturbations passées les plus intenses. Celles-ci, majoritairement d'origine anthropique, ont trouvé leur apogée vers 1.550 ans BP. Elles seraient liées à une phase d'expansion du palmier à huile *Elaeis guineensis* et à son exploitation par l'homme. La dégradation concomitante du couvert arboré, alliée à des sols pauvres et humides, aurait facilité la prolifération des herbacées géantes, inhibant progressivement la régénération des arbres. Par contre, les forêts denses dont les espèces dominantes sont des arbres héliophiles et anémochores (FDHS à *T. scleroxylon*) seraient d'origine plus récente. Elles dateraient d'environ 7 à 2 siècles et seraient liées à l'agriculture itinérante sur brûlis, sur sols plus riches et mieux drainés.

L'exploitation forestière dans les formations à canopée ouverte à Marantaceae se traduit par une reprise de la dynamique forestière sur les pistes de débardage. Celle-ci s'explique par la cassure du tapis herbacé suite au passage des engins d'exploitation. Sur ces pistes, une régénération assistée par sélection et dégagement de brins de semis et plantation complémentaire s'avère être une technique efficace de régénération des espèces ligneuses. Les résultats sont particulièrement encourageants pour les essences suivantes : *Canarium schweinfurthii*, *Terminalia superba*, *Ricinodendron heudelotii*, et *Nauclea diderrichii*, dont les croissances moyennes en hauteur sont respectivement de 154, 130, 125 et 124 cm, un an après l'action sylvicole. Etant donné la dynamique évolutive de ces formations à canopée ouverte à Marantaceae, le reboisement systématique en espèces commerciales sur les pistes de débardage semble être la technique sylvicole la plus adaptée en vue de garantir une exploitation durable.

Mots clés : Intervalle de la Rivière Sangha, Cuvette Centrale congolaise, poteries, pédologie, charbons de bois, impact anthropique, palmier à huile *Elaeis guineensis*, datations ^{14}C , forêts tropicales humides.

GILLET Jean-François (2013). *The Marantaceae forests within the rainforest patchwork of the Northern Republic of Congo: origins and management.* (Thèse de doctorat), University of Liege - Gembloux Agro-Bio Tech, 194 p, 30 tabl., 50 fig.

Summary

The Marantaceae forests are conspicuous by an unusual physiognomy with a giant herbaceous continuous stratum in association with a scattered tree component regenerating with difficulty. This vegetation, arranged as a heterogeneous patchwork within the lowland semi-deciduous forests, is widely extended in the Northern Republic of Congo. The thesis aims to define and describe the vegetation types of this forest patchwork in order to identify the key factors that have shaped it and to recommend an appropriate forestry. To achieve this, the study was conducted in the CIB-OLAM logging concession (Sangha and Likwala departments).

Two types of monodominant *G. dewevrei* forests and three hydromorphic vegetation types have been described through ordination multivariate analysis of the woody stand in relation with the hydrological conditions. In addition, a multi-strata classification of mixed terra firma forests has individualized five vegetation types that are defined and characterized. These are: (1.1) open vegetation types with Marantaceae and *Aframomum cf. subsericeum*, (1.2) sparse Marantaceae forests with *Megaphrynium macrostachyum* and (1.3) with *Haumania liebrechtsiana*, (1.4) dense forests with Marantaceae and (2) moist semi-deciduous dense forests (3 forms: (2.1) with *Sarcophrynium schweinfurthianum*, (2.2) with *Haumania danckelmaniana* and (2.3) with *Triplochiton scleroxylon*). They are characterized by their specific richness, floristic composition and/or structural parameters.

Thanks to an archaeo-pedological study coupled with ¹⁴C dating, we established that the Marantaceae forests suffered the strongest past disturbances. The perturbations were mostly caused by humans and predominated around 1,550 yrs BP. They would be related to an expansion phase of the oil palm *Elaeis guineensis* and its exploitation by humans. The simultaneous degradation of the forest cover, combined with poor and wet soils, has facilitated the expanding of giant herbs, gradually inhibiting the tree regeneration. The dense forests on the contrary, whose the dominant species are light-demanding and wind-dispersed trees (eg. *T. scleroxylon*) would have a more recent origin. Indeed, they date back about 7 to 2 centuries and are related to shifting cultivation on richer and well-drained soils.

The logging within the open canopy Marantaceae vegetation types results in a recovery of the forest dynamic on skid trails. Thanks to the destruction of the herbaceous understorey by logging equipment. On these trails, an assisted regeneration by selection and freeing of seedlings and an additional planting turns out to be an effective technique for woody species regeneration. The results are especially encouraging for the following species: *Canarium schweinfurthii*, *Terminalia superba*, *Ricinodendron heudelotii* and *Nauclea diderrichii* whose average height growth is respectively 154, 130, 125 and 124 cm, one year after the silvicultural treatment. Given the evolutionary dynamics of these open canopy Marantaceae vegetation types, systematic reforestation with timber species on skid trails seems to be the most appropriate silvicultural technique to ensure sustainable exploitation.

Key words: Sangha River Interval, Congo Basin, ceramic, pedology, charcoal, human impact, oil palm *Elaeis guineensis*, radiocarbon dating, tropical rainforests

Copyright. Aux termes de la loi belge du 30 juin 1994, sur le droit d'auteur et les droits voisins, seul l'auteur a le droit de reproduire partiellement ou complètement cet ouvrage de quelque façon et forme que ce soit ou d'en autoriser la reproduction partielle ou complète de quelque manière et sous quelque forme que ce soit. Toute photocopie ou reproduction sous autre forme est donc faite en violation de la dite loi et des modifications ultérieures.

REMERCIEMENTS

Le présent travail, fruit de nombreuses années de formation et de travail, a bénéficié des conseils, des analyses critiques et des encouragements de nombreuses personnes. Qu'elles trouvent ici le témoignage de ma profonde gratitude.

Je tiens à exprimer ma reconnaissance au professeur Jean-Louis Doucet pour la confiance qu'il m'a accordée durant toutes ces années. Merci de m'avoir fait découvrir la botanique forestière et ces si belles forêts gabonaises ! Merci aussi pour le travail ingrat des relectures de manuscrits encore trop imparfaits, aussi amélioré par Dr Adeline Fayolle, Dr Sylvie Gourlet-Fleury (Cirad), Dr Kasso Daïnou et Pr Philippe Lejeune. Merci aussi pour les commentaires avisés des professeurs Olivier Hardy (ULB), Laurent Bock et Grégory Mahy.

Je remercie le professeur Willy Delvingt qui a initié le projet au Congo, ainsi que la société forestière CIB pour son accueil à travers sa direction JM. Mevellec, C. Schwarz et R. Hunink. Merci aussi au personnel de la Cellule d'Aménagement pour leur aide précieuse : D Paget, O. Desmet, A. Tira, JM. Pierre, P. Auzel, JM. Ngongo, R. Mobandzo, LP. Embon, Mercier, Luc, Rodrigue, Urma, Rostand et M. Meoli ; à l'exploitation : D. Dechenaud, P. Michel, A. Babeza et Martin ainsi qu'aux regrettés C. Guyonvarho et Y. Noisette ; pour la logistique à Pokola, D. Shallwig et à Brazzaville, F. Miemba, Évariste et Willy, qu'ils en soient remerciés.

Merci aux hommes de terrain qui m'ont aidé à mieux comprendre la forêt congolaise, dont les botanistes G. Kossa Kossa et P. Ndzondo, ainsi que B. Ngalouo pour la collecte et l'encodage des données, M. Ndambilo, L. Mouyamah, Ati Ngouabe, F. Zoung, H. Ndeti, J. Babali, Bokoye Mbongo, J. Ibuku, ..., et aux regrettés E. Bokalé, J. Beloua et RG. Bomata-Mbia, sans vous « l'enfer vert » des Marantaceae me serait encore inconnu. Merci aussi aux partenaires du projet CIB/FFEM : R. Matondo et P. Taty du SNR, G. Nkeoua, A. Mountanda et L. Samba du MEFE, B. Demarquez du bureau d'études Terea, A. Ombi, Claver et Arnaud de la pépinière UPARA de Pokola.

Je tiens aussi à remercier E. Robbrecht et P. Bamps du jardin botanique de Meise (Bruxelles), DJ. Harris de l'université d'Edinburgh, O. Lachenaud de l'ULB et JM. Moutsambote du CERVE à Brazzaville pour leurs identifications botaniques ; H. Beeckman et W. Hubau pour la contribution anthracologique, ainsi qu'E. Cornelissen et A. Livingstone-Smith pour le volet archéologique (MRAC-Bruxelles) ; M. Van Strydonck et M. Boudin pour les datations (KIK-IRPA-Bruxelles) ; P. Coutisse du Département Sols-Produits (la Hulpe) pour les analyses de sol ; Y. Brostaux et à J. Piqueray (ABT-Gx) pour leur précieuse aide en statistique, et aux étudiants AP. Lola-Missamba (Marien Ngouabi) et D. Gruslin (ABT-Gx) pour leur contribution respective.

Je remercie vivement mes collègues du laboratoire FORTROP et de Nature + D. Kreserve, P. Van Schel, L. Mathot, M. Federspiel, JY. Devleeschouwer, G. Martin, S. Louis, C. Vermeulen, N. Bourland, L. Kouadio, les autres doctorants, et toutes les personnes de l'Unité GRFMN. Merci aux amis et à Emilie pour les bons moments passés ensemble, aussi bien au Congo qu'en Belgique. Merci à ma famille, mes parents et mon frère pour leur soutien et leurs encouragements.

GLOSSAIRE DES ABREVIATIONS

AAC : Assiette Annuelle de Coupe

BP : Before Present (à partir de 1950 par convention)

Ca. : Circa (latin) ; aux alentours de, employé avant une date approximative

Cal. : Calibré, employé après une date calibrée

CIB : Congolaise Industrielle des Bois

CM : Clairière Marécageuse

Dhp : Diamètre à Hauteur de Poitrine ; à 1m30 du sol ou au-dessus des déformations du tronc

ET : Ecart-type

Eyanga à *L. alata* : forêt périodiquement inondée à *Lophira alata* et *Marantochloa purpurea* en bordure de clairière marécageuse de type Eyanga

FAM : Formation Arborée à Marantaceae et *Aframomum cf. subsericeum*

FCM : Forêt Clairsemée à Marantaceae (à *M. macrostachyum* ou *H. liebrechtsiana*)

FD : Forêt dense (comprend les FDM et FDHS)

FDHS : Forêt Dense Humide Semi-décidue (à *Celtis* spp.)

FDM : Forêt Dense à Marantaceae

FEA : Front Equatorial Africain

FHydro. : Formations sur sols hydromorphes (FM, FLPI & éyanga à *L. alata*)

FIT : Front Inter-Tropical

FLPI : Forêt à *G. dewevrei* (Limballi) Périodiquement Inondée

FLTF : Forêt à *G. dewevrei* (Limballi) de Terre Ferme

FM : Forêt Marécageuse des petits cours d'eau

FOM : Formations à canopée Ouverte à Marantaceae (comprend FAM & FCM)

MA : Millions d'Années

MRAC : Musée Royal d'Afrique Centrale

MSA : Middle Stone Age ou période du mésolithique

RC : République du Congo (Brazzaville)

RCA : République Centrafricaine

RDC : République Démocratique du Congo (Kinshasa)

UFA : Unité Forestière d'Aménagement

UFE : Unité Forestière d'Exploitation

ZCIT : Zone de Convergence Inter-Tropicale

AVANT-PROPOS

Cette thèse, réalisée en l'absence de bourse de recherche, a bénéficié du soutien financier de différents projets coordonnés par l'asbl Nature +. Le sujet a été pour la première fois abordé fin 2003 dans le cadre d'un projet de six mois financé par l'Office Allemand de la coopération technique GTZ (Projet PPP 98.4203.0 Foresterie Durable Dans Les Forêts Du Nord Congo) avec le soutien logistique de la société forestière Congolaise Industrielle des Bois (CIB). Quatre mois de terrain ont été consacrés à des inventaires floristiques complets dans les formations à Marantaceae et à l'étude de l'écologie d'un grand arbre commercial, l'ayous.

La possibilité d'entreprendre une thèse s'est ensuite concrétisée début 2005 dans le cadre d'un projet de trois ans financé par le Fonds Français pour l'Environnement Mondial (Convention de Financement CCG 1071.01 A). L'objectif du projet CIB-FFEM était le maintien sur le long terme des capacités de production et de la biodiversité. Dans ce cadre, la composante « dynamique forestière » du projet a développé des activités appliquées en relation avec les attentes de la Cellule d'Aménagement liées au processus de certification FSC. Près de deux ans de terrain ont été cumulés en cinq missions et comprenaient notamment des essais et le suivi d'enrichissements en forêts à Marantaceae exploitées. En outre, l'étude des origines de la végétation a été abordée selon des approches pédologiques, anthracologiques et archéologiques. A la fin de ce projet en mars 2008, le doctorant a travaillé pendant un an à l'amélioration de l'outil "prospection et layonnage" de la société forestière. Les deux missions de trois mois ont rendu possible le suivi à plus long terme des dispositifs permanents installés et l'exploration de nouveaux sites. Un étudiant de Gembloux Agro-Bio Tech (ULg) D. Gruslin, a finalement été formé sur le terrain en mars 2009 dans le cadre de son mémoire consacré aux origines des végétations de la zone d'étude. Durant toute l'année 2010, le doctorant a été financé par le National Environment Research Council (NERC) via l'Université d'Aberdeen grâce au projet CoForChange subventionné par l'ERA-Net Biodiversa. Il a relevé sur le terrain les données et échantillons floristiques, pédologiques, anthracologiques et archéologiques durant deux missions de trois mois au Nord Congo et au sud-est Cameroun. L'ensemble de ces données dépassent le cadre de la thèse, mais leur valorisation s'apparente au sujet traité.

Le texte présenté est une dissertation originale rédigée en français. Ce choix émanait notamment de la diversité des disciplines abordées. Deux articles scientifiques complémentaires ont été publiés dans des revues de rang international. Il s'agit de :

Gillet JF. & Doucet JL. 2012. A commented checklist of woody plants in the Northern Republic of Congo. *Plant Ecology and Evolution* **145**(2), 258-271 <http://www.ingentaconnect.com/content/botbel/plecevo/pre-prints/ft000648> + electronic appendix.

Gillet JF. & Doucet JL. 2013. The abundance of charcoal fragments emphasizes the assumption of huge palaeofires in the mixed moist semi-evergreen rainforest of the Northern Republic of Congo. In F. Damblon (ed.), Proceedings of the Fourth International Meeting of Anthracology, *Archaeopress Bar International Series* **2486**, 113-120 <http://hdl.handle.net/2268/148607>

TABLE DES MATIÈRES

RESUME	3
SUMMARY	4
REMERCIEMENTS	6
GLOSSAIRE DES ABBREVIATIONS	8
AVANT-PROPOS	9
TABLE DES MATIÈRES	10
1. INTRODUCTION	13
1.1 UNE DIVERSITE AU DETERMINISME ET A L'HISTOIRE COMPLEXES	13
1.2 IMPACT NEGLIGE DES PERTURBATIONS HUMAINES : EXEMPLE DES FORETS A MARANTACEAE	14
1.3 DYNAMIQUE DES POPULATIONS DE MARANTACEAE ET RISQUES POUR LA PRODUCTION FORESTIERE	17
1.4 OBJECTIFS DE LA RECHERCHE DOCTORALE	17
2. CADRE DE L'ETUDE : LE CONGO SEPTENTRIONAL	19
2.1 RESUME	19
2.2 LOCALISATION	19
2.3 MILIEU PHYSIQUE	19
2.3.1 CLIMAT	19
2.3.2 RESEAU HYDROGRAPHIQUE ET TOPOGRAPHIE	23
2.3.3 GEOLOGIE	26
2.4 VEGETATION	27
2.4.1 OMNIPRESENCE DES HERBACEES GEANTES	27
2.4.2 DESCRIPTION BOTANIQUE ET MODES DE PROPAGATION DES MARANTACEAE	29
2.5 CADRE HUMAIN	31
2.5.1 MOUVEMENTS MIGRATOIRES RECENTS DES ESSARTEURS	32
2.5.2 CHASSEURS-CUEILLEURS	34
2.5.3 ACTIVITES DE SUBSISTANCE AFFECTANT LE MILIEU FORESTIER	35
2.5.4 SECTEUR FORESTIER	38
2.6 SITE D'ÉTUDE	40
3. TYPOLOGIE ET CARACTERISATION DE LA VEGETATION ACTUELLE	43
3.1 RESUME	43
3.2 INTRODUCTION	43
3.3 MATERIELS ET METHODES	45

3.3.1	DISPOSITIFS D'ETUDE	45
3.3.2	IDENTIFICATION BOTANIQUE	48
3.3.3	ANALYSE DES DONNEES	49
3.4	RESULTATS	52
3.4.1	ORDINATION DU PEUPEMENT LIGNEUX POUR L'ENSEMBLE DE LA VEGETATION	52
3.4.2	FORMATIONS SUR SOLS HYDROMORPHES A L'EXCLUSION DE CELLES MONODOMINANTES A <i>G. DEWEVREI</i>	54
3.4.3	FORETS MONODOMINANTES A <i>G. DEWEVREI</i>	58
3.4.4	CLASSIFICATION MULTI-STRATES DES FORETS MIXTES DE TERRE FERME	60
3.4.5	ECOLOGIE DE LA VEGETATION DES FORETS MIXTES DE TERRE FERME	64
3.4.6	CARTOGRAPHIE DE LA VEGETATION DE LA ZONE D'ETUDE	72
3.4.7	SYNTHESE DE LA TYPOLOGIE PROPOSEE	74
3.5	DISCUSSION	76
3.5.1	RAPPROCHEMENTS ET INTERETS D'UNE TYPOLOGIE ACTUALISEE DE LA VEGETATION	76
3.5.2	ORIGINALITES DES FORMATIONS A MARANTACEAE	77
3.5.3	PERTURBATIONS NATURELLES COMME MOTEUR DE LA DYNAMIQUE ACTUELLE DES MARANTACEAE ?	80
3.5.4	FORETS MONODOMINANTES A <i>G. DEWEVREI</i> ET DYNAMIQUE	81
3.5.5	CARACTERISATION DES FORMATIONS VEGETALES SUR SOLS HYDROMORPHES	82
3.6	CONCLUSIONS	84
4.	<u>ORIGINES DE LA MOSAÏQUE FORESTIERE HETEROGENE</u>	87
4.1	RESUME	87
4.2	INTRODUCTION	87
4.3	MATERIELS ET METHODES	90
4.3.1	DISPOSITIFS D'ETUDE	90
4.3.2	ANALYSE DES DONNEES	98
4.4	RESULTATS	99
4.4.1	SOLS ET VEGETATION	99
4.4.2	PERTURBATIONS ET VEGETATION	107
4.4.3	TRADITIONS CERAMIQUES	113
4.5	DISCUSSION	115
4.5.1	TERMITIERES FOSSILES ET VIEILLES FORETS SECONDAIRES	115
4.5.2	HUMIDITE DES SOLS ET MARANTACEAE	116
4.5.3	FERTILITES DES SOLS ET PEUPEMENTS DENSES D'HELIOPHILES	117
4.5.4	FEUX ET DYNAMIQUES PASSEES DE LA VEGETATION	118
4.5.5	IMPACT SIGNIFICATIF DES FEUX SUR LA PROPAGATION DES MARANTACEAE	119
4.5.6	ESSARTEURS-POTIERS ET PEUPEMENTS DE GRANDS ARBRES	119
4.6	CONCLUSIONS	121
5.	<u>IMPACTS DE L'EXPLOITATION FORESTIERE ET REGENERATION ASSISTEE</u>	123
5.1	RESUME	123
5.2	INTRODUCTION	123
5.3	MATERIELS ET METHODES	125
5.3.1	DISPOSITIFS D'ETUDE	125
5.3.2	ANALYSE DES DONNEES	130
5.4	RESULTATS	131
5.4.1	IMPACTS DE L'EXPLOITATION FORESTIERE	131
5.4.2	ESSAIS SYLVICOLES	139
5.5	DISCUSSION	145
5.5.1	DYNAMIQUE DES ARBRES HELIOPHILES SUR LES PISTES DE DEBARDAGE	145

5.5.2	GESTION DU RENOUVELLEMENT DES ESPECES COMMERCIALES	146
5.5.3	FAISABILITE DE L'ACTION SYLVICOLE A GRANDE ECHELLE	147
5.6	CONCLUSIONS	148
6.	<u>DISCUSSION GENERALE ET PERSPECTIVES</u>	150
6.1	ACTION DES SOLS ET DE LA TOPOGRAPHIE SUR LA DIVERSITE DE LA MOSAÏQUE FORESTIERE 150	
6.2	VAGUES MIGRATOIRES ET PEJORATIONS CLIMATIQUES	151
6.3	DU PASSE DE LA FORET A SA GESTION ACTUELLE ET FUTURE	153
6.4	RECOMMANDATIONS ET PERSPECTIVES	154
7.	<u>REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES</u>	156
	<u>ANNEXE I : DEFINITION DES TRAITS DE VIE DES ESPECES LIGNEUSES</u>	173
	<u>ANNEXE II : ESPECES LIGNEUSES DU PEUPEMENT ET LEURS TRAITS DE VIE</u>	176
	<u>ANNEXE III : DIAGRAMME D'ORDINATION ACD DES ESPECES DU PEUPEMENT LIGNEUX DANS LE PLAN FACTORIEL DES AXES 1 ET 2</u>	182
	<u>ANNEXE IV : ECHELLE DES TEMPS GEOLOGIQUES EN MILLION D'ANNEES</u>	183
	<u>ANNEXE V : MODE OPERATOIRE DE L'ANALYSE PHYSICO-CHIMIQUE DES ECHANTILLONS DE SOL</u>	184
	<u>ANNEXE VI : DISTRIBUTION DE <i>T. SCLEROXYLON</i> ET <i>P. ELATA</i>, ET SUBSTRATS GEOLOGIQUES RICHES</u>	185
	<u>ANNEXE VII : MATÉRIEL ET MÉTHODE DE LA DATATION ET DE L'IDENTIFICATION BOTANIQUE DES CHARBONS DE BOIS ENFOUIS DANS LES SOLS</u>	186
	<u>ANNEXE VIII : RESULTATS DE L'ANALYSE PHYSICO-CHIMIQUE DES DEUX HORIZONS SUPERFICIELS DES SOLS DE 20 SITES</u>	188
	<u>ANNEXE IX : LISTE PRÉDÉFINIE DES 45 ESSENCES PRINCIPALES À FAVORISER LORS DES INTERVENTIONS SYLVICOLES</u>	189
8.	<u>INDEX DES FIGURES</u>	190
9.	<u>INDEX DES TABLEAUX</u>	193

1. Introduction

1.1 Une diversité au déterminisme et à l'histoire complexes

Après le massif amazonien, le second plus grand bloc continu de forêts denses humides de la planète se trouve en Afrique centrale. Ces forêts denses tropicales recèlent une diversité exceptionnelle unanimement reconnue (Connel, 1979 ; Gentry, 1988), quel que soit le niveau de diversité considéré. Trois niveaux de diversité sont habituellement décrits (Whittaker, 1972). (1) La richesse spécifique ou diversité alpha exprime le nombre d'espèces qui coexistent dans un habitat uniforme de taille fixe. (2) La diversité bêta exprime la variation de la composition spécifique d'un écosystème par rapport à un autre et est encore peu documentée (Duivenvoorden *et al.*, 2002). (3) La diversité gamma ou globale est exprimée à l'échelle d'une vaste zone géographique et combine les deux types de diversité précédents (Hunter & Gibbs, 2007). Pour les grands massifs forestiers tropicaux dont la surface dépasse les 10.000 ha, la diversité- γ semble habituellement dépasser les 8.000 espèces d'Angiospermes (World Conservation Monitoring Centre, 1992). Pour expliquer cette importante richesse spécifique, de nombreuses théories de coexistence des espèces ont été proposées (Chesson, 2000), mais deux grandes catégories se sont imposées. (1) Celles qui prennent en compte les capacités de dispersion à limitation différentielle dans l'espace, en ignorant les mécanismes environnementaux et historiques : c'est la théorie neutre (Duivenvoorden *et al.*, 2002 ; Hubbell, 2001). (2) La seconde catégorie par contre met en avant les stratégies écologiques tels les facteurs abiotiques filtrants et la compétition entre les espèces : c'est la théorie de la niche (Chase & Leibold, 2003 ; Hutchinson, 1961). En réalité, ces deux théories ne s'opposent pas et semblent indissociables pour expliquer la coexistence des espèces en forêts tropicales où les effets des mécanismes neutre et de niche se combinent inévitablement (John *et al.*, 2007 ; Kraft *et al.*, 2008 ; Réjou-Méchain *et al.*, 2011 ; Tuomisto *et al.*, 2003).

Le cas des Caesalpinioideae grégaires des forêts denses tropicales, présents dans une grande variété d'habitats, et dont les diaspores généralement ballochores limitent la dispersion des graines (à moins de 60 m de la plante ; van der Burgt, 1997), est une illustration de la théorie neutre (Tchouto *et al.*, 2009). Néanmoins, la théorie des niches est sans doute la mieux étayée et la mieux documentée. A l'échelle des communautés par exemple, une littérature foisonnante démontre que les facteurs environnementaux déterminent la composition de nombreux peuplements (John *et al.*, 2007 ; Kraft *et al.*, 2008). Si une grande variété de facteurs environnementaux entre en ligne de compte, le rôle du sol serait crucial selon certains auteurs (Gentry, 1988 ; Tuomisto *et al.*, 2003). Ainsi par exemple, l'originalité floristique des forêts périodiquement inondées et marécageuses en lien avec le substrat particulier de ces milieux n'est plus à démontrer. Par contre, le rôle prépondérant du sol dans la composition des formations végétales de terre ferme, beaucoup plus hétérogènes et complexes, est davantage controversé (Pitman *et al.*, 2001 ; Tuomisto *et al.*, 2003). Dans ce type d'écosystème, la répartition de certaines espèces pourrait en effet partiellement s'expliquer par leur valence écologique vis-à-vis de variables pédologiques ou géologiques (Fayolle *et al.*, 2012).

Néanmoins, et particulièrement à l'échelle régionale, aussi bien la forte diversité des arbres en forêt tropicale que leur distribution peuvent être davantage déterminées par des événements historiques d'ampleur moyenne à grande, et d'origine naturelle (Plana, 2004) ou anthropique (White & Oates, 1999). C'est l'hypothèse de l'impact des perturbations intermédiaires sur la composition floristique (Connell, 1978). Elle suggère que cette diversité serait maintenue sous l'influence de perturbations d'ordre moyen en termes d'âge, de fréquence et d'amplitude.

Comparativement aux forêts amazoniennes, le bloc des forêts denses humides d'Afrique est relativement bien préservé et se singularise par une déforestation annuelle moyenne relativement faible (0,17% ; de Wasseige *et al.*, 2012). La richesse spécifique y est toutefois plus faible qu'ailleurs. Le nombre d'espèces d'arbres de plus de 10 cm de diamètre à hauteur de poitrine par hectare dépasse rarement 90 taxons en Afrique centrale, alors qu'elle peut atteindre 390 en Asie du Sud-est et en Amérique du Sud (Linder, 2001 ; Parmentier *et al.*, 2007 ; Schnell, 1976 ; Vandeweghe, 2004 ; White, 1983). Les variations climatiques du Miocène et du Pléistocène et les vagues d'extinction qui en ont résulté seraient significativement responsables de ces différences continentales (Morley, 2000). Ces variations auraient été plus faibles et auraient eu peu d'impact sur la forêt amazonienne. La dernière régression forestière du Pléistocène récent, vers 18.000 ans BP, aurait eu davantage de conséquences sur la diversité des forêts d'Afrique centrale (Anhuf *et al.*, 2006 ; Maley, 2002). A cette époque, les espèces des forêts tropicales africaines de basse altitude auraient été isolées dans des zones restreintes : les refuges forestiers. Ces refuges auraient fait l'objet de processus de diversification et spéciation nettement plus accentués que les zones environnantes (Forbes, 1846 ; Plana, 2004). Après le retour de conditions climatiques favorables, ces îlots forestiers auraient pu s'étendre à nouveau, réinstallant le couvert forestier initial (Maley, 2002 ; Mayr & O'Hara, 1986). En Afrique centrale, deux grands refuges forestiers du Pléistocène récent sont habituellement postulés (Figure 1) : l'un serait localisé à l'ouest du Cameroun et du Gabon et l'autre à l'est de la République Démocratique du Congo (RDC) (Colyn *et al.*, 1991 ; Maley, 2002 ; Plana, 2004). Ces deux centres d'endémisme et de richesse spécifique sont liés à des zones submontagnardes (Robbrecht, 1996) et donc à un gradient altitudinal (Plana, 2004) et à de plus fortes pluviosités (Linder, 2001). Par ailleurs, en de nombreux endroits de la Cuvette Centrale congolaise, souvent non loin du réseau hydrographique principal, des îlots forestiers interfluviaux auraient également persisté, l'ensemble constituerait le « Refuge Fluvial Majeur » (Colyn *et al.*, 1991 ; Figure 1). L'existence de ce troisième refuge est notamment soutenue par l'étude de la répartition actuelle de nombreux taxons botaniques (Gillet & Doucet, 2012 ; Ndjele, 1988 ; Robbrecht, 1996 ; Sosef, 1996 ; Wieringa, 1999).

1.2 Impact négligé des perturbations humaines : exemple des forêts à Marantaceae

Plus récemment, l'accroissement de la saisonnalité lors de l'Holocène récent, *ca.* 2.500 BP, aurait également affecté la composition floristique des forêts denses d'Afrique centrale. Cet événement serait contemporain à la progression et à l'expansion des essarteurs (populations pratiquant l'agriculture itinérante sur brûlis) au sein du massif forestier de l'Afrique centrale (Dupuy, 1998 ; Maley, 2002 ; Neumann *et al.*, 2012 ; Schwartz, 1992).

Pour nombre d'auteurs, l'impact qu'auraient eu ces populations migrantes sur la flore forestière et sa distribution serait loin d'être négligeable. Les pratiques de l'agriculture itinérante sur brûlis et de la métallurgie du fer auraient fortement affecté la composition et la physionomie de la végétation de l'actuelle aire des forêts semi-décidues (Bayon *et al.*, 2012 ; Clist, 2006a ; Neumann *et al.*, 2012 ; Oslisly, 2001). Des découvertes archéologiques témoignent de ce long passé de perturbations anthropiques. Les sites contiennent notamment : des outils en pierre taillée, des noix oléagineuses de palmier *Elaeis guineensis* et d'aiélé *Canarium schweinfurthii*, des horizons charbonneux, des phytolithes de banane, des fourneaux et scories de la métallurgie du fer et/ou des poteries décorées (Eggert, 1992 ; Gillet & Doucet, 2013 ; Neumann *et al.*, 2012 ; Oslisly, 2001 ; White & Oates, 1999 ; Willis *et al.*, 2004 ; Wotzka, 1995). Toutefois, ces affirmations proviennent d'observations peu nombreuses, assez localisées, limitant en définitive la portée de cette hypothèse. De plus, démêler l'impact relatif des perturbations climatiques de celui des hommes n'est pas toujours évident.

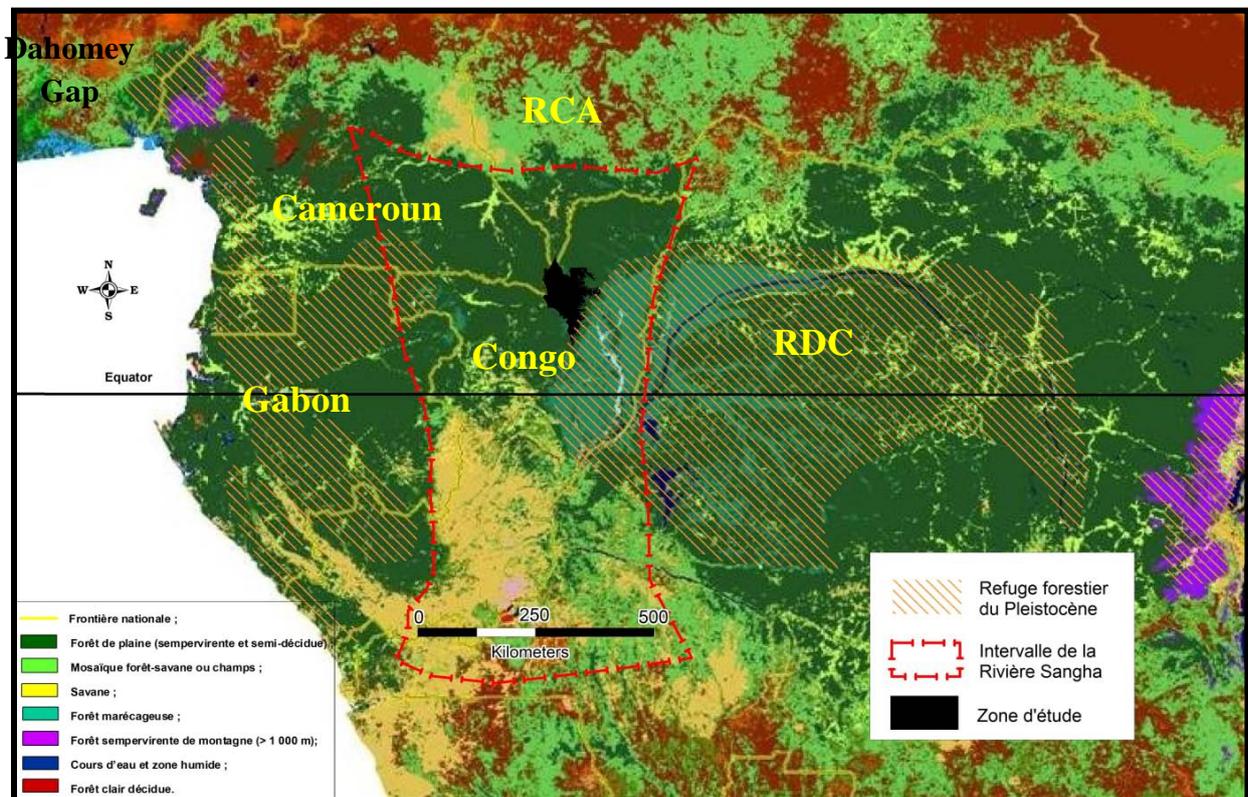


Figure 1 : Carte de la végétation d'Afrique centrale (Mayaux *et al.*, 2004), localisation des trois principaux refuges postulés au Pléistocène récent ca. 18.000 ans BP (Bahuchet, 1996 ; Colyn *et al.*, 1991 ; Maley, 2002) et localisation de l'Intervalle de la Rivière Sangha à l'Holocène décrit par White (1979b) (Source : Gillet & Doucet, 2012).

Les forêts à Marantaceae de l'Intervalle de la Rivière Sangha (Figure 1) seraient une parfaite illustration des conséquences des perturbations anthropiques, selon certaines suggestions (Aubréville, 1948 ; Koechlin, 1964 ; Lebrun & Gilbert, 1954 ; Letouzey, 1968 ; Lubini, 1986).

L'Intervalle de la Rivière Sangha (IRS) est mentionné par White (1979b) comme une grande zone d'Afrique centrale (14-18° E) floristiquement pauvre, séparant les sous-centres d'endémisme guinéens inférieurs et congolais (Figure 1). Il est à noter toutefois que l'IRS se révèle finalement plus riche qu'escompté et ne constituerait donc pas une phytochorie distincte (Gillet & Doucet, 2012). La partie Nord de l'IRS est recouverte de forêts denses humides semi-décidues avec des dominances locales de végétations ouvertes, à sous-bois composé de grandes herbacées de la famille des Marantaceae (de Namur, 1990 ; Letouzey, 1968). Lorsque ces formations végétales contrastées sont disposées en mosaïque, elles sont habituellement regroupées sous la dénomination de « forêts mixtes de terre ferme » (Evrard, 1968 ; Harris, 2002). D'autres formations végétales sont cependant plus facilement identifiables. Ce sont les forêts monodominantes à *Gilbertiodendron dewevrei* et diverses formations sur sols hydromorphes. Ces dernières recouvrent des superficies considérables dans la Cuvette Centrale congolaise : en l'absence de relief prononcé, le réseau hydrographique dense y côtoie de grandes étendues marécageuses.

Il est évident que la présence et le maintien de grandes étendues de tapis d'herbacées au sein du massif des forêts denses tropicales d'Afrique centrale peut susciter de nombreuses interrogations, lorsqu'on connaît l'écologie des herbacées en question. La famille des Marantaceae est composée de grandes herbacées héliophiles et pérennes, à rhizome, souvent très recouvrantes, et de taille imposante (Koechlin, 1964 ; Letouzey, 1983). Les forêts à Marantaceae présentent donc une physionomie originale : le sous-bois dense et impénétrable est composé d'herbacées géantes de plusieurs mètres de haut et la composante arborée est souvent réduite à quelques gros pieds disséminés (Aubréville, 1948 ; le Testu, 1938). De distribution guinéo-congolaise (Hawthorne, 1994 ; Fay, 1997), les forêts à Marantaceae recouvrent des surfaces considérables au Nord de la République du Congo, dans la zone des forêts semi-décidues de plaine, à l'ouest de la Cuvette Centrale congolaise (de Namur, 1990). Leur présence et abondance locale ne peuvent être liées à l'hydromorphie car il s'agit souvent de formations de terre ferme. Par ailleurs, elles ne présentent pas de traces visibles de perturbation récente. De fait, les auteurs ayant émis l'hypothèse d'une origine anthropique se sont uniquement basées sur la physionomie particulière de ces formations et sur l'écologie des Marantaceae. En forêt sempervirente, le tapis de Marantaceae constitue habituellement le front de colonisation des savanes par la forêt dense (de Foresta, 1990 ; Doucet, 2003a ; Gibert, 1984 ; White *et al.*, 1995). La succession évolutive, particulièrement visible en zone sempervirente, est assurée par la fermeture progressive de la voûte arborée créant une ambiance ombragée du sous-bois, incompatible au maintien de ces herbacées héliophiles (Gillet *et al.*, 2003 ; White, 1992). Cette évolution est beaucoup moins évidente en forêt semi-décidue où les forêts à Marantaceae ne sont pas forcément en contact direct avec les savanes (Brncic, 2002). Aubréville (1948) en observant l'absence totale de strates arborées intermédiaires, les décrit « *comme si le sous-bois normal avait été coupé ou incendié et que le sol avait été envahi par les grandes monocotylédones herbacées* ». Cela sous-entend que des perturbations d'ordre anthropique pourraient être à l'origine de telles forêts. Selon ce scénario, les Marantaceae pourraient dès lors dominer l'espace colonisé durant de longues périodes en inhibant la régénération ligneuse.

1.3 Dynamique des populations de Marantaceae et risques pour la production forestière

Les perturbations anthropiques supposées à l'origine de ces formations se rapporteraient aux activités humaines traditionnelles de défrichement ou à l'exploitation forestière (Dhetchuvi, 1994 ; Fay 1997 ; Letouzey, 1968 ; Lubini, 1986). Toutefois, certains auteurs suggèrent la possibilité de causes naturelles à l'établissement des forêts à Marantaceae : (1) le passage des feux (Brncic, 2002 ; Hawthorne, 1994 ; Swaine, 1992), (2) la dynamique des chablis (Brugière *et al.*, 2000) et (3) l'action des grands mammifères en association avec des sols hydromorphes (Calvert, 1985 ; Guillaumet, 1967 ; Nguenang *et al.*, 2011 ; Rogers & Williamson, 1987). Ces différentes hypothèses relatives aux origines des forêts à Marantaceae convergent toutes vers une ouverture préalable du milieu (Doucet 2003a), mais l'importance relative de chacune des causes potentielles est inconnue. Cela doit être mis en relation avec le simple fait que peu de données sont réellement disponibles sur les mécanismes d'installation et de propagation du tapis de Marantaceae (Brncic, 2002 ; Brugière *et al.*, 2000).

Si les trouées générées par l'exploitation forestière pourraient constituer une voie d'établissement du tapis d'herbacées géantes, la durabilité de l'activité d'exploitation forestière dans le Nord du Congo pourrait être compromise à long terme (Lejoly, 1996). Cette région du pays fait en effet l'objet de production industrielle de bois du fait de sa richesse en essences commerciales (*Entandrophragma* spp., *Triplochiton scleroxylon*, *Millettia laurentii*, ...). En dépit des normes actuelles de gestion durable et de la pratique de l'exploitation à faible impact, l'ouverture de la canopée qui en résulte est estimée à environ 10% par rotation. Une dizaine de rotations pourrait donc assurer l'emprise des herbacées sur la surface forestière. En pareil contexte, l'étude de dynamique de population des Marantaceae et de la compétition entre ces dernières et la régénération ligneuse, s'avère pertinente et fondamentale, particulièrement dans le contexte des forêts de production (de Wasseige *et al.*, 2012 ; Paget & Desmet, 2006).

1.4 Objectifs de la recherche doctorale

L'objectif de cette thèse est dès lors de caractériser les formations végétales de la mosaïque forestière au Nord du Congo, avec une attention particulière portée aux facies à Marantaceae, afin de comprendre les interactions avec les perturbations passées ou présentes pour une proposition d'une sylviculture adaptée. Les questions spécifiques liées à la recherche sont :

- a) Quelle est l'intensité des relations fonctionnelles et structurelles entre le peuplement arboré et la composante d'herbacées géantes ?
- b) Dans quelle mesure des perturbations naturelles constituent une voie de propagation du tapis de Marantaceae ?
- c) Existe-t-il des traces historiques de présence humaine pouvant être reliées à la spécificité des types végétaux actuels ?

- d) Quel est l'impact relatif des caractéristiques édaphiques sur la répartition de certains groupements végétaux ?
- e) Quel est l'impact de l'exploitation forestière sur la dynamique de la végétation, et comment l'atténuer ou le valoriser ?

Les concessions forestières attribuées à la société CIB-OLAM constituent le site d'étude. L'approche proposée est pluridisciplinaire : elle est descriptive et comparative (botanique, pédologie, anthracologie et archéologie) ainsi qu'expérimentale (essais sylvicoles). L'interaction homme-environnement en est le fil conducteur. Le **chapitre 2** développe le cadre physique et humain de l'étude, en mettant l'accent sur les facteurs intéressant la problématique annoncée. Les résultats s'articulent autour de trois grandes thématiques complémentaires, chacune correspondant à un chapitre. Ainsi :

- Le **chapitre 3** intitulé « Typologie et caractérisation de la végétation actuelle » tente de répondre aux questions *a* et *b*. Il définira et décrira les principales formations végétales de la zone d'étude, auparavant très peu connues. Cette classification de la mosaïque forestière constituera le fondement de la thèse et servira de support aux chapitres suivants. Le chapitre 3 comparera également les richesses floristiques et fonctions écologiques des formations identifiées. Enfin, nous y analyserons aussi le rôle potentiellement catalyseur des perturbations naturelles (chablis et grande faune) sur l'expansion actuelle des herbacées géantes.
- Le **chapitre 4**, « Origines de la mosaïque forestière hétérogène », s'intéresse aux questions *c* et *d*. Pour ce faire, il testera l'hypothèse des anciennes perturbations anthropiques comme principal moteur de la diversité actuelle des formations végétales précédemment définies, et ce en relation étroite avec les spécificités édaphiques. Pour ce faire, une approche pluridisciplinaire originale combinant la pédologie, l'anthracologie et l'archéologie sera développée afin de tenter d'expliquer la distribution et la composition de la végétation actuelle.
- Le **chapitre 5** qui aborde les « Impacts de l'exploitation forestière et la régénération assistée » évaluera les perturbations distinctes causées par l'ouverture des pistes de débardage et des trouées d'abattage. La dynamique de la régénération naturelle ligneuse, du tapis herbacé et de la couverture arborée sera décrite par formation et par milieu perturbé, en prenant comme témoin les habitats non perturbés. Sur la base de ces résultats, nous décrirons une expérimentation sylvicole novatrice mise en œuvre dans l'optique d'un enrichissement pragmatique post-exploitation. Ainsi, ce chapitre se penche sur la question *e*.

Le dernier chapitre de la thèse (**chapitre 6**) est une discussion générale intégrant les différents résultats obtenus. Cette discussion tentera de retracer l'histoire de la végétation, de ses origines à son état actuel, en relation avec les activités humaines et les péjorations climatiques. Des recommandations relatives à la gestion du massif forestier seront finalement proposées aux exploitants forestiers et aux gestionnaires.

2. Cadre de l'étude : le Congo septentrional

2.1 Résumé

Ce chapitre décrit l'environnement physique, la végétation et le cadre humain du Congo septentrional. Cette zone comprend en effet les concessions forestières constituant le site d'étude. Une attention toute particulière a été accordée aux facteurs susceptibles d'avoir affecté la composition actuelle de la forêt, notamment les activités anthropiques. Car si celles-ci sont aujourd'hui très localisées, elles auraient été autrefois beaucoup plus dispersées. La topographie, le réseau hydrographique et le substrat géologique sont interdépendants dans cette région forestière de « l'Intervalle de la Rivière Sangha », à la limite avec la Cuvette Centrale congolaise. Les connaissances relatives aux facies originaux à Marantaceae et aux herbacées géantes associées sont synthétisées. Les utilisations anthropiques de l'écosystème forestier sont précisées au cours du temps, de même que la dualité entre les populations de chasseurs-cueilleurs et d'essarteurs.

2.2 Localisation

La République du Congo (Congo dans la suite du document) est un pays d'Afrique centrale, localisé de part et d'autre de l'équateur, entre 4,5° Nord et 5° Sud et de 11° à 19° Est. Le Congo couvre une superficie de 342.000 km² (Nkeoua *et al.*, 1995). Il a pour pays voisins le Cameroun et la République Centrafricaine (RCA) au Nord. La frontière avec la République Démocratique du Congo (RDC) est dessinée par l'Oubangui et le fleuve Congo à l'Est. Le Gabon et l'océan Atlantique délimitent l'Ouest, l'enclave de Cabinda (Angola) et la RDC, le Sud. La capitale administrative Brazzaville est située dans le département du Pool au bord du fleuve Congo. La capitale économique est Pointe-Noire avec son port international ouvert sur l'Atlantique. La façade maritime s'étend sur 170 km (Gami, 2002 ; Figure 2a). Les plateaux Batéké au centre (24% du territoire) et la vallée du Niari au sud du pays (8%) sont recouverts de formations savanicoles. En revanche, le plus grand massif de forêts denses est localisé au nord du pays (48%) et comprend le site d'étude (Figure 2b). Le Nord-est est le domaine des marécages et de la forêt inondée (De Wasseige *et al.*, 2012 ; Vennetier, 1963 ; Figure 2a).

2.3 Milieu physique

2.3.1 Climat

Le Congo septentrional, comprenant les départements de la Sangha et de la Likouala (Figure 2a), appartient à un climat tropical de transition, situé entre Af et Am d'après la classification de Köppen. En effet, une courte période où les précipitations mensuelles descendent en dessous de 60 mm (Am) est remarquée par endroits (Figure 4), alors que les températures et l'humidité demeurent partout constamment élevées (Guillot, 1982 ; MEFE, 2006 ; Samba *et al.*, 2008 ; Vennetier, 1963). Les températures annuelles moyennes sont comprises entre 24 et 25°C avec de faibles amplitudes annuelles (Vennetier, 1963).

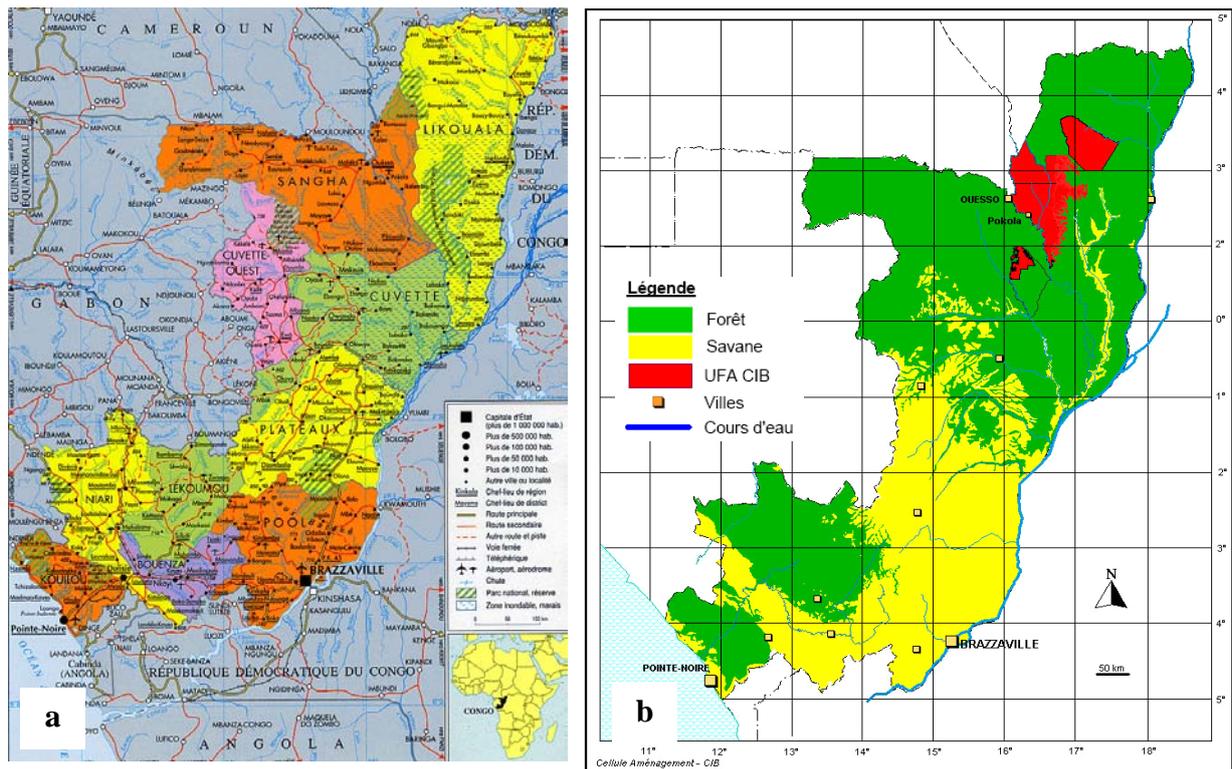


Figure 2 : a) Localisation de la République du Congo au sein de l'Afrique, occupation du territoire et départements administratifs (Division Géographique du Ministère des Affaires Étrangères), b) Répartition des massifs forestiers, des savanes, des principales villes et emplacement des concessions de la société forestière comprenant le site d'étude (Cellule d'Aménagement-CIB).

Les variations journalières de températures sont plus élevées dans les grandes clairières (10-12°C) que sous la voûte forestière (6-7°C) (Vande weghe, 2004). L'humidité relative annuelle moyenne de l'air est de 85%, avec un minimum en février et un maximum en octobre (MEFE, 2006 ; Paget & Desmet, 2003). L'insolation moyenne annuelle serait inférieure à 2.000 heures à cause d'une nébulosité importante (MEFE, 2006).

L'atmosphère au-dessus du Congo comprend deux domaines superposés. Le premier, jusqu'à 1.500 m d'altitude, concerne des vents chauds et humides provenant des hautes pressions de l'Atlantique Sud, et soufflant toute l'année avec régularité de direction dominante SW-NE (anticyclone de Sainte-Hélène). Le second, au-dessus de 1.500 m, comprend des vents de secteur est dont l'origine est double : (1) au nord, ils viennent des hautes pressions continentales du Sahara occidental ; ce sont des vents chauds et secs. (2) A l'est et au sud-est, ces vents sont issus des hautes pressions de l'Océan Indien, ce sont des vents chauds relativement humides. Deux surfaces de discontinuité existent entre le premier domaine et les deux composantes du deuxième, soit respectivement le front inter-tropical FIT et le front équatorial africain FEA. Le premier front est plus net et le deuxième joue un rôle important dans les orages. Le FIT Nord est également appelé Zone de Convergence Intertropicale ZCIT (Vande weghe, 2004). Les dispositions respectives de ces masses d'air varient au cours de l'année et sont à l'origine des saisons (Figure 3).

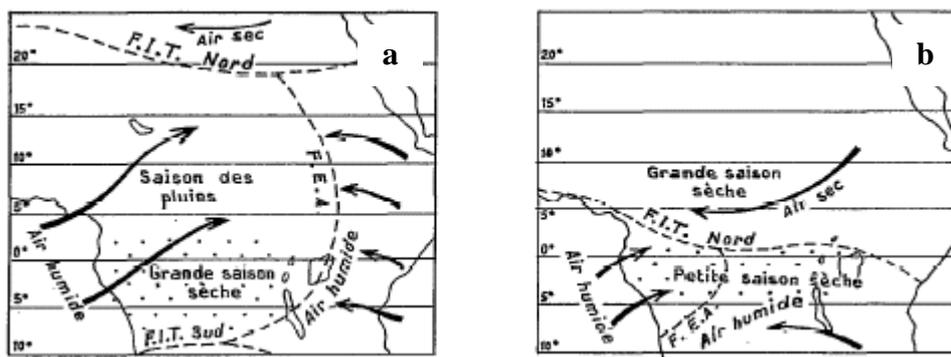


Figure 3 : Les mouvements d'air en Afrique centrale a) lors de l'hiver austral (juillet), b) lors de l'été austral (décembre à février) (d'après Tschirhart *in*. Vennetier, 1963).

Au cours de l'hiver austral, entre juin et août, la ZCIT se situe en position nord vers 20° N, ouvrant largement la partie nord de l'Afrique centrale aux vents maritimes du sud-ouest (Figure 3a). La masse d'air des couches inférieures de l'atmosphère est stable, en l'absence de mouvements convectifs, les précipitations sont absentes au sud de l'équateur. C'est la petite saison sèche au nord Congo, centrée en juillet, elle se traduit par une diminution du rythme des pluies. Cependant, une partie de la vapeur d'eau se condense et reste en suspension, sous forme de brouillards matinaux. La plupart du temps, le ciel est donc voilé de strato-cumulus grisâtres. On y observe également une baisse sensible de la température et une humidité importante qui accentue l'impression de froid (Vennetier, 1963). L'absence de soleil et les brouillards occultes durant ce creux des pluies joueraient un rôle important dans le maintien de la couverture forestière en diminuant l'évapotranspiration (Vandeweghe, 2004). Alors que durant l'été austral, de décembre à février, la ZCIT se dilate et descend vers 5° N et l'anticyclone atlantique se retire. L'air humide provenant de l'Océan Indien occupe alors une grande partie de l'Afrique centrale, mais le FEA avance fortement vers l'ouest, provoquant la grande saison sèche au nord Congo, où les températures ne s'abaissent pas et où l'air est sec et la nébulosité faible (Figure 3b). Les saisons des pluies s'expriment lorsque les masses d'air occupent des positions intermédiaires aux deux extrêmes des hivers et étés australs (Vennetier, 1963). Les variations du rythme annuel des pluies en périphérie de la zone d'étude sont présentées à la Figure 4.

La majeure partie du Nord-Congo reçoit annuellement de 1.500 à 1.800 mm de pluie (MEFE, 2006 ; Vennetier, 1963). La plupart des précipitations du massif forestier proviennent de l'évaporation et de l'évapotranspiration locale. Un tiers serait toutefois amené par les vents, principalement de l'Atlantique Sud (Vandeweghe, 2004). Les stations de la sous-région sont caractérisées par un régime bimodal des pluies. Les deux pics de précipitation sont habituellement observés en mai et en octobre (Figure 4). Généralement, la grande saison sèche se situe entre décembre et février, la petite saison des pluies, entre mars et mai, la petite saison sèche, de juin à août et enfin la grande saison des pluies entre septembre et novembre (Samba *et al.*, 2008). Impfondo semble être la station la plus arrosée avec 1.846 mm/an (Figure 4).

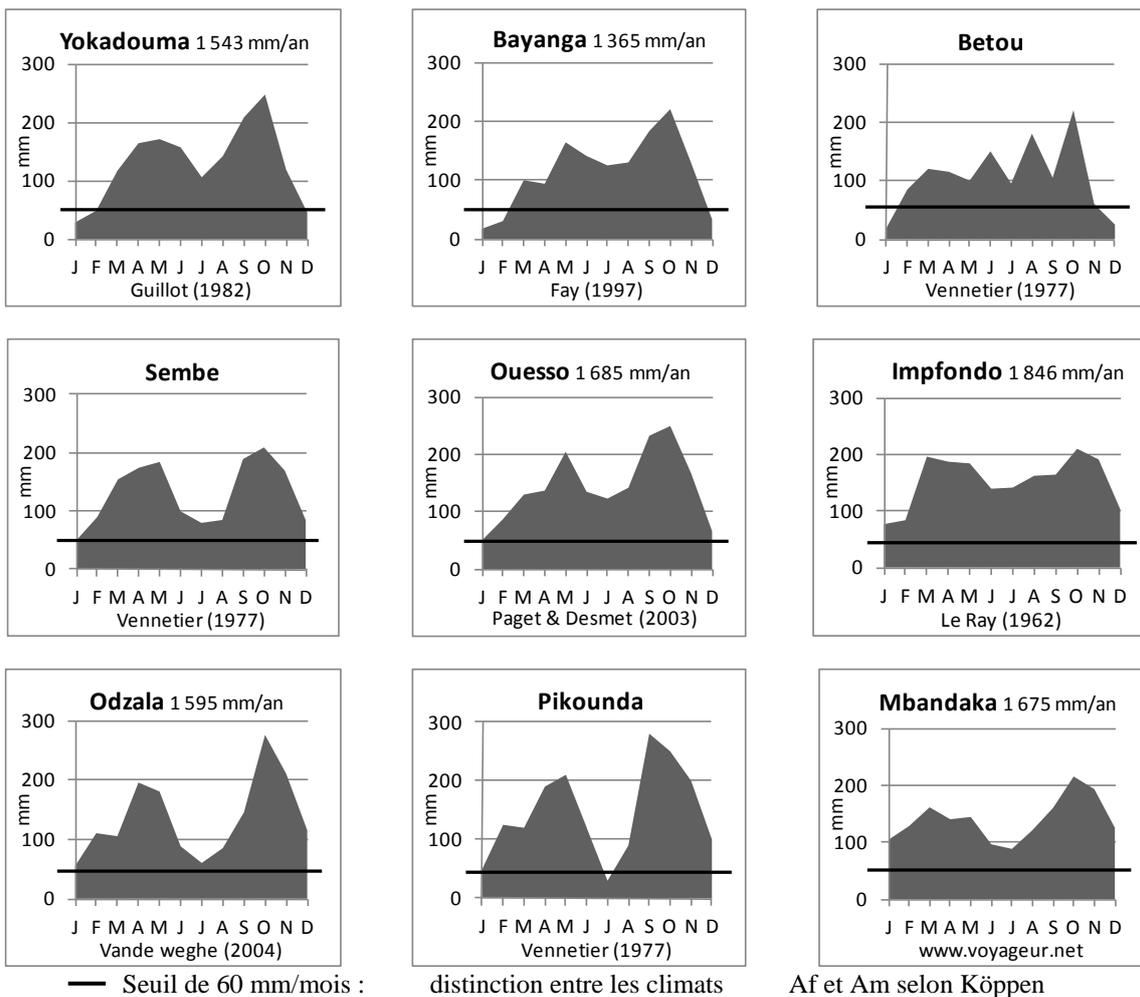
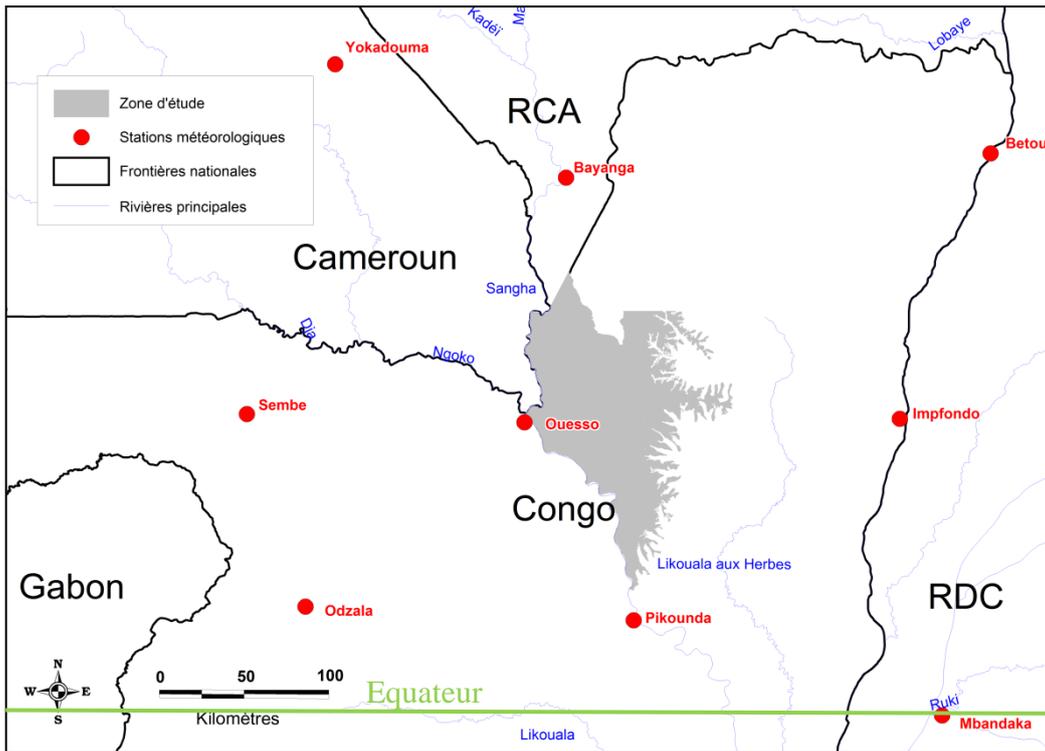


Figure 4 : Variation annuelle des précipitations sur neuf stations aux abords de la zone d'étude.

Cinq des six stations les moins septentrionales (sans Pikounda) présentent des précipitations mensuelles toujours supérieures à 60 mm (Sembé, Odzala, Ouesso, Impfondo et Mbandaka). Elles sont donc à rapprocher du climat de type Af selon Köppen. Par contre, les trois stations les plus au nord affichent au moins deux mois plus secs en décembre et janvier (Yokadouma, Bayanga et Betou). On remarque donc une certaine dégradation des précipitations vers le nord avec une sécheresse plus marquée (climat Am) durant la grande saison sèche (Guillot, 1982). Au sud, à Pikounda, c'est en juillet que les précipitations sont les plus faibles (climat Am, Figure 4). Au cours des dernières décennies, une diminution des précipitations de 2 à 10% est observée au sein du bassin du Congo (Laraque *et al.*, 2001). A partir des années 80, cette diminution est significative au Nord-Congo (Samba *et al.*, 2008). Elle semble toutefois moins prononcée que l'assèchement de la ceinture soudano-sahélienne en Afrique de l'Ouest qui débuta dès les années 70 (Fontaine *et al.*, 1995 ; Nicholson, 2001). Au Congo, la baisse des pluies, généralement attribuée au réchauffement climatique global, pourrait aussi s'expliquer par des phénomènes cycliques complexes (Samba *et al.*, 2008).

2.3.2 Réseau hydrographique et topographie

Au nord du pays, la Cuvette Centrale congolaise est une vaste dépression continentale à dominance marécageuse, entourée de plateaux et de collines (Figure 6a). Le drainage y est souvent incertain et les crues peuvent largement s'étaler. De nombreuses rivières sinueuses y convergent pour se jeter dans le fleuve Congo (Figure 6). La dynamique active de ces cours d'eau est perceptible par la destruction souvent rapide des rives convexes et la migration permanente des méandres. Les abondants talus visibles en basses eaux sont les vestiges d'anciennes îles ou bourrelets de berges ou proviennent de la sédimentation des rives concaves (Vennetier, 1963).

Le bassin du fleuve Congo s'étend sur tout le Nord-est du pays avec ses principaux affluents que sont l'Oubangui et la Sangha. Les 230.000 km² qu'il recouvre ne représentent que 6% de son étendue totale. Le sous-bassin le plus important est celui de la Sangha (240.000 km² et 1.698 m³/s à Ouesso), celui de l'Oubangui étant presque entièrement situé sur le territoire centrafricain (Jaguar, 2006). La rivière Sangha naît à Nola de la confluence entre la Mambéré et la Kadei au Sud-ouest de la RCA.

C'est un grand cours d'eau dont la largeur moyenne est de 500 m. Son tributaire principal, la Dja (ou Ngoko), se jette à Ouesso (Censier, 1993 ; Vennetier, 1963). La Sangha est une des rares rivières en Afrique centrale à écoulement Nord-Sud, ce qui aurait facilité le contact entre les populations de savane et de forêt. Depuis des siècles, elle est en effet empruntée pour le commerce et les migrations (Hardin *et al.*, 1998). Le régime hydrologique du cours moyen de la rivière Sangha est présenté à la Figure 5.

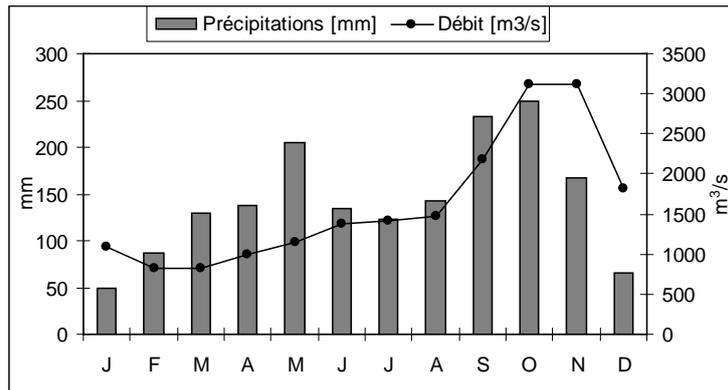


Figure 5 : Régime hydrologique de la rivière Sangha et précipitations à Ouesso (Source : Jaguar, 2006).

Le réseau hydrographique de la Sangha, traversant des climats variés, possède un régime complexe. Son cours supérieur reçoit un maximum de précipitations en juin-juillet. Son régime hydrologique est caractérisé, sur son cours moyen (Ouesso, Figure 5), par : un étiage très prononcé en mars ($700 \text{ m}^3/\text{s}$), une première crue en mai-juin surtout due à l'apport de la Dja, un second étiage en août et une grande période de hautes eaux à partir de septembre jusqu'en novembre ($4.250 \text{ m}^3/\text{s}$). Censier *et al.* (1993) ont observé une brusque variation quantitative de la minéralogie des sables du cours inférieur de la Likouala-aux-Herbes (voir paragraphe suivant) vers $0,3^\circ \text{ S}$, correspondant à de jeunes alluvions. Ces dernières seraient les témoins d'une modification récente du réseau hydrographique où la confluence avec la Sangha devait s'y manifester. De par la configuration du bassin inférieur de la Sangha, les auteurs concluent sur une dérive récente vers l'ouest de son cours inférieur (Censier *et al.*, 1993).

Les marécages de la Likouala-aux-Herbes représentent la plus grande zone humide au monde après le Pantanal en Amazonie (Vandeweghe, 2004). C'est une grande plaine inondable sans relief, localisée entre les rivières Sangha et Oubangui, et traversée par une rivière exceptionnellement sinueuse, lente et étendue : la Likouala-aux-Herbes. Entre cette dernière et son affluent la Bali s'ouvre au milieu des marécages le lac Télé de forme oblongue et d'origine météoritique probable (Laraque *et al.*, 1997 ; Figure 6b). Les marécages de la Likouala-aux-Herbes naissent au sud de la rivière Motaba pour s'étendent jusqu'à l'Oubangui à l'est et rejoindre la Sangha au sud, aux environs de Pikounda. Encore plus au sud, ils s'étendent jusqu'à la zone de confluence entre la Likouala, la Likouala-aux-Herbes, la Sangha, l'Oubangui et le fleuve Congo (Figure 6b). Les rivières traversant ces vastes zones marécageuses sont reconnaissables à leurs eaux sombres (Vennetier, 1963).

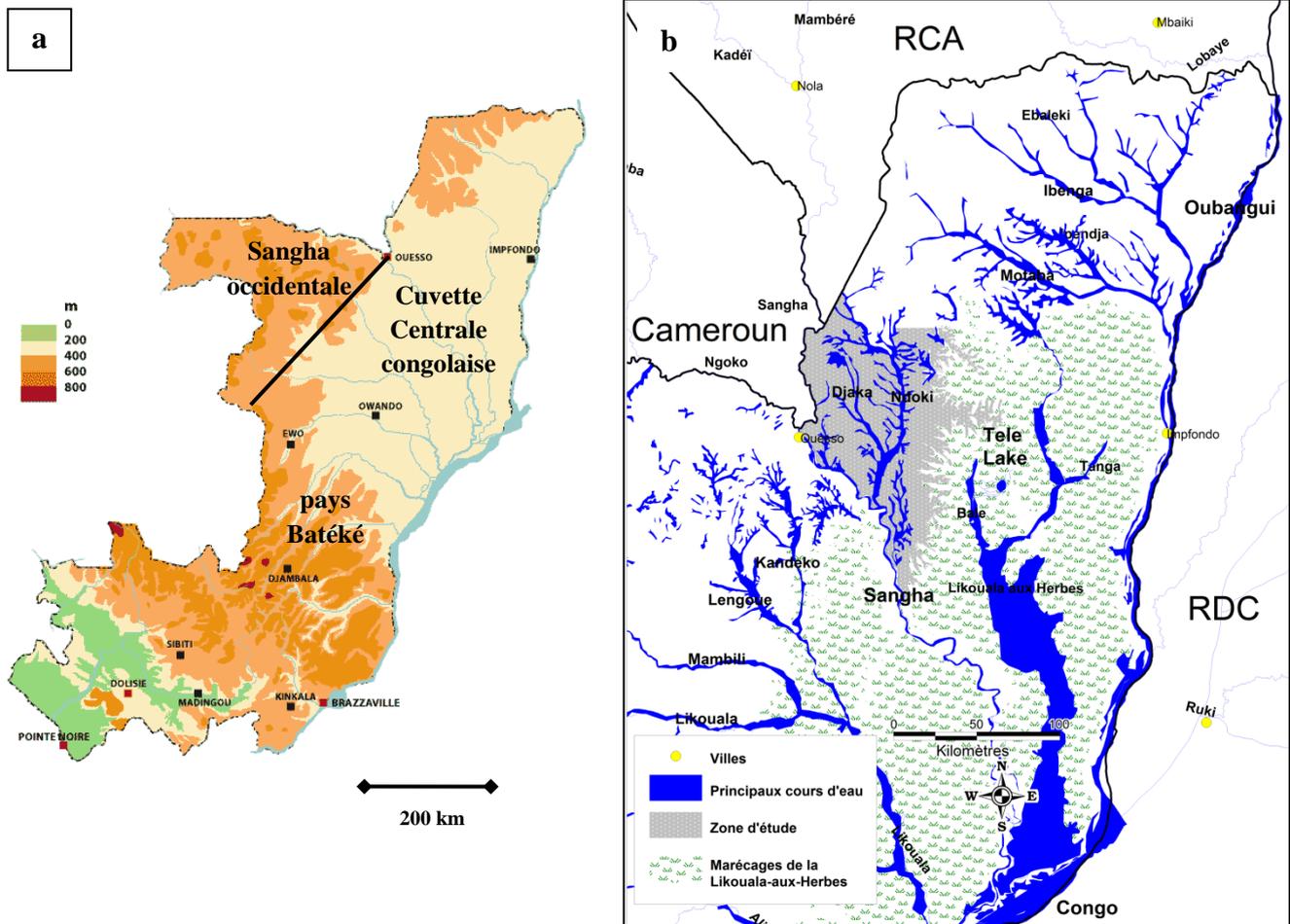


Figure 6 : a) Relief du Congo (altitudes ; Jaguar, 2006), b) Réseau hydrographique principal au Nord-est du Congo et marécages de la Likouala-aux-Herbes, d'après SCETAGRI (1983).

Au Congo, les reliefs sont dans l'ensemble peu élevés (Figure 6a). Le Congo septentrional englobe trois principales unités morphologiques de nature et d'aspect contrastés (Jaguar, 2006) :

- 1) La Cuvette Centrale congolaise est en pente très douce nord-nord-ouest avec des altitudes comprises entre 280 et 380 m (Figure 6a). Le relief de cette grande étendue, où les dénivellations de vallée n'excèdent généralement pas les 50 m, est très peu prononcé (micro-relief) et caractérisé par endroits par des terrasses anciennes et des bourrelets de berges (MEFE, 2006 ; Vennetier, 1963) ;
- 2) La Sangha occidentale se situe au nord-ouest d'une ligne fictive entre Kellé et Ouessou (Figure 6a). Elle comprend de vieilles roches précambriennes plissées, faillées, traversées par des filons de roches volcaniques et pénéplainées. Après un dernier soulèvement, l'érosion s'est poursuivie et a dégagé des lignes de crêtes et de vallées parallèles NE-SO, où s'enfoncent les rivières dans des vallées encaissées. Le relief actuel est donc de type appalachien (Vennetier, 1963). L'altitude est habituellement supérieure à 400 m. Un piton de quartzite isolé, le mont Nabemba, dépasse même les 1.000 m (Jaguar, 2006) ;

- 3) Les pays Batéké au sud (Figure 6a) comprennent des roches anciennes recouvertes, aux ères Secondaire et Tertiaire, par des couches gréseuses liées à des dépôts éoliens sous un climat très sec. On y distingue quatre plateaux faiblement ondulés, le reste est découpé en milliers de collines. L'altitude diminue vers le nord-est où les sommets adoucis s'abaissent au-dessous de 450 m et finissent par s'envoyer sous les alluvions de la Cuvette. Le Sud-ouest des pays Batéké comprend des massifs élevés comme les monts Ntalé vers 850 m d'altitude, donnant naissance à plusieurs cours d'eau dont l'Ogooué (Jaguar, 2006).

La région périphérique nord-ouest de la Cuvette Centrale congolaise dessine un arc de cercle dont les deux extrémités atteignent respectivement la rivière Oubangui au nord du pays, et le fleuve Congo et les pays Batéké au sud (Figure 6a). Cette bordure présente un relief contrasté de plateaux et de collines et se situe généralement au-dessus de 500 m. Elle apparaît timidement au nord pour prendre une extension considérable vers le sud (Vennetier, 1963).

2.3.3 Géologie

Le bassin intérieur de la Cuvette Centrale congolaise occupe les deux-tiers du territoire national. Il est recouvert d'alluvions récentes du Quaternaire, composées de sables et d'argiles. Sa périphérie comprend les plateaux gréseux de Gadzi - Carnot (Boulvert, 1996 ; Jaguar, 2006 ; Figure 7). Deux variantes fortement apparentées seraient observées : (1) les plateaux de la série des grès de Carnot d'âge Secondaire et (2) les versants disséqués de la série de Bambio à grès polymorphes du Tertiaire, d'origine éolienne probable. L'approfondissement par subsidence du bassin congolais au Plio-Pléistocène (*ca.* 2,5-1,5 MA) a incliné vers le nord-est ces séries gréseuses qui s'enfouissent dès lors sous les alluvions du Quaternaire (Boulvert, 1996 ; Vennetier, 1963 ; Figure 7). L'extension des grès pourrait donc être plus importante comme le confirment Censier & Tourenq (1986) pour la RCA.

Le site d'étude à l'extrême nord-ouest de la Cuvette Centrale congolaise, comprend quatre unités géologiques distinctes (Figure 7) :

- 1) Le complexe schisto-quartzique du Précambrien est de type métamorphique (série de Nola). Il se limite au nord-ouest du site d'étude, aux environs de Kabo (Censier, 1993). Toute la série de Nola a été le siège d'importants apports de roches basiques (dolérites, gabbros), contemporaines à la phase finale de son plissement (Censier & Tourenq, 1986).
- 2) Au Protérozoïque récent (*ca.* 1.000 à 545 MA), les fossés tectoniques du craton Archéen de l'Afrique centrale dont celui de la Sangha ont été comblés par une sédimentation périglaciaire, donnant naissance à des plates-formes carbonatées (Alvarez, 1995 ; Vicat *et al.*, 2001).
- 3) La série des grès est une unité grésos-conglomératique du Crétacé d'une profondeur pouvant dépasser 400 m (Censier, 1993 ; Censier & Lang, 1999). Cette unité sub-horizontale couvre une superficie de 46.000 km² au sud-ouest de la RCA et au Nord-Congo. Les grès sont habituellement composés d'une forte fraction (75-99%) de quartz mono-cristallin (Censier & Lang, 1999).
- 4) Les formations récentes d'alluvions du Quaternaire recouvrent finalement la plus grande superficie du site d'étude (Figure 7).

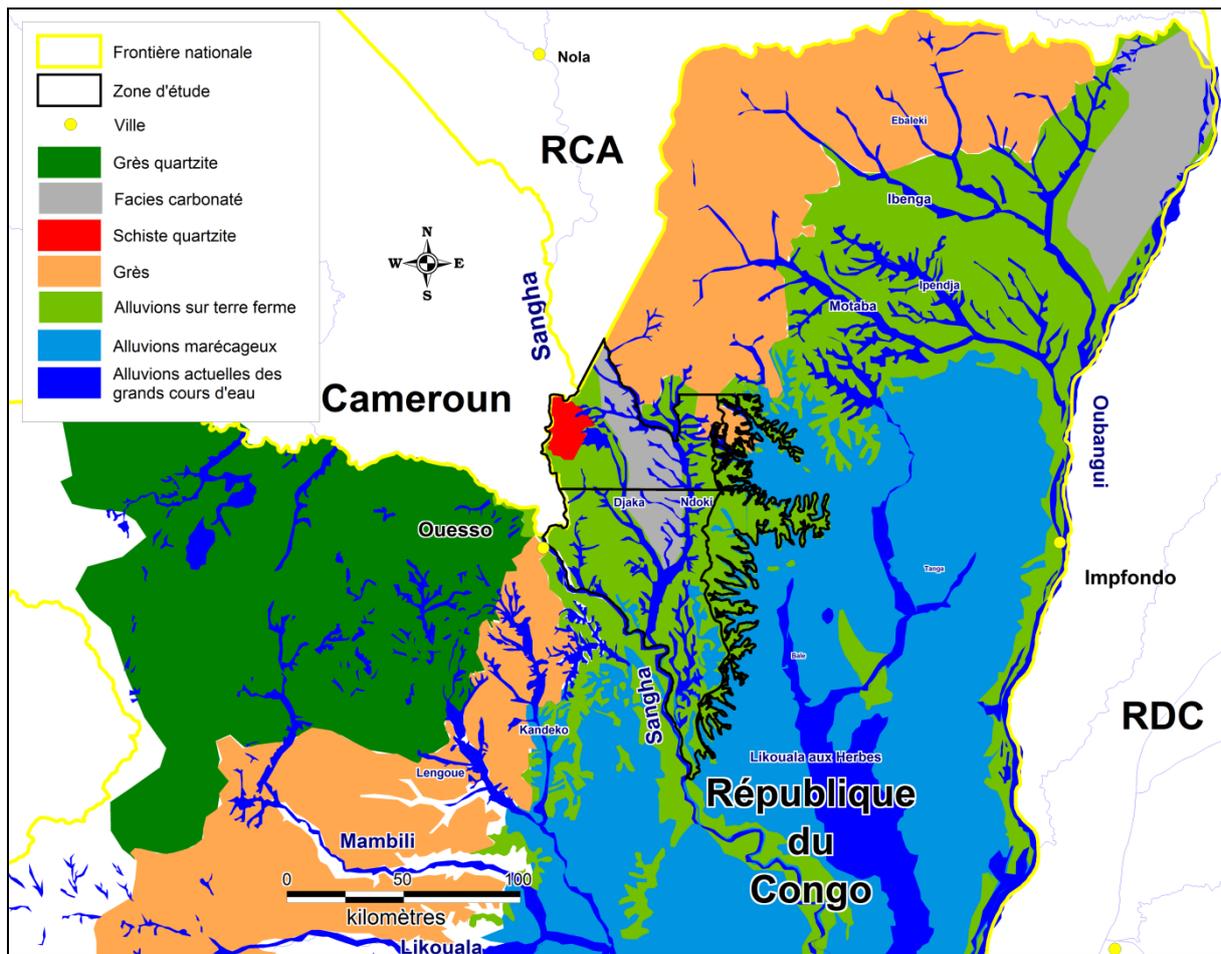


Figure 7 : Géologie du Nord-Congo, d'après Dadet (1969) in Jaguar (2006), SCETAGRI (1983) et Vicat et al. (2001).

2.4 Végétation

2.4.1 Omniprésence des herbacées géantes

La forêt dense couvre actuellement près de 60% du pays, soit environ 20 millions d'hectares. Elle est répartie en trois grands massifs forestiers de taille inégale : les massifs montagneux du Mayombe (3%) et du Chaillu (11%) au sud-ouest du pays, et l'imposant massif de basse altitude au nord (80% ou 16 millions d'hectares) (De Wasseige *et al.*, 2012, Mampouya, 2001). Des galeries forestières (6%) parcourent également les zones de savane séparant ces trois massifs forestiers (Figure 2a). La végétation de terre ferme caractérisant le massif forestier du Nord Congo est une mosaïque de forêts semi-décidues de plaine. La Cuvette se caractérise par un développement extrême des formations sur sols hydromorphes (Evrard, 1968). Alors que sa partie Nord est préférentiellement recouverte de forêts denses, dont de grandes surfaces de forêts monodominantes à *G. dewevrei* (Gérard, 1959 ; Hart *et al.*, 1989), l'Ouest est le domaine des forêts clairsemées à Marantaceae (de Namur, 1990 ; Hecketsweiller *et al.*, 1991).

Dans les « forêts à Marantaceae », les grands arbres sont fortement espacés et la canopée disjointe, les étages ligneux intermédiaires sont quasi-absents et le sous-bois est composé d'un tapis dense d'herbacées pérennes de la famille des Marantaceae, Zingiberaceae et Commelinaceae pouvant dépasser cinq mètres de hauteur (Aubréville, 1948 ; Brncic, 2002 ; Gibert, 1984 ; Lejoly, 1996 ; le Testu, 1938 ; Letouzey, 1968 ; Maisels, 1996). En fonction des zones, les arbres présentent la même conformation qu'en forêt dense ou au contraire, sont tordus et bas-branchus (Aubréville, 1948 ; Koechlin, 1964). Les formations à canopée ouverte à Marantaceae (FOM) sont également présentes en Afrique de l'Ouest, mais sont exceptionnellement développées dans la zone des forêts semi-décidues d'Afrique centrale (Brncic, 2002 ; Fay, 1997 ; Hall & Swaine, 1981 ; Hawthorne, 1993). La plus imposante poche de FOM, d'une surface estimée à environ 500.000 hectares, s'étend de l'est du Parc National d'Odzala, au nord de la rivière Mambili, et à l'ouest de la rivière Sangha (Gibert, 1984 ; Koechlin, 1964 ; Vennetier, 1963) (Figure 8).

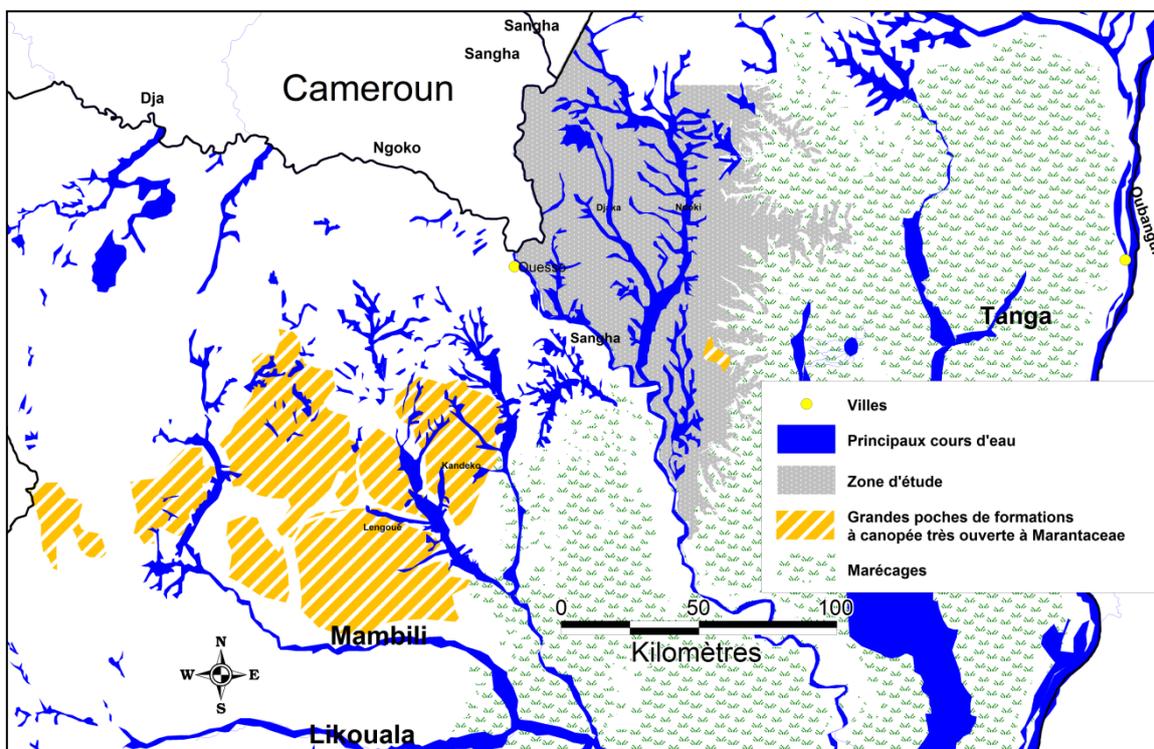


Figure 8 : Localisation des grandes zones de formations à Marantaceae les plus ouvertes, d'après une image satellite du Congo, principaux cours d'eaux et zones marécageuses d'après SCETAGRI (1983).

Toutefois, les formations à Marantaceae présentent une grande diversité structurale et sont organisées en mosaïque au sein d'un continuum. Des FOM y côtoient des types forestiers denses à sous-bois d'herbes géantes (Gibert, 1984 ; Hecketsweiller *et al.*, 1991 ; Maisels, 1996 ; White, 1995). Les études relatives aux formations à Marantaceae sont principalement descriptives (de Foresta, 1990 ; de Saint-Aubin, 1948 ; Dhetchuvi, 1994 ; White, 1995). Certains auteurs se sont intéressés au tapis d'herbacées en tant que ressource alimentaire des grands mammifères (Blake, 2002a ; Fay, 1997 ; Rogers & Williamson, 1987). En revanche, très peu d'études traitent des mécanismes par lesquels les grandes herbes sont capables de rivaliser pour l'espace avec la composante arborescente (Brncic, 2002 ; Brugière *et al.*, 2000).

Les connaissances relatives aux systèmes d'expansion et à l'écologie des trois familles d'herbacées géantes méritent donc d'être synthétisées.

2.4.2 Description botanique et modes de propagation des Marantaceae

Au-dessus du tapis d'herbacées inhibiteur de la régénération ligneuse, certaines Marantaceae lianescentes et grimpantes ceinturent les troncs des arbres (Figure 9d) ou recouvrent la cime des rares arbustes entravant ainsi leur développement, voire leur reproduction (Brugière *et al.*, 2000 ; de Foresta, 1990 ; Hecketsweiller *et al.*, 1991 ; White, 1995). Les grandes herbacées peuvent dès lors monopoliser l'espace acquis durant de longues périodes et s'étendre à la faveur de trouées limitrophes (Brncic, 2002 ; Brugière *et al.*, 2000 ; Gibert, 1984 ; Lejoly, 1996). Le mode de propagation préférentiel de ces herbacées est végétatif, par diffusion de tiges souterraines vivaces ou rhizomes (Brncic, 2002 ; Brugière *et al.*, 2000 ; Vande Weghe, 2004 ; Figure 9a). Une autre clonalité couramment observée chez certains taxons est la viviparie (Figure 9c), principalement chez *Costus lucanusianus* et *Ataenidia conferta* : l'extrémité des tiges portant de vieilles inflorescences produisent un jeune plant, les tiges se courbent par sénescence et gravité, permettant au clone de s'enraciner (Aweke, 2007 ; Vande Weghe, 2004). Les Marantaceae lianescentes, du genre *Haumania*, se propagent par émission de très longues tiges articulées atteignant 5 m et couvertes de gaines aphyllées (Figure 9b). Ces flagelles se ramifient lorsqu'ils entrent en contact avec un support. La base du nœud se plie pour s'y accrocher et l'entre-nœud se renfle et se durcit du côté opposé pour conserver la position acquise (Dhetchuvi, 1993). Le développement des Marantaceae à partir de graines est très lent et compromis par la concurrence (Brncic, 2002 ; Brugière *et al.*, 2000).



Figure 9 : a) Expansion des rhizomes chez *Aframomum* sp., en bordure de débardage b) Emission de flagelles de plusieurs mètres par *H. danckelmaniana*, c) Viviparie chez *Costus lucanusianus*, d) Extension d'un manchon de *H. liebrechtsiana* entourant sur plus de 10 m de hauteur un pied isolé de *Pterocarpus soyauxii* en FOM.

La famille des Marantaceae est composée d'herbacées à tiges simples ou ramifiées, parfois très courtes et portant une ou plusieurs feuilles. Quatre principaux types d'architecture (Figure 10) sont définis par Letouzey (1983) :

- 1) Les feuilles de la plante sont rassemblées en touffe autour de la base de la tige : *Halopegia*, *Megaphrynium* et *Sarcophrynium* ;
- 2) La tige est lianescente, ramifiée et feuillée : *Haumania* ;
- 3) La tige est ramifiée et garnie de rameaux obliques feuillés (allure de bambou) : *Hypselodelphys* et *Trachyphrynium* ;
- 4) La tige est dressée, ramifiée et feuillée : la plupart des *Marantochloa*.

Ajoutons que l'espèce *Ataenidia conferta*, lorsqu'elle est stérile est du type 1, alors que les tiges fertiles sont du type 2.

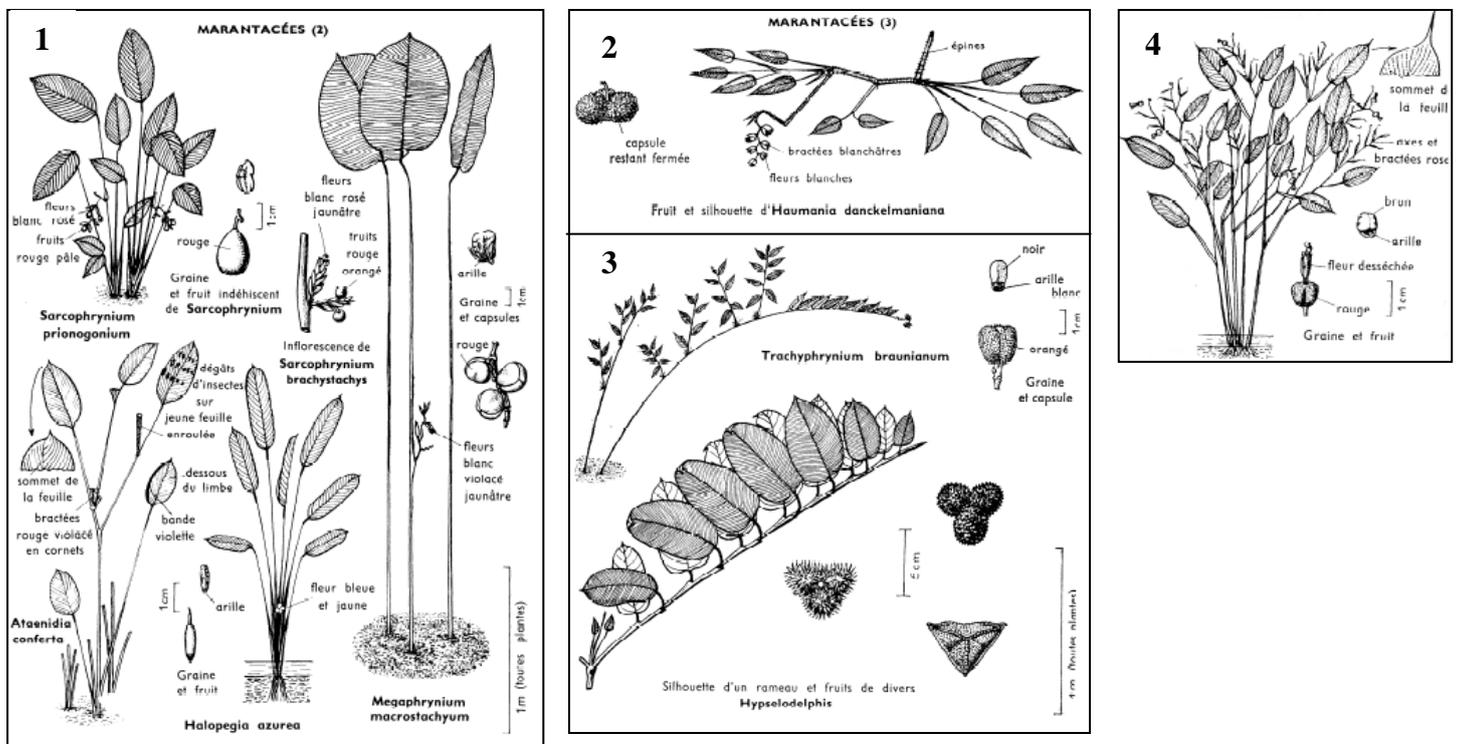


Figure 10 : Les principales espèces de Marantaceae en fonction de leur architecture (Letouzey, 1983) : 1) Espèces dressées, 2) Espèces lianescentes, 3) Espèces ramifiées, 4) Espèce dressé et ramifié *M. purpurea* du genre *Marantochloa*.

Sur terre ferme, deux formes de vie sont individualisées pour les quatre genres de Marantaceae les plus recouvrantes : (1) les grandes herbacées dressées, *Megaphrynium*, *Sarcophrynium* et *Ataenidia* et (2) les herbacées grimpantes, *Haumania* (Figure 10_{1&2}). *Megaphrynium macrostachyum* (Figure 10₁), de loin la plus imposante de la famille, est très commune dans le sous-bois des forêts de terre ferme relativement ouvertes (Léonard & Mullenders, 1950). Cette espèce très recouvrante forme des fourrés denses atteignant 5 m de haut (Brncic, 2002). Les dimensions du limbe sont d'environ 80 x 50 cm (Letouzey, 1983).

Le genre grimpant *Haumania* comprend deux espèces en Afrique centrale atlantique : *H. liebrechtsiana* et *H. danckelmaniana* (Léonard & Mullenders, 1950 ; Letouzey, 1983 ; Ley & Hardy, 2010).

Les espèces de la famille des Zingiberaceae sont également des herbacées rhizomateuses. Trois genres comprennent de grandes herbacées dressées dépassant plusieurs mètres de hauteur : *Aframomum*, *Costus* et *Renalmia* (Koechlin, 1964 ; Letouzey, 1983 ; Figure 11a&b). Finalement, les grandes herbacées dressées de la famille des Commelinaceae pouvant atteindre plusieurs mètres de hauteur appartiennent essentiellement au genre *Palisota* (Figure 11c). Trois grandes espèces de *Palisota* sont observées essentiellement en forêts mixtes de terre ferme secondarisées, ce sont *P. ambigua*, *P. hirsuta* et *P. schweinfurthii* (Harris, 2002, obs. pers.).

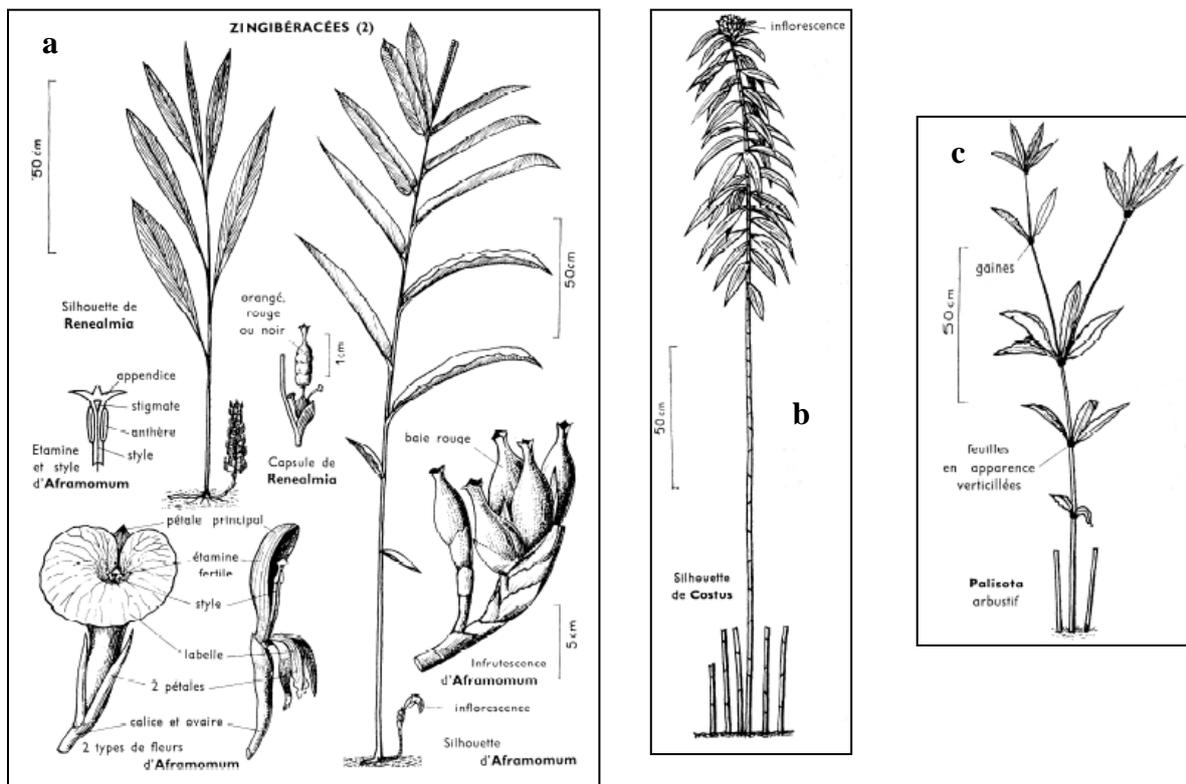


Figure 11 : a) et b) Les Zingiberaceae, c) Les Commelinaceae (Letouzey, 1983).

2.5 Cadre humain

Le nord du pays est très peu peuplé et ne comptait en 2000 que 20% de la population congolaise (MEFE, 2006). Vennetier (1963) avait relevé dans les départements de la Sangha et la Likouala une densité de 1 habitant/km², laquelle est toujours d'actualité (De Wasseige *et al.*, 2012). La population utilise le bois et le charbon de bois comme principales sources énergétiques (MEFE, 2006). Le taux d'urbanisation du Congo est l'un des plus élevés en Afrique, avec environ 60% de la population localisée dans les villes du sud du pays, le long de l'axe Brazzaville - Pointe Noire (Gami, 2002 ; Nkeoua *et al.*, 1995). L'économie nationale est fortement dominée par le secteur pétrolier.

Le secteur industriel représentait 57% du PIB en 2006, devant les services (37% du PIB) et l'agriculture (6%, De Wasseige *et al.*, 2012 ; MEFE, 2006). L'identité culturelle à travers l'appartenance ethnique demeure très forte. Le Congo vit depuis l'aube de l'indépendance avec une division Nord-Sud très marquée entre les ethnies Kongo et Lari au sud et Mbochi au nord. Cette division a entraîné des conflits ethniques consécutifs alimentés par les leaders politiques. Les trois principaux groupes ethniques du Congo sont les Mbochi au Nord, les Téké au centre et les Kongo au Sud (Gami, 2002). Les modes d'appropriation foncière combinent régimes coutumiers traditionnels spécifiques des ethnies, et régime légal conférant une sécurité juridique en regard de la législation nationale en vigueur. L'appropriation foncière coutumière est collective (clan, lignage), régie par les chefs de terres, et commune à un groupe donné. En dépit du fait que les forêts d'Afrique centrale aient été initialement parcourues par les populations pygmées, ce sont ces ethnies d'essarteurs émigrées dans cette région au cours des derniers millénaires qui ont actuellement la main mise sur le foncier (Vennetier, 1963). L'histoire de ces migrations mérite d'être soulignée car l'introduction de l'agriculture itinérante sur brûlis dans cette région forestière est liée à ces "nouveaux" arrivants.

2.5.1 Mouvements migratoires récents des essarteurs

Des études, notamment linguistiques, révéleraient des relations entre les pygmées et les essarteurs, débutant il y a environ 2.500 ans BP. Cette date correspondrait donc au début des premières grandes migrations des peuples non-pygmées dans le massif forestier (Bahuchet & Guillaume, 1979 ; Lewis, 2002). L'information est corroborée par des études génétiques. Verdu *et al.* (2009) montrent par datation des lignées génétiques que la diversification des tribus pygmées a débuté vers 2.800 ans BP, et expliquent cela par la fuite et la subdivision des groupes sous l'effet de l'arrivée massive de nouveaux migrants. Ces populations migrantes avaient besoin de grandes surfaces pour subsister, notamment pour la chasse et l'agriculture sur brûlis (Vennetier, 1963). L'espace occupé augmentait au fur et à mesure de l'accroissement de leurs effectifs et des clans. Leur emprise sur la zone forestière était d'autant plus facilitée par la maîtrise de la métallurgie, inconnue des pygmées. Ces derniers évitaient par ailleurs tous conflits directs. Les derniers grands mouvements migratoires de ces quatre derniers siècles au Nord-Congo sont particulièrement bien connus (Figure 12a). Comme le montre la Figure 12a, ces déplacements ont pu avoir un impact sur une proportion notable de la région forestière.

Quatre ethnies d'essarteurs se partagent actuellement le Nord-Congo : les Sangha au Nord-est, les Maka au Nord-ouest, les Mbochi au Centre, et les Téké au Sud (Lewis, 2002 ; Rat Patron, 1993 ; Vennetier, 1963, Figure 12b).

- 1) Les Sangha ont pour domaine la forêt qui s'étend entre les rivières Oubangui et Sangha. Ils sont venus de l'est de l'Oubangui, le pays était alors déjà occupé par d'autres ethnies d'essarteurs : les Kaka vers la haute Motaba et les Bonguili plus à l'est. Face à cette invasion, les Bonguili se sont repliés vers l'ouest où on les retrouve actuellement le long de la moyenne Sangha, notamment dans la région de Pikounda.

A partir de cette époque, les Sangha dominèrent les marécages de la Likouala-aux-Herbes avec le groupe homogène des Bomitaba et leurs parents Kabounga au nord et Babole au sud.

- 2) Les Maka répartis également au Gabon et au Cameroun sont venus de l'ouest et se sont établis jusque dans la région d'Ouessou. Leur stabilisation a eu lieu au début du XX^e siècle.
- 3) Les Mbochi sont arrivés de l'Est du fleuve Congo. Leur migration vers le XVIII^e siècle a fait fuir les M'beti vers l'ouest. Les Mbochi se sont installés jusqu'à la Mambili au nord et la basse Likouala-aux-Herbes à l'est. Au Sud, ils sont en contact direct avec les Téké.
- 4) Au XVIII^e siècle, les Téké qui contrôlaient la production de cuivre dans la vallée du Niari, sont repoussés sur les plateaux par les Fang au nord et par les Kongo au sud.

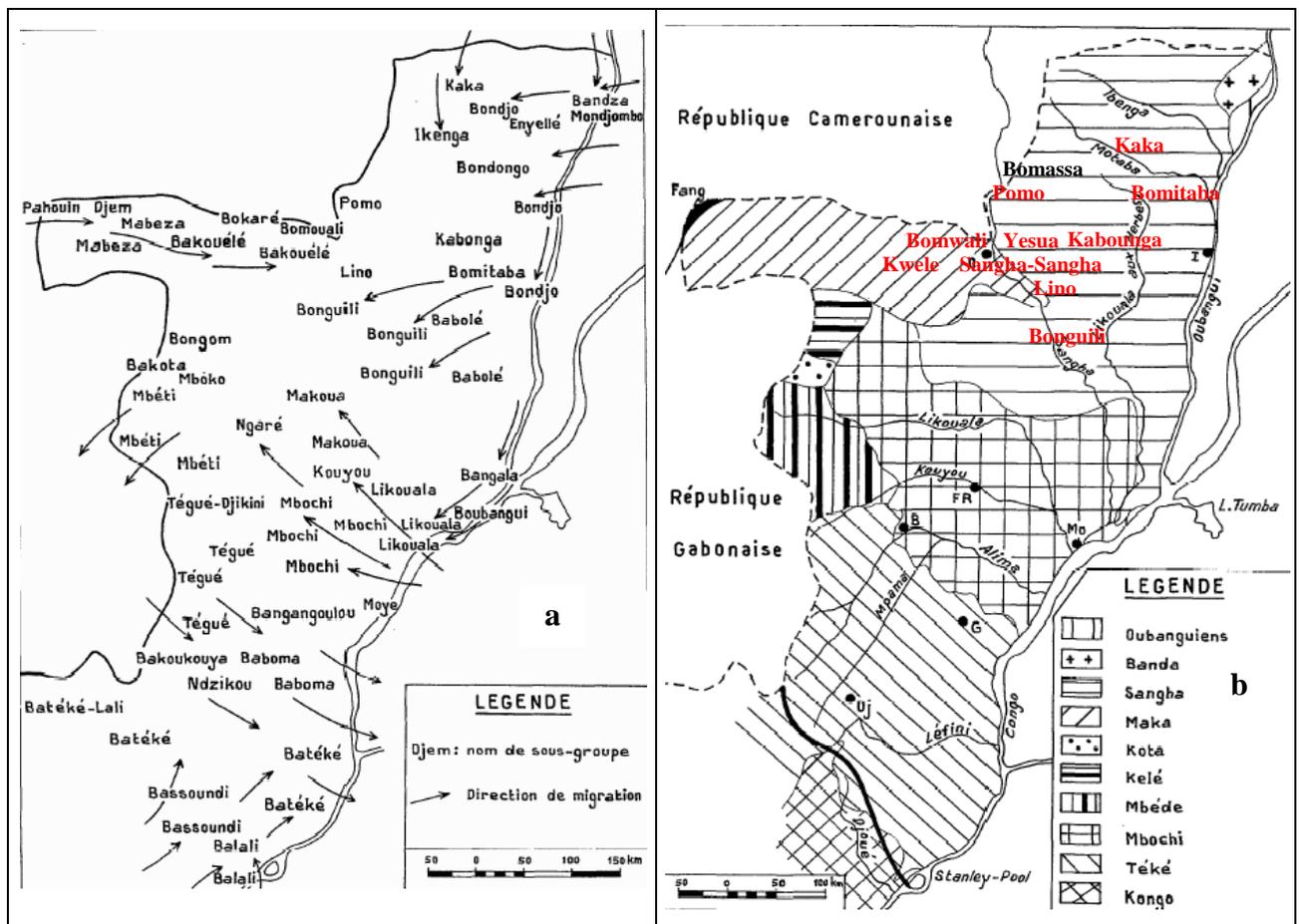


Figure 12 : a) Principaux mouvements migratoires des différents groupes ethniques d'essarteurs (Vennetier, 1963), b) Répartition actuelle de la population en résultant (Vennetier, 1963) et groupes ethniques bantous et oubangiens dans et autour de la zone d'étude (Lewis, 2002).

Les différents groupes ethniques de la zone d'étude sont apparentés aux langues bantoues, sauf les Bomassa au nord qui sont de langue oubangienne (Lewis, 2002 ; Figure 12b). Lors de la colonisation, un regroupement de la population le long des voies de communication s'est opéré.

Cette stabilisation a amplement facilité les multiples contrôles administratifs. La présence du colonisateur a supprimé une cause de migrations - les guerres inter-tribales - mais en a apporté une nouvelle : le poids de la corvée imposée avec généralement un quota minimum et des sanctions si ce dernier n'était pas atteint (Vennetier, 1963).

2.5.2 Chasseurs-cueilleurs

Les preuves archéologiques suggèrent une occupation continue des chasseurs-cueilleurs depuis environ 100.000 ans BP sur au moins quelques sites au sein du massif forestier (Clist, 1999). Alors que Lewis (2002) et Vande weghe (2004) suggèrent que les pygmées contemporains seraient les descendants directs d'un groupe indépendant de chasseurs-cueilleurs natifs de la forêt d'Afrique centrale, Verdu *et al.* (2009) et Batini *et al.* (2011) ont estimé que la divergence de la population ancestrale commune aux peuples pygmées et non-pygmées daterait d'environ 70.000 à 90.000 ans BP. Tout porte à croire que la lignée ayant généré les pygmées est demeurée relativement stable jusqu'en ~27.000 ans BP. Une première divergence est alors survenue, peut-être sous l'effet de la glaciation de cette période, et concorde au début de l'apparition des tribus de l'ouest d'une part (celles à l'ouest des fleuves Oubangui – Congo) et celles de l'est d'autre part (Mbuti de la RDC ; Figure 13a) (Batini *et al.*, 2011). Mais c'est vers 4.000-2.500 ans BP qu'on note une diversification rapide et importante des pygmées de l'ouest, notamment des Aka de la zone d'étude (Figure 13a), ainsi d'ailleurs qu'une diminution brusque de population (Batini *et al.*, 2011 ; Verdu *et al.*, 2009). Le fait que des études linguistiques aient montré que les relations entre pygmées et essarteurs ont débuté vers 2.500 ans BP tend à confirmer que diversification et réduction démographique aient été provoquées par l'arrivée de ces derniers.

Depuis le V^e siècle, les pygmées aident les essarteurs à répondre aux demandes de produits forestiers du monde extérieur. Dès 1933, l'administration coloniale tenta en vain de sédentariser les pygmées et de les convertir à la pratique de l'agriculture. Vers 1940, afin de répondre à la demande française en peaux d'antilopes *Cephalophus* spp., les Aka développèrent la chasse collective au filet empruntée aux essarteurs. L'économie de marché des compagnies concessionnaires imposa par la suite des cultures de rente obligatoires. Les pygmées étaient alors utilisés comme main d'œuvre gratuite à l'entière disposition des essarteurs (Bahuchet, 1991 ; Bahuchet & Guillaume, 1979 ; Lewis, 2002).

Actuellement présents en Afrique centrale, du Cameroun à la RDC (Figure 13a), les pygmées regroupent différentes entités culturelles vivant de chasse et de collecte. Ils présentent une adaptation optimale à un écosystème parfaitement connu. Les ressources naturelles sont exploitées sans transformation du milieu par l'agriculture. Les activités sont très souvent collectives mais non dirigées par un chef. Les groupes Mbuti, Baka et Aka sont semi-nomades et vivent en contact avec les essarteurs (Bahuchet, 1991 ; Motte, 1980). Ils ne travaillent habituellement pas l'argile, excepté certains Twa du Rwanda, spécialisés dans la poterie (Figure 13a). Les Aka peuplent actuellement le Nord-Congo et le Sud-ouest de la RCA sur une aire qui s'étend de 4°N jusqu'à l'équateur, entre 16° et 19°E. Le territoire traditionnel du sous-groupe Mbendjele se rapporte au bassin de la rivière Ndoki et à ses environs, et donc à la zone d'étude (Bahuchet, 1991, 1993 ; Lewis, 2002).

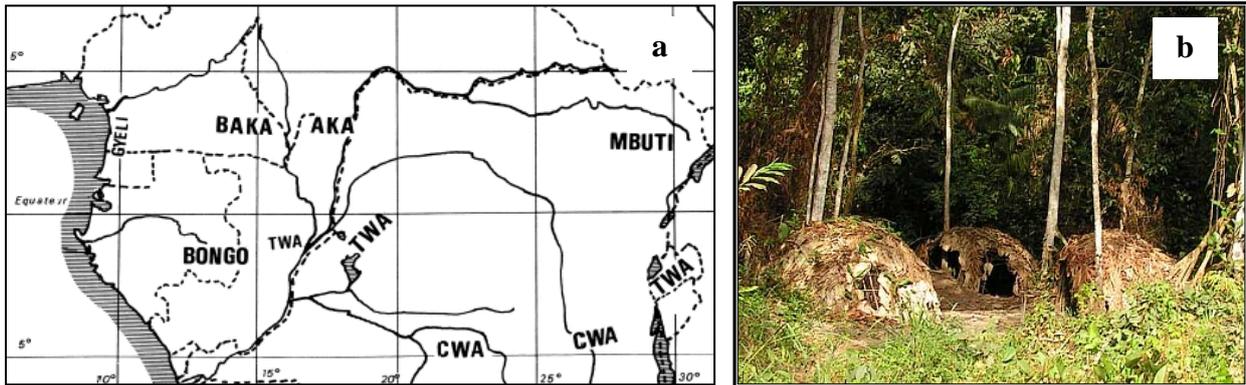


Figure 13 : a) Répartition géographique actuelle des principaux groupes pygmées en Afrique centrale (Bahuchet, 1991), b) Campement Mbendjele récemment abandonné, huttes à armature en jeunes tiges ligneuses du sous-bois, recouvertes de feuilles de Marantaceae.

Les cases Mbendjele sont des huttes hémisphériques entièrement végétales et à pièce unique. L'armature de bois entrelacés supporte des feuilles de Marantaceae imbriquées les unes sur les autres (Venetier, 1963 ; Figure 13b). L'unité socio-économique est composée d'un campement d'une dizaine de cases, pour un groupe de 30-70 personnes. Les campements sont temporaires et durent rarement plus de quelques mois. Les déplacements d'un groupe donné s'effectuent toujours à l'intérieur d'une même zone forestière (Bahuchet, 1991). Ils permettent d'exercer des activités saisonnières telles que la pêche en période d'étiage (Vautravers, 2008). De plus, à l'une des extrémités de ce finage forestier se situe le village des essarteurs alliés. Les échanges, uniquement économiques, sont donc exclusifs à une famille/lignage d'essarteurs. Les produits de première nécessité (poteries, fer, produits de l'agriculture et biens manufacturés) sont échangés depuis la période précoloniale (XIX^e siècle) contre du gibier et des produits de cueillette. Saisonnièrement, les hommes Mbendjele peuvent défricher et abattre de nouveaux champs pour les essarteurs, alors que les femmes participent à la récolte et au transport de la production (Bahuchet, 1991). Les Mbendjele résident toutefois en forêt plus de la moitié de l'année. Les Mbendjele de la zone d'Ibamba peuvent même demeurer plusieurs années consécutives sans sortir de la forêt (Lewis 2002). Du fait de la rareté des tubercules sauvages (*Dioscorea* spp.) dans les peuplements forestiers à *G. dewevrei*, les Mbendjele éviteraient d'y installer leurs campements, bien qu'ils les parcourent pour la chasse et la récolte de miel ou de champignons (*Cantharellus* sp.) (Eyi Ndong, 2009 ; Lewis, 2002).

2.5.3 Activités de subsistance affectant le milieu forestier

Au Nord-Congo, les activités traditionnelles de subsistance comprennent, la chasse, la pêche et la cueillette et se déroulent sur un rayon de plusieurs dizaines de kilomètres autour de chaque village. De plus, ainsi que mentionné précédemment, les essarteurs pratiquent l'agriculture itinérante sur brûlis, contrairement aux semi-nomades. L'agriculture a une action évidente sur la transformation du milieu forestier (Carrière, 2002 ; Neumann *et al.*, 2012 ; Schnell, 1976). Les activités de cueillette, impliquant directement ou indirectement le végétal, sont très diversifiées et influenceraient également l'abondance et la distribution géographique des espèces végétales ciblées (Balée, 1989 ; Dounias, 1995).

La chasse et la pêche

Du ressort exclusif des hommes, la chasse était auparavant organisée en groupe pour la subsistance du village. Les chasses collectives à l'aide de filets et de chiens ciblaient essentiellement des antilopes, *Cephalophus* spp. La chasse a ensuite évolué pour devenir plus individuelle et moins sélective avec l'introduction du fusil et du câble métallique. Par ailleurs, la multitude de cours d'eau et de marécages de la Cuvette a favorisé le développement de techniques de pêche très variées, exploitant chaque type de milieu aquatique. La pêche sur la rivière Sangha, traditionnellement attribuée aux ethnies bantoues Moye, Bonguili (à Pikounda) et Likouba, se voit actuellement concurrencée par des allochtones, notamment d'Afrique de l'Ouest. Contrairement à la pêche des autres cours d'eaux et marécages forestiers qui demeure réservée aux ayants-droits (Vautravers, 2008 ; Vautravers & Gillet, 2009 ; Vennetier, 1963).

La culture des produits vivriers

L'agriculture extensive de subsistance est sans doute la principale activité des populations locales d'essarteurs. Les hommes assurent la défense et les travaux physiques lourds tels que les gros défrichages et la chasse, tandis que les femmes effectuent le restant des tâches agricoles : semis, entretiens, récolte (Vennetier, 1963). Les techniques agricoles et les habitudes alimentaires ont été profondément modifiées à partir du XVI^e siècle par l'introduction de nouvelles plantes vivrières. Le manioc *Manihot esculenta* constitue actuellement l'aliment de base de la population, bien qu'ayant été introduit tardivement au Nord Congo, peu après le début du XX^e siècle. Cette culture s'est partiellement substituée aux ignames cultivées (*Dioscorea* spp.) et aux bananes plantains (*Musa sapientum*) (Guillaumet, 1998 ; Katz, 1998 ; MEFE, 2006). Les espèces fréquemment associées sont le maïs, (*Zea mays*), le taro (*Colocasia esculenta*) et la patate douce (*Ipomoea batatas*).

Le défrichage concerne des parcelles d'environ 0,5 ha par famille. Cette surface bien plus importante que celle générée par un chablis naturel (de 200 à 400 m² ; Denslow, 1987) constitue déjà une première modification notable de la dynamique forestière naturelle. Par ailleurs, de nombreux grands arbres d'intérêt et/ou à bois dur sont préservés dans les parcelles défrichées. Il s'agit là d'une seconde modification significative, puisqu'elle affecte la composition de la végétation arborée. Les résidus séchés de l'abattis sont partiellement brûlés en saison sèche. Il est à noter que les fragments de charbons subsistants constituent ainsi un support de traçabilité des zones anciennement cultivées. Le seul intrant direct dont bénéficient les parcelles en agriculture extensive est la cendre issue du brûlis. Son impact positif sur les rendements est toutefois très limité dans le temps. Au bout de quelques années, les sols appauvris sont abandonnés à la végétation spontanée. La jachère évolue alors vers une reconstitution forestière, alliée à une restauration de la fertilité des sols. Toutefois, le défrichement de jachères de plus en plus jeunes modifie le paysage forestier dense en jeune forêts secondaires et autres fourrés. Ce raccourcissement du temps de jachère s'opère depuis les colonies, lorsque les villages ont été concentrés et sédentarisés le long des voies de communications. La dégradation du milieu forestier due à l'agriculture est en conséquence actuellement la plus élevée en périphérie des grandes villes (Carrière, 2002 ; Schnell, 1976).

La cueillette de produits forestiers

La forêt tropicale regorge de divers produits traditionnellement recherchés par les populations rurales. Actuellement, la cueillette est exacerbée par les demandes extérieures (urbaines, voire internationales). L'importance relative des produits collectés dépend de la végétation et des coutumes locales. Plus de 800 espèces médicinales seraient présentes sur le territoire congolais (Nkeoua *et al.*, 1995).

Le palmier à huile, *Elaeis guineensis*, occupe une place particulière parmi les produits récoltés en forêt, que ce soit en Afrique de l'Ouest ou en Afrique centrale. Il a de tout temps été l'une des espèces multi-ressources les plus convoitées des populations humaines. L'huile du palmier est utilisée dans l'alimentation quotidienne, mais peut servir aussi de graisse ou de combustible pour torches. La sève du palmier à huile fournit une boisson alcoolisée (vin de palme) et ses feuilles, du matériel pour la toiture des habitations. Les usages en médecine traditionnelle sont nombreux (Ataga & van der Vossen, 2007 ; Sowunmi, 1999). L'huile palmiste de couleur blanche provient quant à elle de l'amande du noyau et est recherchée dans l'industrie alimentaire (margarine, graisses, chocolat) et chimique (savons). Historiquement dans le Nord-Congo, les femmes recherchaient et cassaient les noyaux afin d'alimenter le commerce florissant (Vennetier, 1963). Le palmier à huile est une espèce héliophile, hygrophile et nitrophile affectionnant les terrains périodiquement inondés. Il est donc commun aux lisières des marécages et sur les berges des rivières. Les palmeraies naturelles sont abondantes le long de la Likouala-aux-Herbes et de la Motaba et deviennent plus rares dans la forêt de la Sangha (Ataga & van der Vossen, 2007 ; Ergo, 1997 ; Vennetier, 1963). Comme beaucoup d'espèces héliophiles à tendance ripicole, l'*Elaeis* se régénère également dans de larges ouvertures où il constitue un des premiers stades de la succession forestière. La dormance de sa graine est levée par le feu et l'adulte présente une résistance à celui-ci. Il prospère donc aussi dans les jachères post-culturales et en lisières de savane où il est favorisé par l'action de l'homme (Lebrun & Gilbert, 1954 ; Schnell, 1976 ; Sowunmi, 1999 ; Swaine, 1992). Les déplacements des villages ont donc contribué à multiplier les petits bosquets d'*E. guineensis*. Des noix de palme fossilisées retrouvées en Ouganda et datées du Miocène récent (6 MA), attestent de l'origine africaine de cette espèce (Ergo, 1997 ; Maley & Chepstow-Lusty, 2001 ; Sowunmi, 1999 ; Vennetier, 1963). Deux autres espèces de palmiers sont aussi recherchées pour leurs graines oléagineuses, leur sève, la vannerie ou leurs jeunes tiges comestibles, ce sont *Laccosperma secundiflora* et *Raphia hookeri*

Les espèces ligneuses du site d'étude dont celles à utilisations anthropiques ont été listées par Gillet & Doucet (2012). Les connaissances ethnobotaniques des populations forestières, et particulièrement des Mbendjele, sont encore très développées. Bon nombre d'espèces ligneuses présentent un intérêt de par leur fruit/graine comestible et/ou leur écorce entrant dans la pharmacopée. Les utilisations du végétal sont toutefois toujours très diversifiées. Citons notamment un latex utilisé comme poison pour enduire les flèches des arbalètes (*Periploca nigrescens*), des fruits ichtyotoxiques (*Brenania bryeri*), des résines pyrogènes (*Guibourtia demeusei*, *Canarium schweinfurthii*) et un légume-feuilles très prisé (*Gnetum* spp.). Pour les grandes herbacées, les feuilles de Marantaceae, et particulièrement de *M. macrostachyum*, sont largement prélevées et commercialisées comme emballage alimentaire (kwanga, liboke).

Lors de l'installation de nouveaux campements, les Mbendjele recherchent activement les poches de Marantaceae afin de confectionner le toit de leurs huttes (cf. 2.5.2). De plus, le pétiole fendu des Marantaceae sert de lien et est utilisé pour la vannerie. Ce sont les femmes pygmées qui récoltent traditionnellement les tiges feuillées de Marantaceae. De plus, la pulpe du fruit de *M. macrostachyum* est comestible, tout comme celle de certains *Aframomum*, dont les graines sont un stimulant apprécié (Brncic, 2002 ; Koechlin, 1964 ; Léonard & Mullenders, 1950 ; Vennetier, 1963).

Parmi les insectes consommés, les chenilles comestibles constituent le groupe le plus recherché par les populations du Nord-Congo. Avant leur métamorphose, les différentes espèces de chenilles tombent au sol à la même période, et sont alors récoltées (saison des chenilles centrée en août). Les principales espèces appréciées sont inféodées à des essences actuellement exploitées pour leur bois d'œuvre. La plus recherchée est la chenille mboyo *Gonimbrasia oyemensis* d'*Entandrophragma cylindricum*. Les larves de Coléoptères des palmiers *Raphia* (vers blancs) sont également collectées, ainsi que les mâles ailés des termites *Macrotermes*, prélevés lors de leur essaimage (Bango *et al.*, 2006 ; Dounias, 2003 ; Malaisse, 1997 ; N'gasse, 1998 ; Palla *et al.*, 2002a).

L'avènement de la colonisation a accru les récoltes villageoises, avec le ciblage de nouveaux produits : caoutchouc, copal, noix de palme, de cola et d'ongokea. Ces recherches spécifiques ont perduré jusqu'au XX^e siècle par le biais des compagnies concessionnaires (Bahuchet, 1991). Le caoutchouc sauvage était prélevé sur *Funtumia elastica* que l'on saignait comme l'hévéa, *Hevea* sp. et sur des lianes à latex du genre *Landolphia*. Le copal, translucide de couleur ambrée ou jaune clair, est de la résine exsudée essentiellement par un arbre des sols hydromorphes, *Guibourtia demeusei*. Les pygmées le collectaient habituellement pour les essarteurs qui le revendaient aux colons. Le copal était utilisé dans l'industrie des vernis, mais a été finalement remplacé par des résines synthétiques. Les noix (graines) de *Cola* proviennent de la cabosse (follicule) de deux arbres, *C. ballayi* et *C. acuminata* ; le premier étant présent spontanément en forêt dense humide. Comme pour le copal, la production se limitait à la Likouala et dépendait des récoltes pygmées. Les noix d'un arbre de taille moyenne *Ongokea gore* ont de même été activement prélevées dans le passé. La graine contient une grande quantité d'huile (56 à 76%) anciennement utilisée dans la fabrication des peintures, dont elle active le séchage (Vennetier, 1963).

2.5.4 Secteur forestier

De grandes sociétés concessionnaires se sont partagées le pays en 1889 par décret du Ministre des Colonies, et pour une durée de 30 ans. Elles avaient des rôles d'exploitants agricole, forestier et industriel, mais aussi d'autorité administrative. Le nord Congo était ainsi divisé en 12 concessions privées. Ces sociétés, soumises à la spéculation boursière, se sont avérées assez inefficaces et ont même été néfastes à l'économie locale. Une seule subsistait à l'aube de la première guerre mondiale, la Compagnie Française du Haut-Congo (CFHC). En 1910, les 11 autres sociétés concessionnaires fusionnèrent pour former la Compagnie Forestière Sangha-Oubangui (CFSO) couvrant une superficie de 17 millions d'hectares (Vennetier, 1963).

Afin d'échapper aux corvées, de nombreux villages d'essarteurs s'établirent secrètement en forêt, dans l'aire occupée par les pygmées Aka (Bahuchet & Guillaume, 1979 ; Lewis, 2002).

A partir des années 1940, les forêts du sud du pays fortement sollicitées pour leur bois d'œuvre, ont en grande partie été surexploitées, contrairement au massif forestier du nord du pays. Les premiers déboisements le long de l'Oubangui et de la Sangha ont alimenté les bateaux avides en combustible (jusqu'à 12 stères/heure) de la première moitié du XX^e siècle (De Wasseige *et al.*, 2012 ; Gibert, 1984 ; Nkeoua *et al.*, 1995 ; Vennetier, 1963). Dès 1930, quelques petites entreprises, installées en basse Sangha, ont tenté un début d'exploitation des forêts du nord. Ce n'est qu'en 1950 que des permis plus importants ont été attribués mais la surface concédée (60.000 ha en 1963) et le nombre d'exploitants restaient faibles. Mis à part les « coupeurs de bois » qui se contentaient de petits permis d'une dizaine de pieds, quatre sociétés mécanisées disposaient de permis plus vastes allant de 1.000 à 10.000 ha. La société J. de Rosée exploitant un permis à proximité d'Ikelemba, fut la plus active en 1962 avec 12.760 m³ exploités, principalement des grumes d'*E. cylindricum* et d'*E. utile*. A cette époque, les autres espèces exploitées étaient *Terminalia superba*, *T. scleroxylon* et *Pericopsis elata* (Le Ray, 1962 ; Vennetier, 1963). Dans la mesure où l'exploitation industrielle au nord du pays ne s'est réellement développée que dans les années 1970, cette région dispose encore de forêts peu exploitées. L'implantation tardive de l'exploitation dans le nord du pays est principalement liée à l'accessibilité difficile et à l'éloignement des ports maritimes. En 2008, la contribution des produits forestiers ligneux au PIB était seulement d'environ 6%, l'activité étant largement supplantée par l'exploitation d'hydrocarbures le long de la façade Atlantique.

Actuellement, la surface jugée exploitable est estimée à 9 millions d'hectares (Figure 14), alors que la superficie nationale attribuée au secteur forestier est d'environ 12 millions d'hectares (De Wasseige *et al.*, 2012). Le secteur forestier joue un rôle important dans le développement des zones rurales reculées, notamment par la création d'emplois et d'infrastructures de première importance (écoles, centres de santé). Depuis quelques années, l'évacuation du bois du massif forestier du Nord-Congo se fait via le Cameroun au détriment du fleuve Congo et du chemin de fer Brazzaville - Pointe Noire (Gami, 2002 ; Mampouya, 2001). Les normes d'aménagement et de gestion des forêts de production ont été aussi améliorées grâce au code forestier adopté en 2000 (loi n°16-2000). Outre l'instauration de mesures d'exploitation rationnelle des ressources ligneuses (définition d'assiettes annuelles de coupe, de diamètres minimums d'exploitation, d'une rotation d'au moins 30 ans, etc.), cette nouvelle législation cherche à combiner gestion concertée et participative des forêts, et conservation du patrimoine forestier et de la diversité biologique. Le plan d'aménagement d'une concession forestière ou Unité Forestière d'Aménagement (UFA), qui doit couvrir au moins 200.000 ha, est ainsi basé sur des inventaires multi-ressources (*cf.* 3.3.1.c) et sur des études écologiques et socio-économiques (MEFE, 2006).

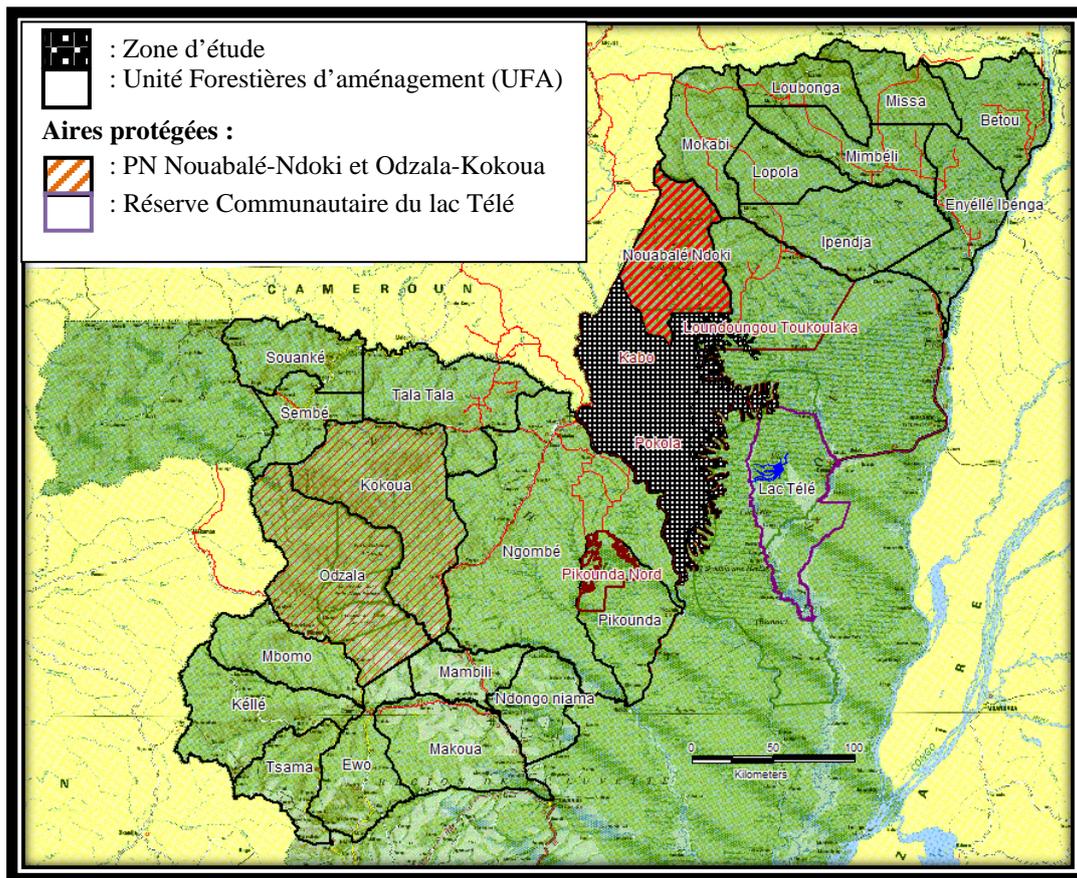


Figure 14 : Carte de l'occupation du territoire dans le massif forestier ord de la République du Congo sur fonds topographique 1 : 1.000.000, d'après Cellule d'Aménagement-CIB et IGN (1993).

2.6 Site d'étude

Le site d'étude est localisé au Nord-Congo, à la frontière avec le Sud-est du Cameroun et la pointe Sud-ouest de la RCA. D'une superficie avoisinant 880.000 ha, il se compose d'un groupe de trois UFA accolées (Kabo, Pokola et Toukoulaka) attribuées à la société forestière Congolaise Industrielle des Bois CIB-OLAM. La Figure 15 illustrant le site d'étude et sa périphérie, présente également la répartition des dispositifs installés dans le cadre de la thèse. Le site a pour frontière ouest la rivière Sangha. Le nord est limitrophe au Parc National de Nouabalé-Ndoki (CARPE, 2006). La partie Est s'invagine dans les marécages de la Likouala-aux-Herbes, avec la plus grande avancée de terre ferme, nommée «Terres des Kabounga». Ces imposants marécages rejoignent la rivière Sangha au sud du site d'étude (Figure 15). Ils ont été classés en tant que Réserve Communautaire du lac Télé (UNESCO ; Figure 14).

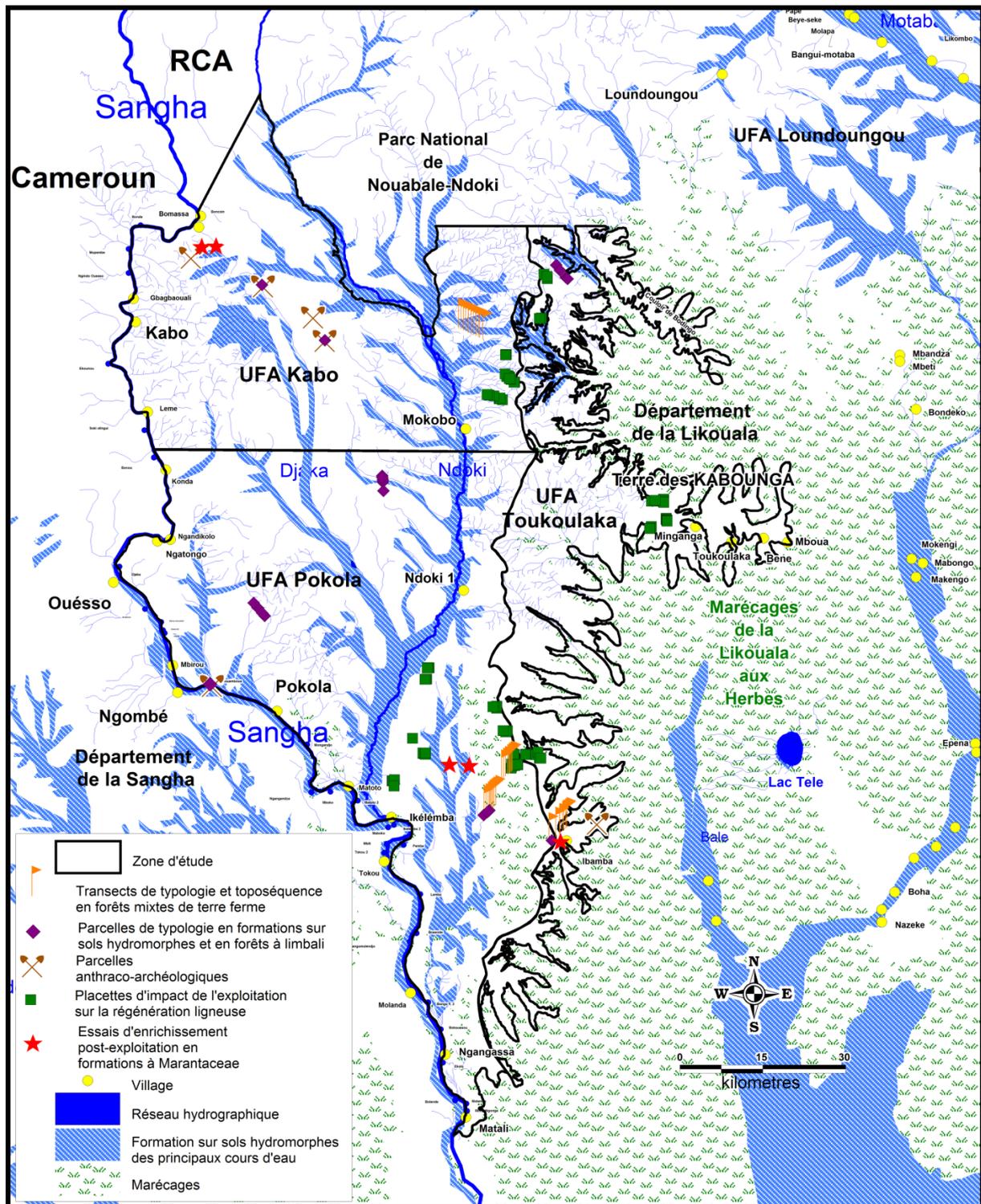


Figure 15 : Site d'étude et dispositifs, d'après Cellule d'Aménagement-CIB et SCETAGRI (1983).

Implantée depuis 1968, la CIB est l'une des entreprises les plus importantes du Congo septentrional. La CIB appartenait depuis 2006 au groupe danois de négoce de bois DLH et a été rachetée en 2010 par le groupe singapourien OLAM. L'ensemble de ses concessions atteint une surface estimée à 1,3 million d'ha et comprend trois UFA et une Unité Forestière d'Exploitation UFE. L'UFE Pikounda Nord, isolée des trois UFA par la rivière Sangha n'a pas été étudiée (93.970 ha ; Figure 14).

Sur l'autre rive, les UFA Pokola (377.550 ha) et Kabo (296.000 ha) sont situées dans le Département de la Sangha. Dans le département de la Likouala, deux UFA ont fusionnées pour former l'UFA Loundoungou-Toukoulaka (552.676 ha). Mais seule la partie Toukoulaka a été incluse dans notre site d'étude. Les deux principaux sites industriels de la société, Pokola et Kabo, se situent le long de la Sangha. Ils totalisent six scieries, 25 unités de séchage d'une capacité totale de 3.000 m³, et un atelier de moulurage. Le site de Loundoungou, en dehors de la zone d'étude, se développe par la mise en place d'une nouvelle scierie (Paget & Desmet, 2006). Les principales essences commerciales exploitées par la CIB sont essentiellement des Meliaceae : *E. cylindricum*, *E. utile*, *E. angolense*, *Guarea cedrata* et *Khaya anthotheca*, mais aussi *T. scleroxylon*, *Milicia excelsa*, *Millettia laurentii* et *Azelia bipindensis*. En 2006, le volume exploité était estimé à 355.000 m³ et réparti en 49 essences dont 24 dépassaient les 500 m³. 85% de la production de grumes est transformé sur place. Le reste est exporté sous forme de grumes (57.000 m³). La majorité de la production (95%) est évacuée par la route camerounaise jusqu'au port de Douala distant de 1.300 km, tandis que les 5% restants traversent le pays à destination du port de Pointe Noire situé à 1.500 km.

La Cellule Aménagement CIB a été créée en 2000. Huit principales tâches lui ont été confiées : la cartographie, les inventaires des ressources forestières, les études socio-économiques, la planification de l'exploitation, la gestion de la faune, l'exploitation forestière à impact réduit (EFIR), le suivi et le contrôle, et la préparation à la certification FSC (Forest Stewardship Council) (Paget & Desmet, 2006). La certification FSC a été obtenue en 2006 pour la première (Kabo) et en 2011 pour l'ensemble de ses trois UFA. Les populations rurales sédentaires non-pygmées se retrouvent actuellement aux abords des concessions de la société, avec près de 5.000 personnes le long de la rivière Sangha et des Terres des Kabounga. A peu près le même effectif de populations de chasseurs-cueilleurs Mbendjele est disséminée dans le massif forestier géré par la société (Figure 15 ; Lewis, 2002 ; Paget & Desmet, 2006).

3. Typologie et caractérisation de la végétation actuelle

3.1 Résumé

Cette étude fournit une typologie de la végétation du Nord-Congo par une analyse floristique, structurelle et fonctionnelle. Sur base de la composition floristique, la végétation peut être divisée en formations végétales sur sols hydromorphes, en forêts mixtes de terre ferme et en forêts monodominantes à *Gilbertiodendron dewevrei* qui peuvent être intégrées dans chacun des deux premiers grands types végétaux. Les formations de terre ferme sont les plus diversifiées, avec trois principaux groupements végétaux définis suivant une approche originale multi-strates. Ce sont (1) les formations arborées à Marantaceae et *Aframomum cf. subsericeum*, ayant un couvert arboré de 14%, (2) les forêts denses plus ou moins clairsemées à Marantaceae, dont le couvert arboré varie de 45 à 88%, et enfin (3) les forêts denses humides semi-décidues, avec un couvert arboré compris entre 81 et 95% et une faible occurrence d'herbacées géantes. Ces trois groupements végétaux diffèrent également les uns des autres par leur richesse spécifique et l'abondance relative des types biologiques, du tempérament vis-à-vis de la lumière, et de la phénologie du feuillage. Les perturbations naturelles étudiées sont significativement plus fréquentes dans les forêts denses que dans les formations ouvertes ou clairsemées, suggérant que ce type de perturbation ne serait pas le principal moteur de l'installation ou du maintien du tapis d'herbacées géantes.

3.2 Introduction

La diversité des forêts congolaises, et en particulier du massif septentrional, est encore peu connue (Bégué, 1967 ; Gillet & Doucet, 2012 ; Nkeoua *et al.*, 1995 ; Sita & Moutsambote, 1988). Les formations végétales forestières ont donc été très peu étudiées dans la sous-région et se rapportent essentiellement au Parc National d'Odzala, riche en formations à canopée ouverte à Marantaceae (FOM, Figure 8), avec les travaux de Dowsett-Lemaire (1996), Hecketsweiler *et al.* (1991), Kouka (2000), Lejoly (1996) et van Asbroeck *et al.* (2000). Les forêts semi-décidues du massif nord font partie d'un vaste massif au cœur de l'Afrique centrale qui s'étend du Nord-est du Gabon (Dowsett-Lemaire, 1996 ; Gloriod, 1974 ; White, 1983) au Sud-est Cameroun (Guillot, 1982 ; Letouzey, 1968) et au Sud-ouest de la RCA (Brncic, 2002 ; Harris, 2002 ; Yongo & de Foucault, 2001). A l'est du fleuve Congo, en RDC, la plus vaste partie de la Cuvette centrale congolaise et sa périphérie sont également rattachées aux forêts semi-décidues (Evrard, 1968 ; Gibert, 1984 ; Lebrun & Gilbert, 1954). La ressemblance s'étend également à l'Afrique de l'Ouest avec notamment les forêts semi-décidues de Côte d'Ivoire, du Ghana et du Nigéria (Gibert, 1984 ; Hall & Swaine, 1981 ; Jones, 1955 ; White, 1983). Les limites exactes des forêts semi-décidues sont toutefois difficiles à identifier (Letouzey, 1968 ; Senterre, 2005 ; White, 1983). Ces forêts possèdent une strate dominante essentiellement caducifoliée, généralement munie de dispositifs couvre-bourgeons (Lebrun & Gilbert, 1954), et présentent un sous-bois ligneux sempervirent (White, 1983) ou un tapis dense d'herbacées géantes (Brncic, 2002). L'abondance locale de grands arbres émergents de terre ferme influe donc sur le caractère décidu.

Parmi ces grands arbres décidus, citons *Triplochiton scleroxylon*, *Terminalia superba*, *Pericopsis elata*, *Pterocarpus soyauxii* et le genre *Entandrophragma* (Gibert, 1984).

La végétation de terre ferme de la zone d'étude appartient à ce massif de forêts semi-décidues, mais est organisée en une mosaïque hétérogène avec des forêts denses et des formations à Marantaceae dotées de différents degrés d'ouverture de la canopée (Hecketsweiller *et al.*, 1991 ; Letouzey, 1968). La difficulté d'identifier des formations végétales distinctes a conduit certains auteurs à les conserver sous la dénomination commune de forêts mixtes de terre ferme (Evrard, 1968 ; Harris, 2002).

Les formations sur sols hydromorphes ont une emprise considérable au sein de la Cuvette (Evrard, 1968 ; White, 1983), où elles occupent environ un tiers de la superficie (Whitmore, 1997). Les forêts marécageuses et périodiquement inondées s'étendent le long du réseau hydrographique, en de vastes plaines marécageuses ou sous forme de clairières marécageuses, plus ponctuelles (Gillet, 2006 ; Harris, 2002 ; Letouzey, 1968). L'aire de distribution de ces dernières en Afrique centrale se rapporte aux forêts semi-décidues (Vandeweghe, 2004). Les formations sur sols hydromorphes comprennent des forêts denses à sempervirence souvent plus marquée (White, 1983) dont des forêts monodominantes à *Gilbertiodendron dewevrei* (limbali). Celles-ci sont abondantes en périphérie nord de la Cuvette, du Sud-est du Cameroun à l'Est de la RDC, où elles se situent le long des cours d'eau et sur les versants à faible pente, entre les forêts mixtes de terre ferme et les forêts marécageuses (Harris, 2002 ; Hart *et al.*, 1989 ; Rollet, 1963 ; Vennetier, 1963). La forêt périodiquement inondée de la rivière Sangha présente un cortège floristique original. Elle se limite habituellement à une frange rivulaire d'une dizaine de mètres pour s'étendre par endroits à la faveur d'affluents et d'émissaires temporaires et marécageux. Elle subit des variations annuelles de niveau d'eau de l'ordre de 5 m (Carroll, 1997 ; Harris, 2002).

L'objectif de cette étude est la description et l'analyse fonctionnelle et structurelle des grandes formations forestières rencontrées dans la zone d'étude. Les objectifs spécifiques sont :

- identifier les types de peuplements forestiers présents en tenant compte des différents faciès à Marantaceae,
- caractériser et comparer les traits structuraux et fonctionnels des principales formations végétales de terre ferme,
- évaluer l'impact des perturbations naturelles sur l'occurrence du tapis de Marantaceae,
- étudier particulièrement la dynamique des peuplements monodominants à *Gilbertiodendron dewevrei* ou limbali.

3.3 Matériels et méthodes

3.3.1 Dispositifs d'étude

Deux types de dispositif ont servi à la collecte des données :

1. des parcelles rectangulaires délimitées dans les peuplements aisément identifiables sur sols hydromorphes ou monodominants à *G. dewevrei* ;
2. des transects servant d'assise à l'installation de placettes pour le reste de la végétation hétérogène sur terre ferme.

Il a été attribué, durant l'inventaire, un type de formation à chaque unité d'échantillonnage, sur base de leur physionomie et de la littérature existante (voir paragraphes suivants). Cette procédure permettra de vérifier dans quelle mesure la dénomination des peuplements lors de la collecte des données coïncide avec les analyses statistiques.

a) Parcelles ciblant les forêts monodominantes et/ou sur sols hydromorphes

Des parcelles ont été matérialisées dans différents types de formations végétales d'origine édaphique et dans les forêts à *G. dewevrei* (limbali) (Figure 17). Rappelons que les forêts dominées par *G. dewevrei* sont observées aussi bien sur sols hydromorphes que sur terre ferme. Au sein de ces parcelles, le peuplement ligneux ($d_{hp} \geq 5$ cm) a été inventorié suivant le même protocole que pour les parcelles des transects (voir 3.3.1.b Inventaire du peuplement ligneux). Les dimensions des parcelles n'étaient pas toujours homogènes, la forme et l'étendue des formations étudiées pouvant être des contraintes. Elles ont donc été établies de façon à être centrées sur les formations édaphiques ou monodominantes ciblées. Un total de 122 parcelles de dimension de 25 x 5 m et 40 parcelles de 20 x 10 m ont été installées, couvrant une superficie totale de 2,325 ha. Parallèlement, le pourcentage de recouvrement des grandes espèces d'herbacées a été estimé sur 50% de la surface sondée. Afin de caractériser particulièrement la structure des peuplements à *G. dewevrei* de terre ferme, nous y avons également inventorié la régénération ligneuse via 14 placettes de 20 m² (voir 3.3.1.b : Inventaire de la régénération ligneuse et des grandes herbacées).

b) Transects en forêts mixtes de terre ferme

Quinze kilomètres de transects rectilignes, répartis en quatre tronçons (L1 à L4 ; Figure 17) ont été tracés en forêts mixtes de terre ferme. Les deux zones traversées figuraient parmi les rares poches de la zone d'étude non encore exploitées. La distance parcourue, mesurée au topofil, est matérialisée tous les 25 m par un jalon. Ces transects ont servi de support à deux types d'inventaire (Figure 16).

- *Inventaire du peuplement ligneux.* La bande de 2,5 m de part et d'autre du transect a été délimitée afin de former des unités d'échantillonnage contigües de 5 x 25 m (125 m²). Un total de 558 parcelles sur transect a été installé, soit une superficie de 6,975 ha. Tous les ligneux (arbres et lianes) de $d_{hp} \geq 5$ cm y ont été mesurés et identifiés.

Similairement à la démarche décrite pour les zones humides (cf. 3.3.1.a), il a été attribué *a priori* à chaque placette sur transect un type de formation consécutivement à l'estimation des recouvrements arboré et herbacé. Le type "formation à canopée ouverte à Marantaceae" ou FOM désigne un habitat dont le couvert ligneux < 80% en présence d'un tapis dense d'herbacées géantes. Le second type, "forêt dense" ou FD présente un couvert arboré $\geq 80\%$ et peu d'herbacées géantes.

- Inventaire de la régénération ligneuse et des grandes herbacées. Des parcelles de 2 x 10 m (20 m²) ont été délimitées tous les 50 m le long des transects, en bordure droite des parcelles sur transect (Figure 16). Elles visaient la caractérisation des strates herbacée et ligneuse du sous-bois. Le seuil d'inventaire était la plantule d'une feuille. Tous les ligneux de moins de 5 cm de diamètre dhp ont été identifiés. Une superficie totale de 5.440 m² répartie en 272 placettes a été inventoriée, et quatre paramètres y ont été relevés. (i) La hauteur des ligneux de la strate du sous-bois a été mesurée ou estimée du collet au bourgeon terminal. Jusqu'à 1,50 m de hauteur, les ligneux ont été mesurés par classe de 10 cm. Au delà, les hauteurs des tiges ont été estimées par classes de 50 cm de hauteur. (ii) Le recouvrement des herbacées géantes en pourcent, pour les taxons appartenant aux Marantaceae, Zingiberaceae et Commelinaceae. Les classes de recouvrement ont été estimées à 5% près. La strate de Marantaceae grimpantes recouvrant la composante ligneuse peut se superposer à la strate des herbacées géantes dressées au sol. (iii) Le couvert arboré, défini comme la projection orthogonale sur le sol de toutes les composantes ligneuses, a été exprimé en pourcentage de la surface de la placette (Greig-Smith, 1983). Les classes de couverture arborée ont été estimées à 10% près. (iv) Finalement, la présence ou l'absence de deux types de perturbations naturelles a été relevée dans chaque parcelle : les pistes permanentes d'éléphants et les chablis.

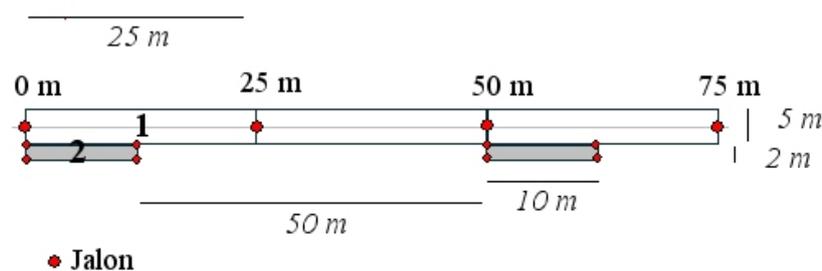


Figure 16 : Schéma du début d'un transect de typologie en forêts mixtes de terre ferme non exploitées incluant (1) les parcelles contigües du peuplement ligneux et (2) les placettes de la régénération ligneuse et des grandes herbacées, tous les 50 m (d'après Doucet, 2003b).

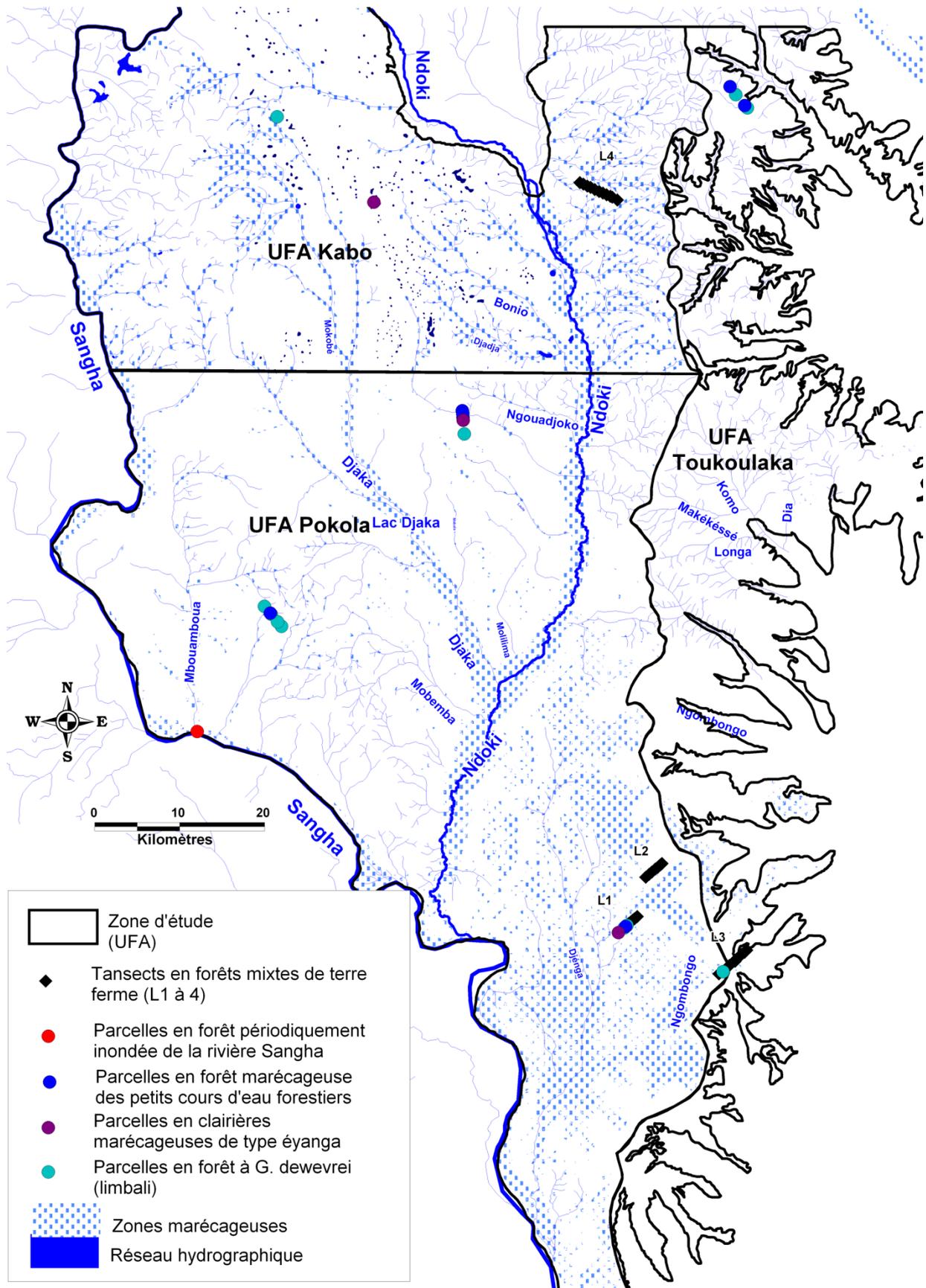


Figure 17 : Localisation des dispositifs d'étude : quatre transects en forêts mixtes de terre ferme et parcelles dans les autres formations végétales, d'après Cellule d'Aménagement-CIB.

c) Les inventaires d'aménagement

Les inventaires d'aménagement de la société forestière sont basés sur un échantillonnage systématique, effectué le long de transects parallèles espacés de 2,5 km. Ils sont généralement orientés Est-Ouest, perpendiculairement au réseau hydrographique principal. L'unité d'échantillonnage est une parcelle de 25 m de large sur 200 m de long et est centrée sur le layon. Les parcelles géo-référencées sont contiguës et implantées uniquement en forêts mixtes de terre ferme, constituant l'essentiel de la forêt de production de la société. Les arbres de diamètre dhp \geq à 40 cm sont inventoriés sur l'ensemble de la parcelle, les produits forestiers non ligneux, sur une bande de 5 m de large à droite du layon. Le taux de sondage est de 0,97% pour les arbres \geq à 40 cm de diamètre, et de 0,49% pour les produits forestiers non ligneux. Les signes de présence de grands mammifères (crottes, nids, empreintes ou observation directe) sont relevés le long des layons d'aménagement selon les méthodes standardisées du line-transect adoptées par les organismes de conservation en Afrique centrale (White & Edwards, 2000). D'autres détails sur ces inventaires d'aménagement sont disponibles dans les rapports et plans d'aménagement (par exemple, Paget & Desmet, 2004).

Dans le cadre de la présente étude, nous avons réalisé une carte de la végétation en compilant les imageries par satellite LANDSAT ETM+ (Laporte & Lin, 2004) et les fonds topographiques au 1/200.000 (IGN, 1963), et en tenant compte de nos résultats d'identification des unités de végétation. Ces résultats constituent ainsi une sorte de vérification terrain des données satellitales. Chaque image a été classée par la méthode dite «non supervisée», suivant une série de paramètres statistiques spécifiés par l'opérateur. Une classification automatique a ensuite divisé l'image en différentes catégories qui sont interprétées en termes de type de végétation, en utilisant principalement des informations de terrain et la vidéographie. Les bandes 3 (rouge), 4 (proche infrarouge), 5 et 7 (moyen infrarouge) ont été utilisées (Laporte & Lin, 2004 ; Paget & Desmet, 2006). Les cartes thématiques ont été produites avec le logiciel MapInfo Prof. V 8.0. (Projection : UTM Zone 33 Nord, ellipsoïde de référence WGS 84).

Par ailleurs, nous avons utilisé un jeu de données particulier issu des inventaires d'aménagement. Il s'agit de la distribution de l'éléphant de forêt *Loxodonta cyclotis*. Cette information a été comparée à nos résultats relatifs aux préférences de l'éléphant pour certains types de végétation ou non (cf. 3.3.1.b). Si les deux informations venaient à concorder, des pistes d'aménagement spécifiques pourraient être émises.

3.3.2 Identification botanique

De nombreux ouvrages de systématique botanique ont été consultés, principalement la Flore Forestière de Côte-d'Ivoire (Aubréville, 1959), la Flore du Gabon (1961-92) et la Flore du Congo (RDC) et du Ruanda-Urundi (1948-63). Les spécimens à détermination incertaine ont été comparés à la bibliographie existante et aux herbiers de référence conservés à l'Herbier National de Belgique (Meise ; BR). De plus, dans le cadre de cette étude, 704 échantillons de référence y ont été déposés (Gillet & Doucet, 2012). La liste botanique publiée des 702 ligneux identifiés est téléchargeable à l'adresse suivante : <http://www.ingentaconnect.com/content/botbel/plecevo/supp-data/sd00070>.

Le nom scientifique accepté est mentionné avec les parrains en accord avec Brummitt & Powell (1992). Le statut du nom suit la classification internationalement reconnue de la base de données des plantes africaines du « Conservatoire et Jardin Botaniques de la Ville de Genève ». Lorsque la détermination d'une espèce est inconnue, « sp. » est utilisé. Si elle est incertaine, « cf. » est ajouté.

3.3.3 Analyse des données

a) Ordination du peuplement ligneux pour l'ensemble de la végétation

Une Analyse de Correspondance Détendancée (ACD) des espèces du peuplement ligneux est effectuée pour l'ensemble des 720 parcelles des deux types de dispositif, totalisant une superficie de 9,3 ha. Ce type d'analyse évalue l'affinité des formations végétales et détecte les éventuels gradients de composition. Elle est basée sur les données floristiques. L'ACD est une technique d'ordination indirecte de gradient, indépendante des facteurs environnementaux (Kent & Cocker, 1992). La réponse du modèle est unimodale, contrairement à l'Analyse en Composante Principale (ACP). Un effet d'arche (Gauch, 1982) est apparu dans l'analyse de correspondance initiale, l'option « détendancée » a alors été utilisée pour corriger cet effet, les options « détendancée par segments » et « sous-estimer les espèces rares » étant alors sélectionnées. Les données espèces, soit les présences, n'ont pas été transformées. L'analyse a été exécutée avec le logiciel Canoco 4.5 (ter Braak & Smilauer, 2002).

Cette première analyse a démontré l'existence d'un continuum de végétation qui peut néanmoins être divisé en deux principaux types de formation, ceux sur sols hydromorphes et ceux sur terre ferme. Les méthodes d'analyse descriptive de ces types sont détaillées ci-dessous. Il est à noter que la caractérisation des forêts à *G. dewevrei* fait l'objet de paragraphes dédiés. Bien que ces forêts monodominantes puissent être floristiquement assimilées aux deux précédents types (cf. 3.4.1), nous les avons traitées séparément compte tenu de leurs spécificités : la large répartition de ces peuplements dans la zone d'étude et la dominance de *G. dewevrei* au sein de ces peuplements.

b) Description du peuplement ligneux sur sols hydromorphes

Les indices de caractérisation botanique définis ci-dessous ont été utilisés afin d'analyser la composition du peuplement ligneux par formation végétale identifiée sur sols hydromorphes (Doucet, 2003a ; Gillet *et al.*, 2003 ; Lejoly, 1993 ; Reitsma, 1988).

$$(i) \text{ La densité relative } Dr [\%] = 100 \times \frac{\text{Nombre d'individus d'une espèce}}{\text{Nombre total d'individus dans l'échantillon}}$$

$$(ii) \text{ La dominance relative } Dor [\%] = 100 \times \frac{\text{Surface terrière d'une espèce}}{\text{Surface terrière totale de l'échantillon}}$$

$$(iii) \text{ La fréquence relative } Fr [\%] = 100 \times \frac{\text{Fréquence d'une espèce}}{\text{Total des fréquences de toutes les espèces}}$$

$$(iv) \text{ L'importance relative } Ir = Dr + Dor + Fr$$

La fréquence d'une espèce correspond au nombre d'unités d'échantillonnage contenant cette espèce. L'Ir est compris entre 0 et 300. Outre les paramètres structuraux du peuplement ligneux, des résultats concernant le recouvrement des grandes espèces d'herbacées sont mentionnés par formation végétale.

c) Description des forêts monodominantes à *G. dewevrei*

Les forêts monodominantes à *G. dewevrei* ont d'abord été décrites suivant les mêmes paramètres qu'en 3.3.3.b. Ensuite, la dynamique de l'espèce a été évaluée pour chaque type de substrat (sol hydromorphe vs. terre ferme) en comparant leurs structures diamétriques par le Test de Kolmogorov-Smirnov. En ce qui concerne particulièrement les forêts monodominantes sur terre ferme, nous avons cherché à estimer l'évolution probable de la population de *G. dewevrei* face à la dynamique des autres espèces ligneuses. Pour ce faire, deux spectres de densité de la régénération, l'un pour *G. dewevrei* et l'autre pour les autres taxons ligneux, sont illustrés et commentés.

d) Classification multi-strates des forêts mixtes de terre ferme

Contrairement aux végétations précédemment évoquées, les formations sur terre ferme se caractérisent par une complexité et une forte hétérogénéité structurale. De plus, la composante herbacée occupe une place parfois très significative. Délimiter de telles formations sur la base unique de la composition floristique des ligneux du peuplement peut paraître biaisée dans un tel contexte. L'approche multi-strates originale que nous proposons semble donc la plus appropriée pour définir des communautés végétales distinctes au sein de cet écosystème complexe. Une démarche multi-strates relativement différente a déjà été suggérée par exemple par Senterre (2005).

Quatre strates ont été considérées à partir desquelles 10 variables ont été définies.

- i. La strate "peuplement ligneux". Les deux variables différentes sont : le nombre de pieds du peuplement ligneux et la couverture arborée.
- ii. La strate "régénération ligneuse" des espèces arborées. La seule variable considérée ici est l'effectif de la régénération ligneuse d'une hauteur ≥ 50 cm.
- iii. La strate "liane traçante". Une seule variable a été prise en compte, l'effectif des lianes dont la hauteur est d'au moins 50 cm. Les données ont été sommées pour sept espèces : *Acacia kamerunensis*, *Adenopodia scelerata*, *Macaranga angolensis*, *Manniophyton fulvum*, *Alchornea cordifolia*, *Millettia comosa* et *Phyllanthus muellerianus*.
- iv. La strate "herbacée". Il a été défini six variables correspondant aux recouvrements des six espèces d'herbacées les plus représentées dans l'ensemble des inventaires. Il s'agit de : *Aframomum cf. subsericeum*, *M. macrostachyum*, *H. liebrechtsiana* et *H. danckelmaniana*, *S. schweinfurthianum* et *A. conferta*.

Il a donc été attribué à chaque parcelle sur transect une valeur pour chacune de ces variables. Les données liées aux points *ii*, *iii* et *iv* proviennent de la placette de régénération adjacente.

Après avoir calculé les coefficients de corrélation de rangs de Spearman entre ces variables, une classification a été réalisée via un dendrogramme, obtenu par la méthode de Ward, et basé sur les distances euclidiennes (Ward, 1963). Les groupes floristiques ont été individualisés en dessous de valeurs seuils de distance d'agrégation. La valeur moyenne des variables de la classification est par la suite présentée par groupe (Tests de Kruskal-Wallis et de Mann-Whitney ; StatSoft, 2004).

e) Ecologie de la végétation des forêts mixtes de terre ferme

L'écologie des formations végétales issues de la classification multi-strates des forêts mixtes de terre ferme, a été appréhendée par cinq approches complémentaires.

- i. Le logiciel Indval a été utilisé pour rechercher les espèces indicatrices et les assemblages d'espèces ligneuses du peuplement ligneux (abondances) caractérisant les groupes floristiques. La Valeur Indicatrice, IndVal (IV), prend en compte la spécificité et la fidélité des espèces pour tous les niveaux de la classification hiérarchique. Un dendrogramme synthétique illustrant les espèces ligneuses caractéristiques pour les différents niveaux de division a été construit (Dufrêne & Legendre, 1997).
- ii. La structure de ces groupes floristiques a été comparée à l'aide de cinq paramètres structuraux (Tests de Kruskal-Wallis et de Mann-Whitney). Ils découlent pour la plupart des variables utilisées lors de la classification multi-strates. Ce sont la densité par hectare et la surface terrière du peuplement ligneux, les pourcentages de recouvrement des herbacées dressées et des herbacées grimpantes, et la densité de régénération ligneuse par 100 m² (> 50 cm de hauteur, sans les lianes traçantes).
- iii. La répartition des traits fonctionnels du peuplement ligneux a été évaluée afin de mettre en évidence des stratégies potentiellement différentes entre les groupes floristiques (Test d'indépendance χ^2). Les cinq traits d'espèce considérés sont
 - le type biologique : grand arbre, arbre moyen, petit arbre, arbuste et liane,
 - le tempérament face à la lumière : héliophile stricte, héliophile modérée, semi-héliophile, sciaphile modérée, sciaphile stricte et héliophile contrariée,
 - le mode de dispersion des graines : autochore, zoochore et anémochore,
 - l'endémisme : vaste, guinéo-congolais et guinéen inférieur,
 - la phénologie foliaire : décidue ou sempervirente.

Les renseignements relatifs aux traits des espèces ligneuses proviennent de la bibliographie existante dont les Flores d'Afrique centrale, Aubréville (1959), Bouquet (1966), Fay (1997), Harris (2002), Lebrun & Gilbert (1954), et ont été confrontés aux inventaires et observations de terrain. Ces traits et leurs composantes sont définis à l'annexe I. La liste des espèces ligneuses du peuplement associées à leurs traits de vie est présentée à l'annexe II. L'exhaustivité des traits est complète pour le type biologique et le mode de dispersion. Elle est de 97% pour l'endémisme, de 96% pour le tempérament face à la lumière et de 93% pour la phénologie foliaire.

- iv. La richesse spécifique du peuplement ligneux a été calculée par le biais d'estimateurs. Les deux indices ciblés, indépendants de la surface inventoriée, sont S_{Chao2} , basé sur l'abondance et S_{ICE} , indice de couverture basé sur l'incidence. Ces indices d'estimation de la richesse spécifique totale sont parmi les moins biaisés, le premier serait mieux adapté aux petits échantillons (Colwell & Coddington, 1994). Ils sont définis comme suit :

$$S_{\text{Chao2}} = S_{\text{obs}} + \left(\frac{Q_1^2}{2Q_2} \right)$$

$$S_{\text{ICE}} = S_{\text{freq}} + \left(\frac{S_{\text{infr}}}{C_{\text{ICE}}} \right) + \left(\frac{Q_1}{C_{\text{ICE}}} \right) + \gamma_{\text{ICE}}^2$$

S_{obs} est la richesse spécifique observée, Q_1 est le nombre d'espèces présentes dans exactement un échantillon (unique), Q_2 est le nombre d'espèces présentes dans exactement deux échantillons (doublet), S_{freq} est le nombre d'espèces fréquentes (retrouvée dans plus de 10 échantillons), S_{infr} est le nombre d'espèces rares (retrouvée dans 10 échantillons ou moins), C_{ICE} est l'estimateur de couverture basé sur l'incidence de l'échantillon et γ_{ICE}^2 est le coefficient de variation des espèces rares. Ces indices ont été calculés avec le logiciel EstimateS 8.2.0. Les options par défaut « dix espèces rares » et « 50 permutations des parcelles » ont été conservées (Colwell, 2006).

La courbe aire-espèces est illustrée pour l'indice S_{ICE} . La totalité de l'inventaire est considéré afin de cumuler les plus grandes surfaces possibles (558 parcelles). Les parcelles supplémentaires sont rattachées à la classification par l'intermédiaire des paramètres structuraux précédemment définis.

- v. Finalement, les perturbations naturelles, moteur de la dynamique forestière actuelle, sont étudiées par la comparaison de l'abondance des chablis et des pistes d'éléphant entre groupements végétaux (Test d'indépendance χ^2). La distribution de l'éléphant de forêt *Loxodonta cyclotis*, issue des inventaires d'aménagement, est ensuite présentée à l'échelle de la zone d'étude, et commentée.

Pour les points *i* et *ii*, la comparaison a concerné le maximum de sept variantes floristiques observées lors de la classification multi-strates. Pour les *iii* à *v*, nous avons considéré trois groupements végétaux en tenant compte d'une distance d'agrégation plus importante (*cf.* 3.4.4).

3.4 Résultats

3.4.1 Ordination du peuplement ligneux pour l'ensemble de la végétation

Un total de 5.581 pieds ligneux de $d_{hp} \geq 5$ cm a été inventorié sur 9,3 hectares (720 parcelles) pour l'ensemble de la végétation sondée sur le site d'étude (Figure 17), représentant 357 espèces et 55 familles. Les familles les mieux représentées sont respectivement les Fabaceae, Euphorbiaceae (Phyllanthaceae et Putranjivaceae comprises), Ebenaceae, Annonaceae et Meliaceae. Les genres les plus abondants sont *Diospyros*, *Thomandersia*, *Gilbertiodendron*, *Millettia*, *Strombosia*, *Drypetes* et *Trichilia*. Au sein de cet inventaire, 74 parcelles sont exemptes de ligneux, principalement en FOM, et trois autres à tige ligneuse unique sont atypiques et ont donc été retirées du jeu de données.

Dès lors, l'ordination a concerné 355 espèces ligneuses réparties en 643 parcelles. Les résultats de cette Analyse de Correspondance Détendancée (ACD) sont synthétisés au Tableau 1.

Tableau 1 : Synthèse des résultats de l'ACD pour les quatre premiers axes (643 parcelles du peuplement ; 8,3 ha ; 355 espèces).

Axes	1	2	3	4	Inertie totale
Valeur propre	0,89	0,71	0,61	0,60	59,8
Longueurs des gradients	10,8	10,0	12,4	7,5	
Pourcentage cumulé de la variance des données espèces	1,5	2,7	3,7	4,7	

La variabilité totale participe à 59,8% de l'ensemble des données. Les deux premiers axes à valeurs propres plus élevées, respectivement 0,89 et 0,71, sont valorisés graphiquement, malgré un gradient plus important le long de l'axe 3. Les quatre premiers axes ne représentent que 4,7% de la variance. Il y a donc une importante variance résiduelle non expliquée par la présence des espèces ligneuses au sein des parcelles. Les gradients sont très grands (> 9), confirmant le caractère unimodal du modèle. Les représentations graphiques de cette ACD sont illustrées à la Figure 18 pour la végétation et à l'annexe III pour les espèces ligneuses du peuplement.

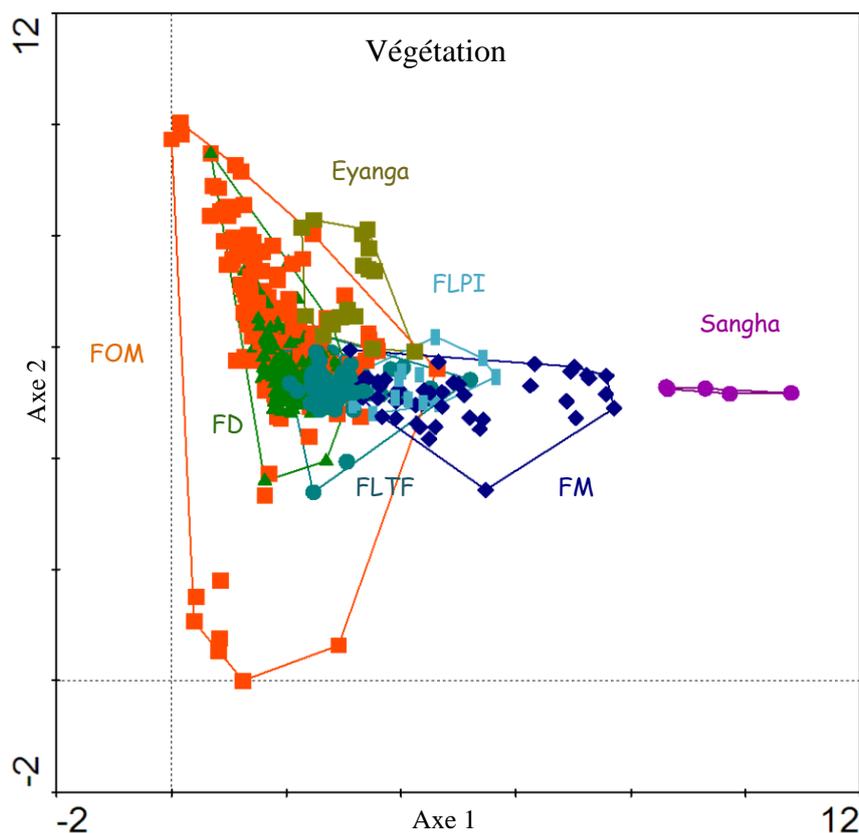


Figure 18 : Diagramme d'ordination ACD de la végétation ligneuse dans le plan factoriel des axes 1 et 2. Les types de végétation *a priori* attribués aux unités d'échantillonnage sont représentés : **FOM**=Formations à canopée ouverte à Marantaceae, **FD**=Forêts denses, **FLTF**=Forêts à *G. dewevrei* de terre ferme, **FLPI**=Forêts à *G. dewevrei* périodiquement inondées, **Sangha**=Forêt périodiquement inondée de la rivière Sangha, **FM**=Forêt marécageuse des petits cours d'eau forestiers, **Eyanga**=Clairière marécageuse exempte de cours d'eau.

Les affinités floristiques entre les grands types de végétation définis *a priori* apparaissent à la Figure 18. Les trois types de forêts de terre ferme (FOM, FD & FLTF) se concentrent au début de l'axe 1 alors que les quatre formations sur sols hydromorphes (éyanga, FLPI, FM & Sangha) s'étalent le long de cet axe. L'axe 1 représente donc un gradient croissant d'hydromorphie des sols. Les deux types denses de terre ferme (FD & FLTF) forment des groupes compacts, leur proximité respective traduit une forte similarité floristique en dépit de l'importante abondance de *G. dewevrei* dans les FLTF. Cette remarque est valable pour les forêts marécageuses (FM) et les forêts à *G. dewevrei* périodiquement inondées (FLPI), qui floristiquement, ne présenteraient pas de grandes différences. Les FOM sont très étalées suivant l'axe 2. D'une part, cet étalement indique une importante hétérogénéité floristique, et d'autre part, l'axe 2 pourrait ordonner la végétation en fonction de la représentation de la composante ligneuse (Figure 18).

Seule la forêt périodiquement inondée de la rivière Sangha se démarque nettement du reste de la végétation du fait de sa composition floristique originale. La végétation ligneuse des clairières marécageuses éyngas s'apparente à celle de certaines FOM, mais semble s'en démarquer dans une certaine mesure. Les espèces situées à la droite du diagramme d'ordination sont franchement hygrophiles, citons par exemple *Guibourtia demeusei*, *Diospyros gillettii*, *Irvingia smithii* et *Trichilia retusa*. Les rares espèces présentes en FOM tirent le deuxième axe dans les deux sens. Ce sont des espèces pionnières comme *Ricinodendron heudelotii*, *Macaranga angolensis* et *Margaritaria discoidea* (Figure 18, annexe III).

Dans la suite des résultats, nous caractérisons séparément les formations végétales sur sols hydromorphes (3.4.2), celles monodominantes à *G. dewevrei* du fait de leurs spécificités (3.4.3), avant d'approfondir le cas des forêts mixtes de terre ferme.

3.4.2 Formations sur sols hydromorphes à l'exclusion de celles monodominantes à *G. dewevrei*

Trois formations végétales sur sols hydromorphes sont décrites ci-après : la forêt périodiquement inondée de la rivière Sangha, la forêt marécageuse des petits cours d'eau forestiers et la forêt périodiquement inondée des clairières marécageuses de type éyanga.

a) Forêt périodiquement inondée de la rivière Sangha (Sangha)

Quatre-vingt-cinq pieds répartis en 14 espèces ont été répertoriés sur une surface de 1.000 m², soit une densité de 850 pieds/ha et une surface terrière (G) de 44 m²/ha (dhp ≥ 5 cm). Les espèces les plus importantes, inventoriées sur cette bande inondable de la rivière Sangha (Figure 17) sont exposées au Tableau 2.

Tableau 2 : Importance relative et composantes des 11 espèces ligneuses prépondérantes en forêt périodiquement inondée de la rivière Sangha.

	Densité relative [%]	Dominance relative [%]	Fréquence relative [%]	Importance relative
<i>Uapaca heudelotii</i>	36	31	19	86
<i>Albizia laurentii</i>	22	14	15	51
<i>Irvingia smithii</i>	8	12	7	28
<i>Guibourtia demeusei</i>	4	14	7	25
<i>Parinari congensis</i>	4	10	7	21
<i>Scytopetalum pierreanum</i>	2	6	7	15
<i>Baphia</i> cf. <i>pubescens</i>	8	2	4	14
<i>Diospyros gillettii</i>	5	2	7	14
<i>Hexalobus</i> sp. A	1	6	4	11
<i>Deinbollia laurentii</i>	2	0	7	10
<i>Trichilia retusa</i>	4	1	4	9

Uapaca heudelotii est de loin le plus important de la formation (29% de l'Ir totale) avec une surface terrière élevée de 14 m²/ha et des tiges regroupées en agrégats. *Albizia laurentii* est ensuite le mieux représenté avec de nombreuses tiges de diamètre peu élevé, contrairement à *Irvingia smithii*, *Guibourtia demeusei*, *Parinari congensis* et *Scytopetalum pierreanum* qui présentent quelques gros pieds. A l'exception de *G. demeusei* et *D. gillettii*, toutes les autres espèces du Tableau 2 sont uniquement observées en bordure de la rivière Sangha, et semblent donc être inféodées à cette formation. La présence d'une nouvelle espèce *Hexalobus* sp. A (Harris, 2002 ; Gillet & Doucet, 2012) confirme son caractère original (Tableau 2). L'espèce herbacée la plus représentée, *Trachypodium braunianum*, est une Marantaceae peu recouvrante et peu envahissante, avec 20±15% de recouvrement.

b) Forêt marécageuse des petits cours d'eau (FM)

Les inventaires forestiers en forêt marécageuse s'étendent de 25 à 275 m de part et d'autre des berges de six petits cours d'eau à lit mineur de 2 à 3 m de large en période d'étiage (Figure 17). Pour une superficie totale de 5.500 m², 562 pieds répartis en 87 taxons ont été inventoriés, représentant une densité de 1.022 pieds/ha et une surface terrière de 17 m²/ha (dhp ≥ 5 cm). Les espèces ligneuses les plus importantes sont exposées au Tableau 3.

Tableau 3 : Importance relative et composantes des 16 espèces ligneuses prépondérantes en forêt marécageuse des petits cours d'eau forestiers.

	Densité relative [%]	Dominance relative [%]	Fréquence relative [%]	Importance relative
<i>Lasiodiscus palustris</i>	23	13	7	43
<i>Dichostemma glaucescens</i>	13	8	6	27
<i>Cleistanthus caudatus</i>	4	8	4	15
<i>Baphia laurifolia</i>	4	5	6	14
<i>Guibourtia demeusei</i>	2	7	2	11
<i>Macaranga assas</i>	3	5	2	10
<i>Scottellia orientalis</i>	2	4	2	8
<i>Thomandersia hensii</i>	3	0	4	7
<i>Diospyros gilletii</i>	2	3	2	7
<i>Diospyros iturensis</i>	2	1	3	6
<i>Strombosiopsis tetrandra</i>	1	3	2	6
<i>Eriocoelum microspermum</i>	2	1	2	6
<i>Nauclea cf. gilletii</i>	1	2	2	5
<i>Homalium africanum</i>	2	1	2	5
<i>Garcinia smeathmannii</i>	2	1	2	5
<i>Hallea stipulosa</i>	2	2	1	5

Les 16 espèces prépondérantes participent seulement à 60% de l'Ir totale. Cette formation présente de nombreuses espèces ligneuses de faibles dimensions. La plus importante avec seulement 14% de l'Ir totale, *Lasiodiscus palustris*, est un arbuste formant de petites poches le long des cours d'eau ($G = 2 \text{ m}^2/\text{ha}$). *Homalium africanum*, *Eriocoelum microspermum* et *Scottellia orientalis* sont également des éléments arborescents caractéristiques de cette formation mais moins fréquents. *Macaranga assas* se concentre dans les jeunes ouvertures. *C. caudatus*, *Baphia laurifolia*, *G. demeusei* et *D. gilletii* affectionnent aussi le bord de la rivière Sangha et/ou les forêts monodominantes à *G. dewevrei*. Plus ubiquistes, *Dichostemma glaucescens*, *Thomandersia hensii*, *Diospyros iturensis* et *Garcinia smeathmannii* sont des espèces également retrouvées en forêts mixtes de terre ferme (Figure 21, Tableau 3). *Trachypodium braunianum* est toujours la grande herbacée la plus représentée au sein de cette formation hydromorphe.

c) Forêt périodiquement inondée des clairières marécageuses (Eyanga)

Les clairières marécageuses sont des dépressions marécageuses de taille variable et de forme circulaire à elliptique. A eau stagnante, les éyangas sont voués à l'assèchement en saison sèche. La forêt périodiquement inondée de trois éyangas a été inventoriée. Elle comprenait 297 pieds répartis en 36 taxons pour une superficie de 3.250 m^2 , soit une densité de 914 pieds/ha et une surface terrière de $20 \text{ m}^2/\text{ha}$ ($\text{dhp} \geq 5 \text{ cm}$). Les espèces ligneuses les plus importantes sont présentées au Tableau 4.

Tableau 4 : Importance relative et composantes des 13 espèces ligneuses prépondérantes en forêt périodiquement inondée des clairières marécageuses de type éyanga.

	Densité relative [%]	Dominance relative [%]	Fréquence relative [%]	Importance relative
<i>Lophira alata</i>	8	57	8	74
<i>Garcinia ovalifolia</i>	23	8	14	44
<i>Diospyros iturensis</i>	16	3	12	31
<i>Panda oleosa</i>	4	9	5	18
<i>Prioria buchholzii</i>	8	3	6	17
<i>Angylocalyx pynaertii</i>	4	4	7	16
<i>Cleistanthus inundatus</i>	9	3	1	13
<i>Berlinia craibiana</i>	4	3	6	13
<i>Tricalysia longituba</i>	5	1	4	10
<i>Alchornea cordifolia</i>	3	0	5	9
<i>Desplatsia dewevrei</i>	2	2	4	8
<i>Aganope lucida</i>	2	0	4	6
<i>Diospyros crassiflora</i>	2	1	2	5

Les 13 espèces prépondérantes participent à 88% de l'Ir totale. *Lophira alata* est de loin l'espèce la plus importante avec 25% de l'Ir totale et une surface terrière $G = 12 \text{ m}^2/\text{ha}$. Elle est toujours accompagnée de l'arbuste grégaire *Garcinia ovalifolia*. L'association de ces deux espèces semble caractéristique. Toutefois, des fourrés monospécifiques de *Cleistanthus inundatus* les remplacent par endroit. *Tricalysia longituba* et *Prioria buchholzii* sont des arbustes grégaires de clairières marécageuses. Des arbres de plus grande taille se retrouvent également dans d'autres formations sur sols hydromorphes et/ou de terre ferme sur sols frais : *Panda oleosa*, *Berlinia craibiana* et *Diospyros crassiflora*. Alors que *Angylocalyx pynaertii* et *Desplatsia dewevrei* sont davantage reliés aux forêts mixtes de terre ferme (Figure 21). Remarquons finalement la présence d'*Alchornea cordifolia* et d'*Aganope lucida* qui deviennent ici de grandes lianes (Tableau 4).

Le recouvrement herbacé total est de $60 \pm 30\%$ sous un peuplement à *L. alata*. Les trois espèces les plus recouvrantes sont des Marantaceae, respectivement *Trachypodium braunianum* ($30 \pm 20\%$), *Marantochloa purpurea* ($15 \pm 15\%$) et *Sarcophrynium schweinfurthianum* ($10 \pm 15\%$). *M. purpurea* semble relativement fidèle à cette formation, contrairement aux deux autres espèces retrouvées ailleurs. Cette végétation forestière ceinturant les clairières de type éyanga sera dès lors nommée «forêt périodiquement inondée à *Lophira alata* et *Marantochloa purpurea*».

3.4.3 Forêts monodominantes à *G. dewevrei*

Pour rappel, il existe deux types de forêts monodominantes à *G. dewevrei* relativement bien agrégées sur la Figure 18 : celles périodiquement inondées (FLPI) et celles de terre ferme (FLTF).

a) Forêt à *G. dewevrei* périodiquement inondée (FLPI) apparentée aux FM

Cette formation a été inventoriée sur 21 parcelles pour une superficie de 2.625 m². Les 256 pieds répartis en 64 taxons correspondent à une densité de 975 pieds/ha et une surface terrière de 25 m²/ha (dhp ≥ 5 cm). Le Tableau 5 présente les importances relatives des espèces ligneuses les plus représentées ainsi que ses composantes.

Tableau 5 : Importance relative et composantes des 11 espèces ligneuses prépondérantes en forêt à *G. dewevrei* périodiquement inondée.

	Densité relative [%]	Dominance relative [%]	Fréquence relative [%]	Importance relative
<i>Gilbertiodendron dewevrei</i>	20	61	11	92
<i>Diospyros iturensis</i>	17	4	9	30
<i>Cleistanthus caudatus</i>	11	9	9	29
<i>Diospyros bipindensis</i>	3	1	3	7
<i>Thomandersia hensii</i>	3	0	4	7
<i>Dialium angolense</i> et/ou <i>pachyphyllum</i>	1	3	2	6
<i>Xylopia pynaertii</i>	2	1	3	6
<i>Dichostemma glaucescens</i>	2	1	3	6
<i>Guibourtia demeusei</i>	1	3	1	6
<i>Baphia laurifolia</i>	2	2	2	5
<i>Isolona hexaloba</i>	2	1	2	5

Les 11 espèces représentent 2/3 de l'Ir totale. *G. dewevrei*, avec près du tiers de l'Ir totale, domine cette formation végétale. L'arbre *C. caudatus* est une espèce compagne se limitant à l'étage moyen. Son abondance est caractéristique de la formation sur le site d'étude. Remarquons aussi la présence d'espèces des sols hydromorphes, telles *G. demeusei* et *B. laurifolia*, mélangées à des espèces de terre ferme comme *Diospyros bipindensis* et *Isolona hexaloba* (Tableau 5). Les grandes herbacées sont rares et peu recouvrantes. La présence de la Marantaceae *Sarcophrynium brachystachys* est caractéristique de la formation avec seulement 1 à 5% de recouvrement.

b) Forêt à *G. dewevrei* de terre ferme (FLTF) apparentée aux FD

Un total de 72 parcelles a été inventorié pour une superficie de 10.875 m². Cet inventaire implique 773 pieds répartis en 130 taxons, soit une densité de 711 pieds/ha pour une surface terrière de 27 m²/ha (dhp ≥ 5 cm). Le Tableau 6 expose les importances relatives des espèces ligneuses les plus représentées ainsi que ses composantes.

Tableau 6 : Importance relative et composantes des 14 espèces ligneuses prépondérantes en forêt à *G. dewevrei* de terre ferme.

	Densité relative [%]	Dominance relative [%]	Fréquence relative [%]	Importance relative
<i>Gilbertiodendron dewevrei</i>	20	64	12	96
<i>Diospyros iturensis</i>	8	1	7	16
<i>Thomandersia hensii</i>	7	1	6	15
<i>Diospyros bipindensis</i>	5	1	5	11
<i>Polyalthia suaveolens</i>	4	2	4	11
<i>Dialium angolense</i> et/ou <i>pachyphyllum</i>	2	2	3	7
<i>Duboscia macrocarpa</i>	1	4	2	7
<i>Pausinystalia macroceras</i>	2	1	3	6
<i>Diospyros canaliculata</i>	3	0	3	6
<i>Cleistanthus caudatus</i>	2	1	2	6
<i>Isolona hexaloba</i>	2	1	3	5
<i>Drypetes</i> spp.	2	0	3	5
<i>Strombosia pustulata</i>	2	2	2	5
<i>Hexalobus crispiflorus</i>	2	1	2	5

Les 14 taxons représentent 67% de l'Ir totale. *G. dewevrei*, de loin l'espèce la plus importante, occupe toujours à elle seule près du tiers de cette Ir totale, comme dans les FLPI (Tableau 5, Tableau 6). Mis à part *C. caudatus*, les autres taxons se rencontrent aussi en forêts mixtes de terre ferme, et préférentiellement dans le sous-bois des FDHS (Figure 21). Le recouvrement herbacé total est en moyenne compris entre 50 et 60%. Les Marantaceae grimpantes du genre *Haumania* constituent la composante principale avec 30 à 40% de recouvrement moyen. Le genre *Palisota* est représenté à raison de 10 à 20%, avec *P. brachythyrsa* comme espèce la plus fidèle.

c) Dynamique des populations de G. dewevrei

La structure des populations de l'espèce dominante est comparée pour les deux formations végétales à *G. dewevrei* (13.500 m², Figure 19a). En FLTF, le spectre de régénération de *G. dewevrei* est comparé à celui de l'ensemble des autres taxons ligneux présents (280 m², Figure 19b).

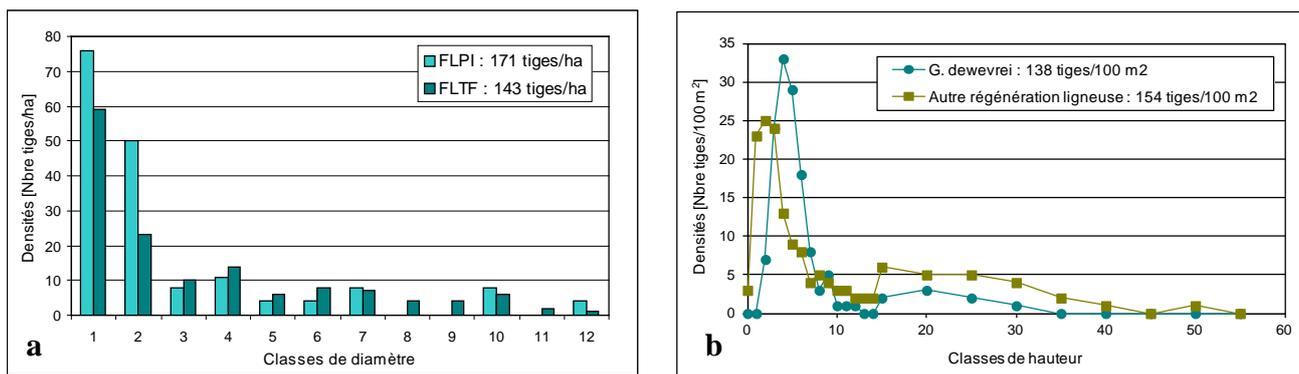


Figure 19 : a) Structure des populations de *G. dewevrei* sur terre ferme et périodiquement inondé. Les classes représentent le diamètre dhp : 1 de 5 à 9,9 cm, 2 de 10 à 19,9 cm, ..., 12 de 110 à 119,9 cm, FLPI=Forêt à *G. dewevrei* périodiquement inondée & FLTF= Forêt à *G. dewevrei* de terre ferme, b) Spectre de régénération de *G. dewevrei* sur terre ferme (FLTF) et de la régénération des autres taxons ligneux. Les classes de hauteurs ont 10 cm d'amplitude, de 0 à 150 cm (classes 0 à 15), au-delà, 50 cm d'amplitude (classes de 15 à 55, soit de 1m50 à 5m50 de hauteur).

La structure du peuplement de *G. dewevrei* a l'allure d'une exponentielle décroissante pour les deux formations végétales, traduisant la tolérance à l'ombrage de l'espèce ($dhp \geq 5$ cm). Une densité plus élevée du peuplement de *G. dewevrei* de 171 tiges/ha est observée pour la variante périodiquement inondée, contre 143 tiges/ha sur terre ferme. Les deux distributions de tiges de *G. dewevrei* par classe de diamètre sont en effet issues de populations différentes pour les différentes classes de diamètre (Test de Kolmogorov-Smirnov, $p < 0,01$). La forêt périodiquement inondée comprend une plus forte proportion de jeunes tiges de *G. dewevrei* (dhp de 5 à 19,9 cm). Inversement, les gros diamètres sont mieux représentés sur terre ferme (Figure 19a).

En forêt de terre ferme, *G. dewevrei* domine également la régénération ligneuse à partir du stade « une feuille » avec à lui seul 138 tiges/100 m², contre 154 tiges/100 m² pour la régénération ligneuse de tous les autres taxons inventoriés (Figure 19b). Cette dernière comprend majoritairement des lianes atteignant de gros diamètres *Dalhousiea africana*, *Agelaea paradoxa* ou *Pycnobotrya nitida*, un arbuste sarmenteux *Alchornea floribunda*, des arbustes *Rinorea* spp. et de plus grands arbres *Pentaclethra eetveldeana* ou *Polyalthia suaveolens*. Les six premières espèces citées sont présentes à raison de 8 à 10 tiges/100 m² et *P. suaveolens* comprend 5 tiges/100 m². Pour la régénération d'une hauteur supérieure ou égale à 50 cm, la densité totale est de 140, dont 74 tiges/100 m² de *G. dewevrei*.

3.4.4 Classification multi-strates des forêts mixtes de terre ferme

Les coefficients de corrélation de Spearman testant l'intensité de la relation entre les 10 variables retenues sont ventilés dans le Tableau 7.

Tableau 7 : Coefficients de corrélation de Spearman des composantes du milieu en forêts mixtes de terre ferme, corrélations significatives marquées *** à $p < 0,001$, ** à $p < 0,01$ et * à $p < 0,05$.

	<i>M. macrostachyum</i>	<i>H. liebrechtsiana</i>	Lianes traçantes ≥50cm	Tiges du peuplement ligneux (dhp ≥ 5 cm)	Couverture arborée	Régénération ligneuse ≥ 50 cm	<i>H. danckelmaniana</i>	<i>S. schweinfurthianum</i>	<i>Ataenidia conferta</i>
<i>A. cf. subsericeum</i>	0,53***	0,48***	0,37***	-0,55***	-0,60***	-0,57***	-0,44***	-0,14*	-0,30***
<i>M. macrostachyum</i>		0,57***	0,18**	-0,72***	-0,58***	-0,80***	-0,78***	-0,31***	-0,57***
<i>H. liebrechtsiana</i>			0,22***	-0,56***	-0,49***	-0,69***	-0,77***	-0,15*	-0,55***
Lianes traçantes ≥50cm				-0,31***	-0,47***	-0,31***	-0,14*	-0,12*	-0,10NS
Tiges du peuplement (dhp ≥ 5 cm)					0,61***	0,75***	0,60***	0,27***	0,42***
Couverture arborée						0,68***	0,40***	0,23***	0,25***
Régén. ligneuse ≥50 cm							0,71***	0,24***	0,50***
<i>H. danckelmaniana</i>								0,18*	0,70***
<i>S. schweinfurthianum</i>									0,21***

La majorité des corrélations sont très hautement significatives ($p < 0,001$). Au sein des forêts mixtes de terre ferme, les trois grandes herbacées *Aframomum cf. subsericeum*, *Megaphrynium macrostachyum* et *Haumania liebrechtsiana*, ainsi que les lianes traçantes, sont généralement corrélées positivement entre elles et négativement aux autres composantes du milieu. Les six dernières composantes sont toutes corrélées positivement entre elles. La densité et la couverture du peuplement arboré, la régénération ligneuse et les quatre herbacées *Haumania danckelmaniana*, *Sarcophrynium schweinfurthianum* et *Ataenidia conferta* seraient donc des indicateurs de milieux denses, contrairement aux grandes herbacées *A. cf. subsericeum*, *M. macrostachyum* et *H. liebrechtsiana*, et aux lianes traçantes qui sont liées aux milieux ouverts. Hormis ces lianes traçantes, les faciès ouverts contiennent généralement une composante ligneuse rare, aussi bien au stade adulte que juvénile.

La classification des formations végétales en fonction de ces indicateurs a été effectuée sur les dix variables. Les unités étant différentes (effectif et pourcentage), ces variables ont préalablement été centré-réduites. Le dendrogramme de classification des 272 couples d'unités d'échantillonnage est illustré à la Figure 20.

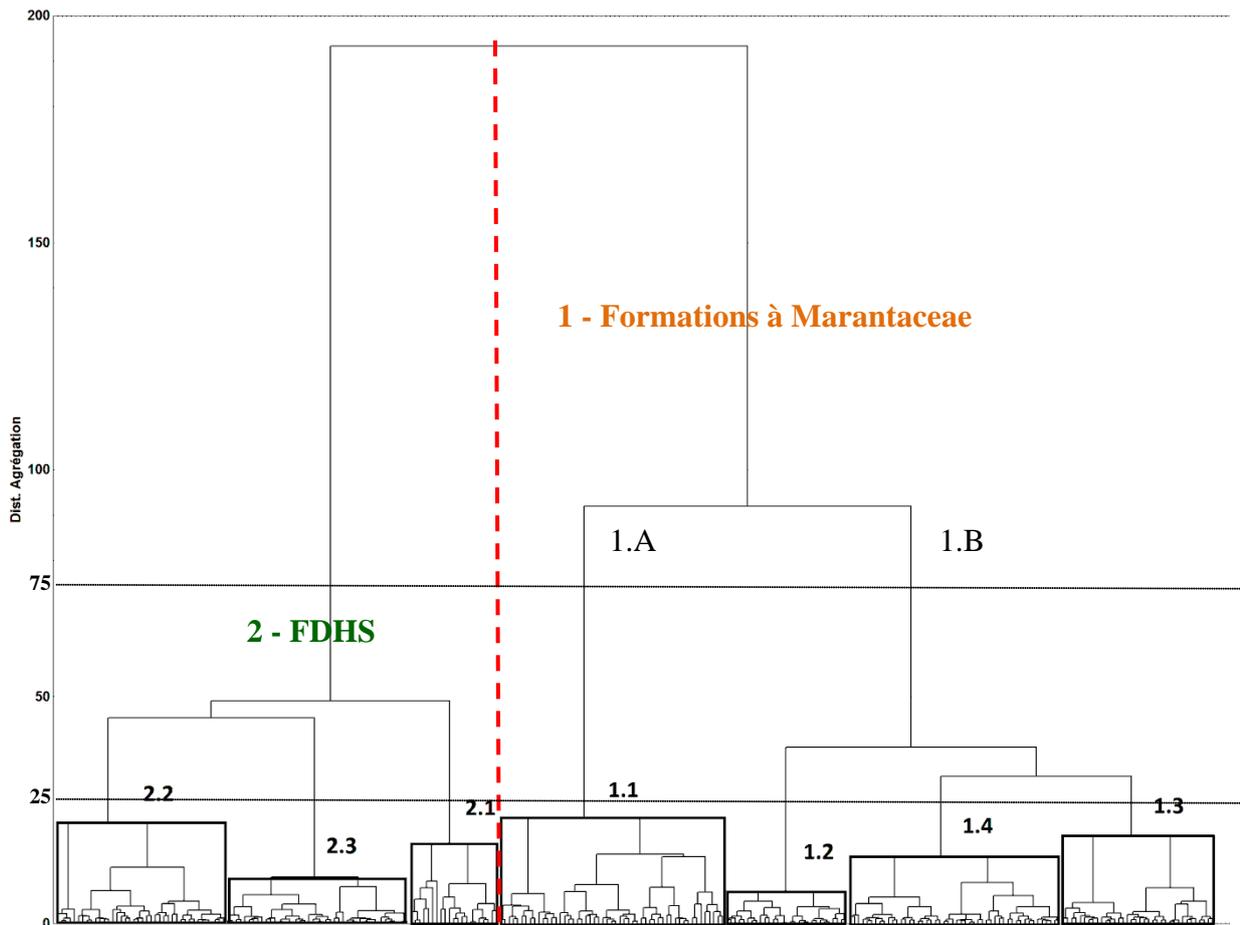


Figure 20 : Dendrogramme de classification (WARD/euclidiennes) des 272 couples d'unités d'échantillonnage en forêts mixtes de terre ferme. Les dix variables sont : le nombre de pieds du peuplement ligneux, le taux de couverture arborée, le pourcentage de recouvrement de six taxons de grandes herbacés : *Aframomum cf. subsericeum*, *Megaphrynium macrostachyum*, *Haumania liebrechtsiana*, *H. danckelmaniana*, *Ataenidia conferta* et *Sarcophrynium schweinfurthianum*, les effectifs des lianes traçantes et de la régénération ligneuse (≥ 50 cm de hauteur).

La première division sépare les forêts denses humides semi-décidues (FDHS, groupements 2) des formations à Marantaceae (groupements 1) en dessous de 200 de distance d'agrégation. Ensuite, deux groupes de formations à Marantaceae sont distingués à 75 de distance d'agrégation. Le maximum de groupements pouvant être aisément délimité est observé à 25 de distance d'agrégation, et comporte sept groupes. Les valeurs moyennes des dix variables utilisées pour cette classification (Figure 20) sont présentées au Tableau 8 pour chaque groupe mis en évidence. Ces variables présentent des différences entre groupes très hautement significatives (Tests de Kruskal-Wallis).

Tableau 8 : Comparaison des dix variables pour les sept groupes reconnus en forêts mixtes de terre ferme (\pm écart-type). Une même lettre associée à différents groupes indique des valeurs statistiquement identiques (test U de Mann-Whitney, $p < 0,001$).

Variables/Groupes	<i>Formations à Marantaceae</i>				<i>FDHS</i>			Résultats des tests de Kruskal-Wallis ($p < 0,001$, $k=7$)
	1.1	1.2	1.3	1.4	2.1	2.2	2.3	
<i>Aframomum cf. subsericeum</i> [%]	13 \pm 10 a	3 \pm 4 b	3 \pm 3 b	1 \pm 2 b	1 \pm 2 b			H=132,6
<i>Megaphrynium macrostachyum</i> [%]	36 \pm 20 b	63 \pm 14 a	26 \pm 19 b/c	17 \pm 14 c	2 \pm 4 d			H=212,2
<i>Haumania liebrechtsiana</i> [%]	39 \pm 27 a	9 \pm 10 b/c	53 \pm 24 a	22 \pm 19 a/b	9 \pm 16 c			H=179,6
Effectif des lianes traçantes \geq 50 cm (20 m ²)	4 \pm 3 a		1 \pm 1 b			1 \pm 1 B		H=101,4
Effectif du peuplement ligneux (125 m ²)	2 \pm 3 c	3 \pm 3 c	3 \pm 3 c	6 \pm 3 b	11 \pm 5 a	10 \pm 4 A	12 \pm 4 a	H=163,1
Couverture arborée [%]	14 \pm 19 e	74 \pm 17 c	45 \pm 30 d	88 \pm 10 b	91 \pm 9 a/b	81 \pm 17 a/b/c	95 \pm 6 a	H=180,9
Effectif de régénération ligneuse \geq 50 cm (20 m ²)	1 \pm 2 d	2 \pm 3 d	2 \pm 4 d	13 \pm 12 c	26 \pm 15 b	29 \pm 10 B	41 \pm 15 a	H=205,8
<i>Haumania danckelmaniana</i> [%]				1 \pm 2 c	17 \pm 22 b	49 \pm 19 A	11 \pm 11 b	H=223,8
<i>Sarcophrynium schweinfurthianum</i> [%]					8 \pm 4			H=183,3
<i>Ataenidia conferta</i> [%]					6 \pm 10 a/b	7 \pm 7 A	1 \pm 2 b	H=136,0
Nombre de couples d'unités d'échantillonnage	54	29	36	50	20	40	43	272

Les quatre premières variables sont liées aux formations à Marantaceae (groupes 1.1 à 1.4), alors que les six dernières sont des indicateurs des FDHS (2.1 à 2.3). Les groupements de végétation peuvent donc être définis de la manière suivante (Tableau 8).

1) *Formations à Marantaceae*

Elles sont définies par l'omniprésence d'un imposant tapis dense d'herbacées géantes héliophiles. Trois espèces héliophiles se partagent l'espace : *M. macrostachyum*, *H. liebrechtsiana* et *A. cf. subsericeum*. La composante ligneuse est quant à elle souvent très rare, tant au stade adulte que juvénile, excepté pour les forêts denses à Marantaceae (1.4).

1.1) Formations arborées à Marantaceae et Aframomum cf. subsericeum (FAM). Cette formation est la plus ouverte avec seulement 14% de couverture arborée. Le tapis dense d'herbacées géantes se compose des deux Marantaceae, *H. liebrechtsiana* (39%) et *M. macrostachyum* (36%), et de la Zingiberaceae caractéristique, *A. cf. subsericeum* (13%). D'abondantes lianes traçantes se mélangent à ces trois espèces herbacées, alors que la régénération ligneuse est quasi-absente.

1.2) Forêts clairsemées à *Megaphrynium macrostachyum* (FCM₁). Cette forêt à couvert clairsemée (74%) présente le plus fort recouvrement au sol de *M. macrostachyum* (63%) et une régénération rare.

1.3) Forêts clairsemées à *Haumania liebrechtsiana* (FCM₂). Le couvert est faible (45%) pour un recouvrement important de *H. liebrechtsiana* (53%) et une régénération rare.

1.4) Forêts denses à *Marantaceae* (FDM). Ce type forestier dense présente les composantes ligneuses (peuplement et régénération) et le couvert arboré les plus développés (88%) des formations à *Marantaceae*. Toutefois, le sous-bois se voit toujours occupé par les grandes *Marantaceae* caractéristiques *H. liebrechtsiana* (22%) et *M. macrostachyum* (17%).

2) Forêts denses humides semi-décidues (FDHS)

Ces forêts présentent une physionomie beaucoup moins contrastée : le peuplement ligneux est dense, la couverture arborée est fermée et la régénération ligneuse foisonne dans le sous-bois. Les trois espèces herbacées et les lianes traçantes des formations à *Marantaceae* sont quasi-absentes. Les trois grandes herbacées caractéristiques (*H. danckelmaniana*, *A. conferta* et *S. schweinfurthianum*) sont tolérantes à l'ombrage, souvent peu recouvrantes et non organisées en tapis dense. Trois variantes ont toutefois été identifiées (Figure 20 & Tableau 8).

2.1) FDHS à *Sarcophrynium schweinfurthianum*. Elle comprend trois espèces de *Marantaceae* peu recouvrantes : quelques touffes de *S. schweinfurthianum* (8%) et d'*A. conferta* (6%) au sol et quelques *H. danckelmaniana* grimpants sur les ligneux du sous-bois (17%) ;

2.2) FDHS à *Haumania danckelmaniana*. Elle combine le recouvrement le plus élevé en *H. danckelmaniana* (49%) et la couverture arborée la moins fermée (81%). *A. conferta* reste peu recouvrante (7%) ;

2.3) FDHS à sous-bois ligneux. Elle ne contient pas de grandes herbacées au sol. Seules quelques tiges grimpantes de l'espèce *H. danckelmaniana* (11%) se développent timidement sur les ligneux du sous-bois. Par ailleurs, les densités de régénération ligneuse les plus élevées y sont relevées.

3.4.5 Ecologie de la végétation des forêts mixtes de terre ferme

a) Espèces indicatrices du peuplement

Les espèces indicatrices et les associations d'espèces caractéristiques ont été recherchées pour chaque groupe de la division hiérarchique (Figure 20). L'analyse concerne les abondances de 164 espèces ligneuses sur 267 parcelles, quelques rares données aberrantes ayant été préalablement éliminées. La signification statistique a été évaluée par une procédure de randomisation (999 permutations) et implique le test t et le test des rangs. Le diagramme synthétique obtenu est présenté à la Figure 21.

Trente-quatre espèces sont significatives pour les deux tests et 26 pour un seul test ($\alpha = 0,01$). La Figure 21 reprend ces 60 espèces indicatrices ainsi que les associations d'espèces dont la valeur indicatrice est supérieure à 2,1. La majorité des espèces ligneuses indicatrices se concentre au niveau de la deuxième branche de la première division, soit pour le groupe des FDHS. Remarquons notamment l'importance des genres *Celtis*, *Drypetes*, *Diospyros*, *Trichilia*, *Strombosia* et *Rinorea*. Ces espèces ligneuses du sous-bois ou de la strate intermédiaire sont rares en formations à Marantaceae. A l'opposé, *Millettia laurentii* est indicatrice de ces dernières. De plus, les associations d'espèces caractéristiques affichent les grandes tendances pour les différents niveaux de la division. Par exemple, les espèces du premier niveau appartiennent au fonds floristique commun des forêts mixtes de terre ferme ; *Guarea cedrata* et *Margaritaria discoidea* sont abondantes en formations à Marantaceae (Figure 21). Pour ces dernières, on retiendra les espèces préférentielles suivantes telles que *Millettia laurentii*, *Discoglyprena caloneura*, *Oncoba mannii*, *Ricinodendron heudelotii*, *Tabernaemontana crassa*, *Erythrophleum suaveolens*, *Pancovia laurentii*, etc.

Les formations à Marantaceae sont caractérisées par la présence de pieds disséminés d'espèces héliophiles des forêts secondaires alors que les espèces indicatrices des FDHS sont davantage tolérantes à l'ombrage. Les seuls grands arbres indicateurs des FDHS appartiennent au genre *Celtis* ou la famille des Sterculiaceae (*N. kabingaensis*). La FDHS à sous-bois ligneux (2.3) présente davantage de grandes Sterculiaceae puisqu'elle est composée de vieux peuplements de *T. scleroxylon* associés à *Cola lateritia*. *T. scleroxylon* est un grand arbre grégaire et héliophile.

b) Paramètres structuraux

Les cinq paramètres structuraux utilisés pour comparer la physionomie des sept groupes sont : la densité à l'hectare du peuplement ligneux et sa surface terrière, le taux de recouvrement du tapis d'herbacées dressées et celui des herbacées grimpantes du genre *Haumania*, ainsi que la densité de la régénération ligneuse. Les tests de Kruskal-Wallis révèlent des différences très hautement significatives ($p < 0,001$) pour ces paramètres, entre les sept groupements définis à la distance 25 de la Figure 20 (Tableau 9).

Tableau 9 : Comparaison des valeurs moyennes \pm écart-types des paramètres de structure pour les sept groupements en forêts mixtes de terre ferme, $n=272$. Une même lettre associée à différents groupes indique des valeurs statistiquement identiques (test U de Mann-Whitney, $p < 0,001$).

Variables/Groupes	<i>Formations à Marantaceae</i>				<i>FDHS</i>			Résultats des tests de Kruskal-Wallis ($p < 0,001$, $k=7$)
	1.1	1.2	1.3	1.4	2.1	2.2	2.3	
Densité peuplement dhp ≥ 5 cm [pieds/ha]	161 \pm 242 c	246 \pm 214 c	269 \pm 236 c	488 \pm 264 b	904 \pm 384 a	804 \pm 295 a	984 \pm 303 a	H=163,1
Surface terrière dhp ≥ 5 cm [m ² /ha]	10 \pm 18 b	22 \pm 28 b	21 \pm 24 b	23 \pm 24 b	43 \pm 28 a	21 \pm 19 b	40 \pm 31 a	H=67,6
Herbacées dressées [%]	50 \pm 21 b	66 \pm 13 a	31 \pm 20 c	20 \pm 15 c/d	21 \pm 13 c/d	12 \pm 10 d	3 \pm 4 f	H=173,1
Herbacées grimpantes [%]	39 \pm 27 a/b/c	9 \pm 10 b	53 \pm 24 a	23 \pm 19 b/c	27 \pm 21 c	49 \pm 19 a	11 \pm 11 b	H=108,4
Densité régénération ligneuse ≥ 50 cm [tiges/100 m ²]	4 \pm 12 d	9 \pm 14 d	11 \pm 20 d	66 \pm 58 c	130 \pm 74 b	144 \pm 52 b	207 \pm 76 a	H=205,8

La densité du peuplement ligneux varie en moyenne de 161 à 269 tiges/ha en formations à Marantaceae, sauf en FDM où elle atteint 488 tiges/ha (1.4). Elle varie de 804 à près de 1.000 tiges/ha en FDHS. La surface terrière est comprise entre 10 et 20 m²/ha pour l'ensemble des formations à Marantaceae et pour certaines FDHS (2.2), pour s'élever à 40 m²/ha pour les deux autres FDHS (2.1 & 2.3). Le tapis d'herbacées dressées varie en moyenne de 20 à 66% en formations à Marantaceae et est souvent inférieur à 20% en FDHS. Le recouvrement des herbacées grimpantes fluctue quant à lui entre 9 et 53%, tous groupements confondus. Finalement, la densité de régénération ligneuse est le paramètre le plus déterminant : avec près de 210 tiges/100 m², elle est plus élevée dans les FDHS à *T. scleroxylon* (ou à sous-bois ligneux ; 2.3) que dans les deux autres FDHS (130-144 tiges/100 m²). Environ 70 tiges/100 m² sont inventoriées en FDM. La régénération ligneuse de l'ensemble des autres formations à Marantaceae est nettement plus faible, avec habituellement moins de 10 tiges/100 m² (Tableau 9).

c) Traits fonctionnels du peuplement

La répartition des cinq traits fonctionnels caractérisant le peuplement ligneux a été évaluée pour les trois groupements reconnus à la distance d'agrégation 75 (Figure 20). Ce niveau d'agrégation a été considéré car le niveau inférieur (distance 25 pour sept types de formation) génère des fréquences trop faibles par groupement, entravant l'application du test χ^2 d'indépendance. Les traits fonctionnels retenus sont le type biologique, le tempérament face à la lumière, le mode de dispersion des graines, le taux d'espèces endémiques et la phénologie du feuillage (Tableau 10).

Tableau 10 : Fréquences relatives de cinq traits fonctionnels du peuplement ligneux (dhp \geq 5 cm) pour les trois groupes de forêts mixtes de terre ferme, n=272. Les codes 1.1, 1.2, etc. se réfèrent aux types définis à la Figure 21.

Trait fonctionnel	Composante/végétation abondances en [%]	FAM (1.1)	FCM & FDM (1.2, 1.3 et 1.4)	FDHS (2.1, 2.2 et 2.3)	Pourcentage couvert par le trait (*)	Résultats des tests d'indépendance χ^2
Type biologique	Grand arbre	12	12	4	100	$\chi^2 = 53,5$; ddl = 8 ; p < 0,001 (H ₀ est rejetée)
	Arbre moyen	44	38	37		
	Petit arbre	30	25	24		
	Arbuste	10	22	32		
	Lianes	4	3	3		
Tempérament	Héliophile stricte	42	12	7	96	$\chi^2 = 121,7$; ddl = 8 ; p < 0,001 (H ₀ est rejetée)
	Héliophile modérée	24	24	17		
	Semi-héliophile	5	13	17		
	Héliophile contrariée	14	18	21		
	Tolérant à l'ombrage	15	33	38		
Mode de dispersion	Zoochore	57	72	71	100	$\chi^2 = 7,4$; ddl = 4 ; p = 0,115 (H ₀ est acceptée)
	Autochore	33	22	23		
	Anémochore	10	6	6		
Endémisme	Vaste	10	13	15	97	$\chi^2 = 4,4$; ddl = 4 ; p = 0,351 (H ₀ est acceptée)
	Guinéo-congolaise	86	79	77		
	Guinéenne inférieure	4	8	8		
Phénologie foliaire	Décidue	36	19	10	93	$\chi^2 = 48,2$; ddl = 2 ; p < 0,001 (H ₀ est rejetée)
	Sempervirente	64	81	90		
<i>Nbre de parcelles</i>		54	115	103		

Le pourcentage couvert par le trait [%] estime la plage couverte par le trait étudié en omettant la composante non définie. Les trois groupes floristiques sont : (1) = FAM (formations arborées à Marantaceae et *A. cf. subsericeum*, 1.1), (2) = FCM (forêts clairsemées à *M. macrostachyum*, 1.2 et à *H. liebrechtsiana*, 1.3) & FDM (forêts denses à Marantaceae, 1.4) et (3) = FDHS (forêts denses humides semi-décidues, 2.1 à 2.3). Les taxons tolérants à l'ombrage regroupent les sciaphiles strictes et modérées.

Trois traits révèlent des dépendances avec les trois groupes de végétation (tests χ^2 ; p < 0,001) : le type biologique, le tempérament vis-à-vis de la lumière et la phénologie foliaire. Plus dense est le peuplement ligneux, plus les arbustes sont abondants. La proportion de grands arbres est faible en FDHS. La plus forte relation entre un trait et la végétation semble être liée au tempérament : les espèces héliophiles strictes sont plus abondantes dans les formations à Marantaceae les plus ouvertes (42% ; FAM) tandis que les espèces tolérantes à l'ombrage prédominent depuis les FCM jusqu'aux FDHS (33 à 38%). Les héliophiles contrariées semblent mieux réparties, avec pour l'ensemble de la végétation, de 14 à 21%.

Les taxons décidus sont les plus abondants dans les formations à Marantaceae les plus ouvertes avec 36%. La proportion de taxons sempervirents reste toutefois toujours élevée et oscille entre 64 et 90%. Les deux traits restants sont indépendants du type de formation ; ce sont l'endémisme et le mode de dispersion des diaspores. Les espèces à endémisme guinéo-congolais sont les plus représentées avec 77 à 86%. Les espèces dispersées par les animaux (zoochorie) sont prépondérantes avec 57 à 72%, alors que celles disséminées par le vent (anémochorie) sont relevées à raison de 6 à 10% (Tableau 10).

d) Richesse spécifique et indices de diversité du peuplement

Afin d'évaluer la richesse sur les plus grandes surfaces possibles, toutes les parcelles du peuplement inventoriées en forêts mixtes de terre ferme ont ici été considérées, soit 6,975 hectares (n=558), représentant 3.504 pieds, répartis en 278 taxons (dhp \geq 5 cm). Le Tableau 11 présente les richesses observées et estimées en espèces du peuplement ligneux pour les trois groupes de végétation. Les courbes aire-espèces de ces derniers, estimées par l'indice S_{ICE} sont illustrées à la Figure 22.

Tableau 11 : Richesse spécifique du peuplement : observée (S_{obs}) et nombre total d'espèces estimé par les indices S_{ICE} et $S_{Chao 2}$, pour les groupes de forêts mixtes de terre ferme (dhp \geq 5 cm).

	FAM	FCM & FDM	FDHS
S_{obs}	82	194	212
Nombre de parcelles	178	174	206
Nombre de tiges	205	1028	2271
Surface [ha]	2,225	2,175	2,575
Densité [tiges/ha]	92	472	882
S_{ICE}	136,7	253,7	279,4
$S_{Chao 2}$	188,4	244,6	265,4
IC 95% $S_{Chao 2}$ borne supérieure	161,6	289,4	310,5
IC 95% $S_{Chao 2}$ borne inférieure	98,6	220,8	241,0
% (S_{obs}/S_{ICE})	60	76	76
% ($S_{obs}/S_{Chao 2}$)	69	79	80

IC = Intervalle de confiance. Les trois groupes floristiques sont : (1) = FAM (formations arborées à Marantaceae et *A. cf. subsericeum*, 1.1), (2) = FCM (forêts clairsemées à *M. macrostachyum*, 1.2 et à *H. liebrechtsiana*, 1.3) & FDM (forêts denses à Marantaceae, 1.4) et (3) = FDHS (forêts denses humides semi-décidues, 2.1 à 2.3).

Le groupe des formations à Marantaceae les plus ouvertes présente de très faibles valeurs de richesse. La richesse observée (S_{obs}), les richesses estimées (S_{ICE} , $S_{Chao 2}$) et les proportions S_{obs}/S_{ICE} et $S_{obs}/S_{Chao 2}$ augmentent toutes du premier au dernier groupe. La densité de tiges augmente également dans ce sens. Les intervalles de confiance à 95% de l'indice $S_{Chao 2}$ se chevauchent uniquement entre les groupes 2 et 3. Les valeurs de $S_{Chao 2}$ sont donc significativement plus faibles pour le premier groupe que pour les deux autres (Tableau 11). Dans la littérature, la richesse spécifique a souvent été exprimée pour une surface de 2,5 ha, avec un seuil d'inventaire plus élevé (dhp \geq 10 cm). Cette richesse observée est de 151 espèces en FDHS.

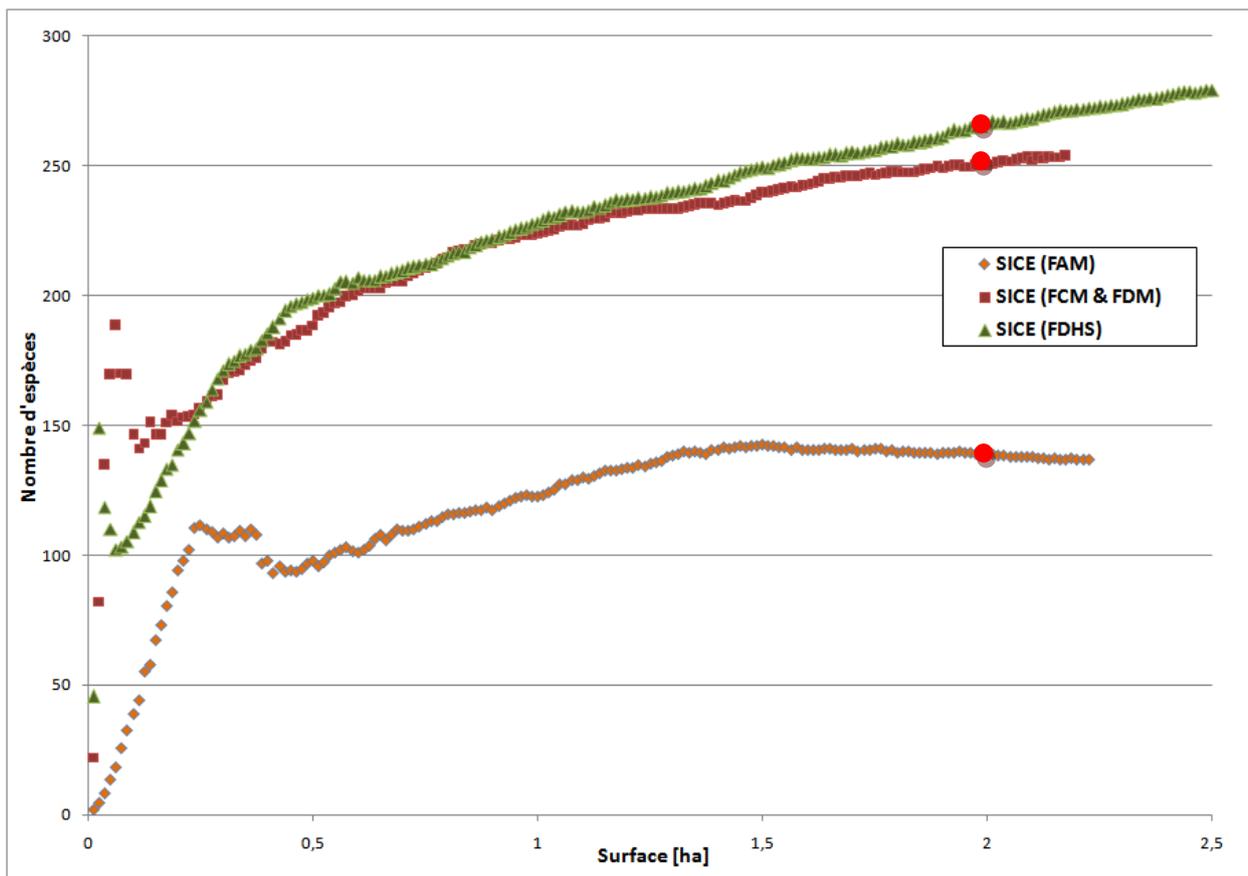


Figure 22 : Courbe aire-espèces du peuplement ligneux pour les trois grands types de forêts mixtes de terre ferme, estimée par l'indice S_{ICE} . Les trois groupes floristiques sont : (1) FAM = formations arborées à Marantaceae et *A. cf. subsericeum*, (2) FCM = forêts clairsemées à *M. macrostachyum* et à *H. liebrechtsiana* & FDM = forêts denses à Marantaceae et (3) FDHS = forêts denses humides semi-décidues.

Pour une surface commune de 2 ha, la valeur de l'indice S_{ICE} est toujours beaucoup plus faible pour les formations à Marantaceae les plus ouvertes (FAM) avec une valeur de 139, contre respectivement 250 et 266 espèces pour les deux autres groupements forestiers (Figure 22).

e) Perturbations naturelles

Deux types de perturbations actuelles ont été pris en compte, ce sont les chablis et les pistes d'éléphant. Leurs fréquences sont similaires : 17% des placettes. Leur abondance en fonction des trois groupes de végétation est examinée au Tableau 12.

Tableau 12 : Fréquences absolues des chablis et des pistes d'éléphant au sein des trois groupes de forêts mixtes de terre ferme, n=272.

<i>Perturbation/végétation</i> <i>Présence</i>	<i>FAM</i>	<i>FCM & FDM</i>	<i>FDHS</i>	<i>Résultats des tests d'indépendance χ^2</i>
Chablis	3	7	35	$\chi^2 = 36,5$; ddl = 2 ; $p < 0,001$ (H_0 est rejetée)
Pistes	3	12	30	$\chi^2 = 19,6$; ddl = 2 ; $p < 0,001$ (H_0 est rejetée)
Nombre de placettes	54	115	103	

Les trois groupes floristiques sont : (1) = FAM (formations arborées à Marantaceae et *A. cf. subsericeum*, 1.1), (2) = FCM (forêts clairsemées à *M. macrostachyum*, 1.2 et à *H. liebrechtsiana*, 1.3) & FDM (forêts denses à Marantaceae, 1.4) et (3) = FDHS (forêts denses humides semi-décidues, 2.1 à 2.3).

L'occurrence des perturbations naturelles, qu'elles soient des chablis ou des pistes d'éléphant, dépend des groupes floristiques. Les formations les plus ouvertes à Marantaceae (FAM) sont à la fois plus pauvres en chablis (6%) et en pistes d'éléphant (6%) que les FDHS avec respectivement 34 et 29% pour chaque type de perturbation (Tableau 12). La Figure 23c illustre la répartition des indices de présence de l'éléphant dans les concessions de la zone d'étude, sur base des inventaires d'aménagement.

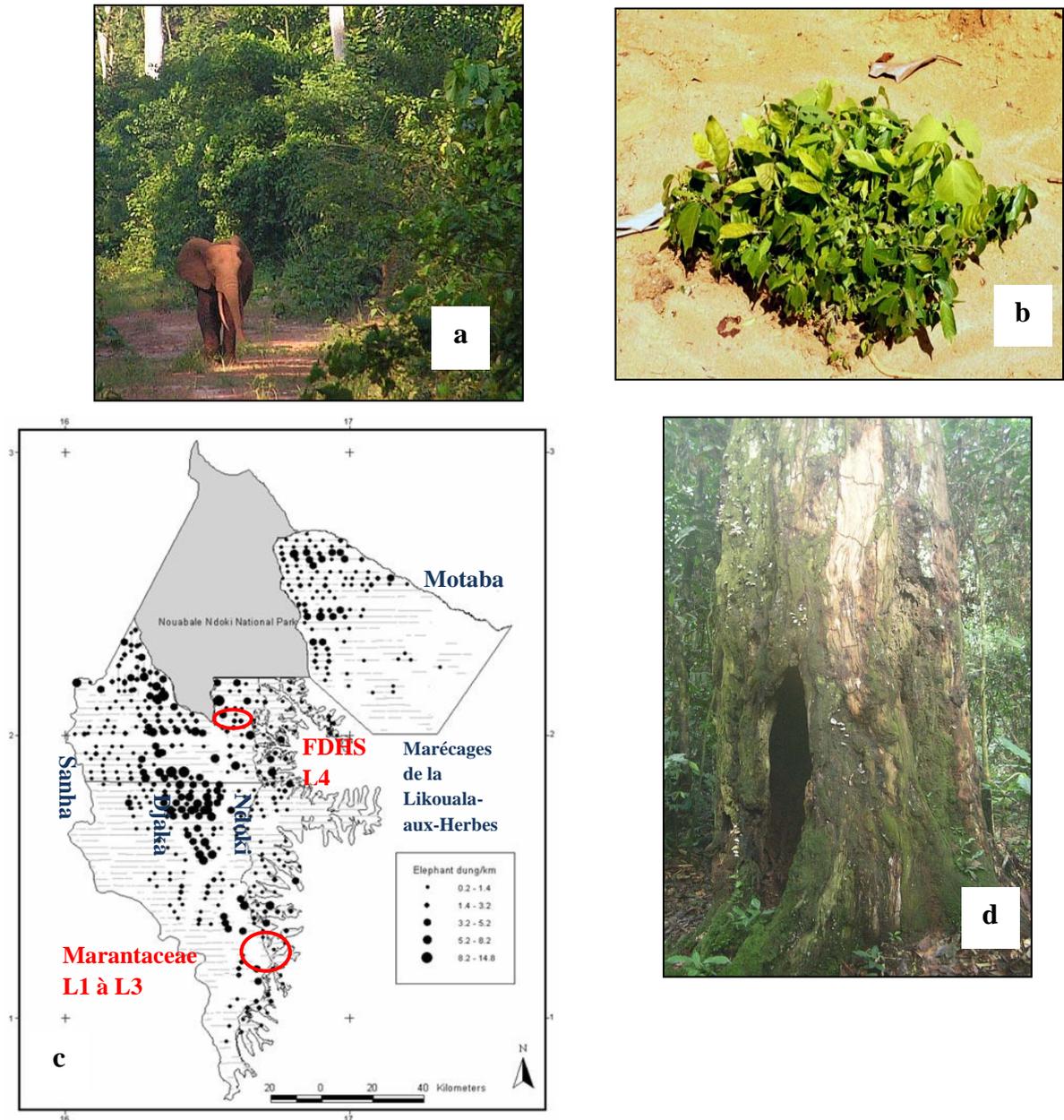


Figure 23 : a) Eléphant sur une piste secondaire d'exploitation récemment abandonnée en FDHS, b) Régénération ligneuse abondante issue d'une vieille crotte d'éléphant sur une ancienne piste secondaire, avec principalement *Omphalocarpum procerum* et *Desplatsia dewevrei*, c) Densité de crottes d'éléphant au kilomètre (Cellule d'Aménagement-CIB et WCS, 2007), inventaires de 2001-02, d) *Essia Petersianthus macrocarpus* en FDHS dont la base du tronc est régulièrement écorcée par les éléphants.

L'éléphant semble être abondant à l'interfluve de la rivière Ndoki et de son affluent, la Djaka. Il est également bien représenté au nord du site d'étude, en périphérie du Parc National de Nouabalé-Ndoki. Ailleurs, l'éléphant est plus rare. Il semble même disparaître dans les zones plus anthropisées, c'est-à-dire les villages rivulaires à la Sangha et l'avancée de terre ferme dans les marécages de la Likouala-aux-Herbes (Figure 23c).

3.4.6 Cartographie de la végétation de la zone d'étude

La distribution et l'étendue des principales formations végétales de la zone d'étude ont été cartographiées à la Figure 24. La végétation n'est pas répartie de façon uniforme : alors que les FDHS sont mieux représentées au nord, les FOM (FAM & FCM), les forêts marécageuses et les forêts monodominantes à *G. dewevrei* abondent vers le sud-est. D'après la photo-interprétation satellitale, les FOM occupent la plus grande superficie de la zone d'étude avec 36%. Les forêts denses (FDM & FDHS) sont présentes à hauteur de 26%, contre 24% pour les forêts marécageuses et les forêts périodiquement inondées. Finalement, environ 10% concerneraient les forêts monodominantes à *G. dewevrei*, 4% de la surface n'étant pas définis (Laporte & Lin, 2004).

La Figure 24 illustre également les formations sur sols hydromorphes, dont celle de la rivière Sangha, ainsi que les marécages et les clairières marécageuses de type éyanga. La taille des éyangas a été augmentée pour améliorer leur visibilité. Les forêts monodominantes à *G. dewevrei* sont également représentées. Pour les forêts mixtes de terre ferme, trois types de végétation, fonction de l'ouverture de la canopée, sont séparées. Ce sont les FAM, les FCM & les forêts denses (FDM & FDHS). Remarquons qu'ainsi, la majorité des groupes floristiques mis en exergue dans ce travail est directement ou indirectement représentée sur cette carte.

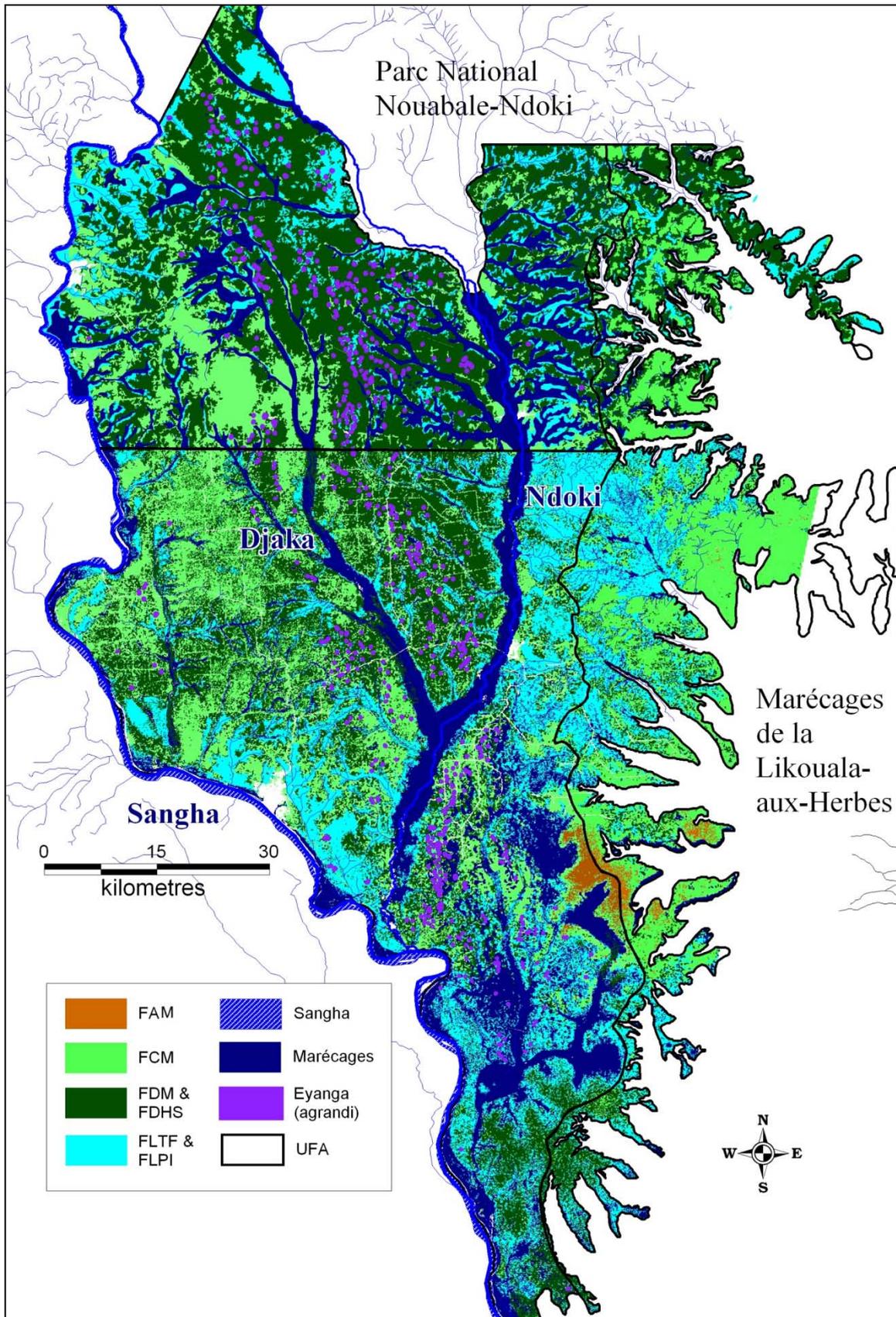


Figure 24 : Organisation spatiale de la végétation à l'échelle de la zone d'étude. FAM = formations arborées à Marantaceae et *A. cf. subsericeum*, FCM = forêts clairsemées à *M. macrostachyum* et à *H. liebrechtsiana*, FDM = forêts denses à Marantaceae, FDHS = forêts denses humides semi-décidues, FLTF & FLPI = forêts monodominantes à *G. dewevrei* (d'après Laporte & Lin, 2004).

La forêt périodiquement inondée de la Sangha et son cortège floristique original se retrouvent uniquement le long de ce cours d'eau, à l'ouest de la zone d'étude. Les petits cours d'eaux forestiers et la forêt marécageuse attenante sont plus abondants au nord-nord-ouest. Plusieurs zones de concentration en éyangas, de même direction nord-ouest – sud-est, sont observées. La plus grande concentration en éyangas englobe l'interfluve entre la rivière Ndoki et son affluent, la Djaka. Plus au sud, une autre zone en éyangas plus dense se dessine, cette fois à l'est de la Ndoki, et se prolonge après sa confluence avec la Sangha. Cette dernière concentration en éyangas est associée à la plus grande zone marécageuse du site d'étude, alors que la première concernait essentiellement les FDHS. Le réseau hydrographique forestier dense du nord-nord-ouest est donc partiellement remplacé au sud-est par d'importantes zones marécageuses. Les forêts monodominantes à *G. dewevrei*, souvent à proximité des petits cours d'eau, s'étendent également au nord-nord-est. Par contre, les forêts monodominantes à *G. dewevrei* se raréfient vers le sud. Pour les forêts mixtes de terre ferme, les FCM sont les plus largement distribuées (environ 310.000 ha). La plus grande poche de FAM est estimée à une superficie minimale de 6.000 hectares (Laporte & Lin, 2004). Elle se situe au sud-est du site d'étude, sur un replat de terre ferme enclavé dans la zone marécageuse du sud, à l'ouest des marécages de la Likouala-aux-Herbes. A l'opposé, les forêts denses, se localisent pour la plupart à l'ouest de la rivière Ndoki (Figure 24). De plus, les peuplements de *T. scleroxylon* les plus denses se retrouvent entre la Ndoki et la Djaka. Ils deviennent rares à inexistantes au sud-sud-est, notamment dans les FOM (Annexe VI, chapitre 4).

3.4.7 Synthèse de la typologie proposée

Pour finir, le Tableau 13 synthétise les principales composantes caractérisant les dix formations végétales mises en exergue au cours de ce chapitre. Il reprend donc les formations en forêts mixtes de terre ferme (4 formations à Marantaceae et 3 variantes en FDHS), les deux forêts monodominantes à *G. dewevrei* et les trois formations sur sols hydromorphes. Les formations végétales se différencient aussi bien par leur composition floristique que par leurs paramètres structuraux. Les FOM (FAM & FCM) se définissent par des composantes ligneuses rares, aussi bien au niveau du peuplement que de la régénération. L'envahissement du sous-bois par deux espèces de Marantaceae, *M. macrostachyum* et *H. liebrechtsiana*, est caractéristique de l'ensemble des formations à Marantaceae. Dans les autres formations végétales, cette famille d'herbacée est représentée par d'autres espèces souvent moins recouvrantes. C'est ainsi qu'en FDHS, le tapis herbacé est rare et les composantes ligneuses sont denses, spécialement pour les FDHS à *T. scleroxylon*. Cette relation entre le développement de la régénération ligneuse et la moindre présence des grandes herbacées est aussi perceptible en FDM. Finalement, les formations à Marantaceae les plus ouvertes (FAM) présentent un peuplement ligneux plus héliophile et décidu, avec moins d'arbustes, une richesse spécifique moindre et des perturbations d'ordre naturel (chablis et grande faune) plus rares qu'en FDHS (Tableau 13).

Tableau 13 : Synthèse des principales composantes floristiques, structurales et fonctionnelles définissant les dix formations végétales de la zone d'étude.

Groupement floristique	Formation végétale	Variante	Densité peuplement ligneux [tiges/ha] (*)	Surface terrière [m ² /ha] (*)	Espèce ligneuse indicatrice	Densité régénération ligneuse [tiges/100 m ²]	Marantaceae	Recouvrement herbacé total [%]	Fonctionnalités du peuplement ligneux				Perturbations naturelles contemporaines
									Arbustes	Héliophilie	Déciduité	Richesse spécifique	
Formations à Marantaceae	Formations arborées à Marantaceae et <i>Aframomum cf. subsericeum</i>	/	161	10	<i>Discoglyphenna calonsura</i> <i>Oncoba mannii</i>	4		89	+	+	-	-	-
			246	22	<i>Tabernaemontana crassa</i> <i>Sterculia dawei</i>	8	<i>Megaphrynium macrostachyum</i>	75					
	Forêts claires à <i>Megaphrynium macrostachyum</i>	/	269	21	<i>Ricinodendron heudelottii</i> <i>Carpobrotia alba</i>	11		84	+	+	+	+	+
Forêts denses	Forêts denses à Marantaceae	/	904	43	<i>Dialium zenkeri</i> <i>Irvingia grandifolia</i>	130		48					
	984	40	<i>Triplochiton scleroxylon</i> <i>Cola lateritia</i>	207		14							
										711	27	<i>Gilbertiodendron dewevrei</i>	140
Forêts monodominantes à <i>G. dewevrei</i>	Forêts à <i>G. dewevrei</i> de terre ferme	/	975	25		/		3					
	914	20	<i>Lophira alata</i> <i>Garcinia ovalifolia</i>	/		60							
										850	44	<i>Uapaca heudelottii</i> <i>Irvingia smithii</i>	/
Formations sur sols hydromorphes	Forêts périodiquement inondées des clairières marécageuses de type éyanga	/				/							

* : pour un diamètre dhp ≥ 5 cm, les surfaces sondées par formation végétale ne sont pas identiques.

3.5 Discussion

3.5.1 Rapprochements et intérêts d'une typologie actualisée de la végétation

Les forêts denses humides africaines de basse altitude ont historiquement été subdivisées en fonction de critères floristiques et phénologiques, contrairement aux forêts amazoniennes où le régime hydrique a généralement été mis en avant (Schnell, 1976). Alors que la classification des groupements inondables et marécageux s'avère relativement aisée, il en est tout autre des forêts de terre ferme, beaucoup plus hétérogènes (Lebrun & Gilbert, 1954 ; Pitman *et al.*, 2001). Couramment, l'approche à l'échelle paysagère de ces forêts de terre ferme se base sur une analyse de la composition ou de la distribution de la strate arborée (Pitman *et al.*, 1999 ; Réjou-Méchain *et al.*, 2011 ; Swaine, 1996). Pour le centre d'endémisme guinéo-congolais, elle sépare les forêts denses humides, comprenant classiquement plusieurs strates arborées et une strate herbacée rare, des formations savanicoles (Schnell, 1976 ; White, 1983). Cette analyse de la strate arborée seule ne permet donc pas de mettre en avant les différents faciès à Marantaceae lorsque ceux-ci sont significativement présents dans le milieu. Il en est de même pour la classification phytosociologique qui se concentre sur quelques espèces de grands arbres supposées caractéristiques. Les forêts denses de terre ferme de basse altitude ont ainsi été regroupées en deux classes, l'une à dominance décidue, dite secondaire (*Musango-Terminalietea* Lebrun & Gilbert 1954), et l'autre à tendance sempervirente, dite climacique (*Strombosio-Parinarietea* Lebrun & Gilbert 1954). C'est ainsi que la classe de type climacique comprend l'association *Gilbertiodendretalia dewevrei* Devred 1958, soit nos forêts à *G. dewevrei* de terre ferme (FLTF). Toutefois cette classe reprend aussi les forêts mésophiles semi-caducifoliées de l'ordre *Piptadeniastro-Celtidetalia* Lubini & Kusehuluka 1991 (syn. *Triplochitetalia* Schnell 1952) qui sont caractérisées par les grands émergents décidus et héliophiles, *Piptadeniastrum africanum* et *Triplochiton scleroxylon* (Brncic *et al.*, 2007 ; Senterre, 2005 ; van Gemerden *et al.*, 2003). Cette dernière espèce est par ailleurs mise en avant par Lebrun & Gilbert (1954) dans l'alliance *Triplochito-Terminalion* de l'ordre *Zanthoxylo-Terminalietalia* Lubini & Mandango 1981, rattachée cette fois-ci aux forêts secondaires de la classe *Musango-Terminalietea*. D'autres grands arbres décidus et héliophiles, comme *Erythrophleum suaveolens* et *Millettia laurentii*, ont de même un positionnement phytosociologique variable selon l'étude (par exemple, Lebrun & Gilbert, 1954, Lubini & Kusehuluka, 1991 et van Asbroeck *et al.*, 2000).

Dès lors, l'hétérogénéité de cette végétation - obstacle à la subdivision en groupes floristiques - a été abordée au cours de ce chapitre sur base de critères physiologiques incluant les différentes strates prédominantes. L'unité de végétation considérée a donc été la formation végétale, mieux adaptée à l'étude de grandes surfaces et plus facilement identifiable par après sur le terrain. Les indicateurs du milieu utilisés pour classer les forêts mixtes de terre ferme ont avant tout été structurels pour les strates ligneuses du peuplement et de la régénération, mais aussi floristiques pour les strates herbacées et lianescentes. Cette dernière considération était justifiée par la prédominance locale de faciès ouverts à strates ligneuses très simplifiées et à sous-bois de grandes herbacées, point focal de notre étude.

Notre classification des forêts mixtes de terre ferme a été réalisée sans *a priori* des formations végétales et des espèces de grands arbres. Les espèces indicatrices du peuplement ligneux ont par contre été recherchées *a posteriori* pour les groupes floristiques individualisés. Le cortège d'espèces indicatrices en FDHS est à rapprocher de celui décrit par Letouzey (1968) dans les «forêts denses humides semi-décidues de moyenne altitude» du sud-est du Cameroun. Les éléments arborescents communs à gréganisme plus ou moins marqué sont présentés pour trois strates arborescentes : (1) la strate dominante est définie par les Sterculiaceae (*N. kabingaensis*, FDHS à *T. scleroxylon*) et les Ulmaceae du genre *Celtis* (*C. mildbraedii* et *C. adolfi-friderici*) ; (2) la strate moyenne, par *Angylocalyx pynaertii*, *Funtumia elastica*, *Diospyros crassiflora*, *Plagiostyles africana*, *Strombosia pustulata* et *S. grandifolia*, et *Trichilia prieureana* et (3) la strate arbustive, par *Thomandersia hensii*, *Millettia sanagana*, *Trichilia rubescens*, *Pancovia harmsiana*, *Diospyros bipindensis*, ainsi que par les genres *Drypetes* et *Rinorea*. L'aire des FDHS se singularise par l'émergence de grandes étendues de formations à Marantaceae, exceptionnellement développées au Nord-Congo. Leur grande diversité structurelle a conduit certains auteurs à les diviser en «brousses», forêts clairsemées et forêts denses à Marantaceae (Aubréville, 1948 ; Brncic, 2002 ; de Saint-Aubain, 1948 ; Kouka, 2000 ; Letouzey, 1968 ; Rollet 1963 ; van Asbroeck *et al.*, 2000). Nous avons repris cette nomenclature, hormis pour les brousses qui sont ici reprises sous la dénomination de «formations arborées à Marantaceae». Le cortège floristique caractéristique des forêts à Marantaceae du Parc National d'Odzala a été étudié par Van Asbroeck et ses collaborateurs (2000). Les arbres communs avec nos formations à Marantaceae sont toutes héliophiles : *Millettia laurentii*, *Erythrophleum suaveolens*, *Markhamia tomentosa*, *Diospyros whitei* et *Oncoba manni*.

3.5.2 Originalités des formations à Marantaceae

Les formations à Marantaceae les plus ouvertes (FAM) se démarquent par un peuplement ligneux disséminé constitué de quelques espèces souvent décidues et héliophiles. Le développement extrême du tapis d'herbacées géantes et de lianes traçantes, dont les espèces sont également héliophiles et à tendance hydrophile, inhibe la régénération ligneuse.

Pour les forêts mixtes de terre ferme étudiées, la densité du peuplement ligneux ($dhp \geq 10$ cm) varie de 50 à 300 tiges/ha, alors que les forêts sempervirentes gabonaises comprennent habituellement plus de 400 tiges/ha (Doucet, 2003a). La surface terrière fluctue entre 10 à 40 m²/ha, sachant qu'une moyenne de 30 à 35 m²/ha est généralement admise pour les forêts denses d'Afrique centrale (Doucet, 2003a ; Dupuy, 1998 ; Fay, 1997). Au Nord-Congo, Maisels (1996) remarque que les valeurs des paramètres structuraux des forêts à Marantaceae sont 1/3 à 1/2 fois plus faibles qu'en forêts denses. Ces paramètres peuvent cependant être bien moindres, jusqu'à six fois plus faibles pour les densités à $dhp \geq 10$ cm. La richesse spécifique estimée sur deux hectares ($dhp \geq 5$ cm) est moindre pour les formations à Marantaceae les plus ouvertes (FAM, $S_{ICE} = 139$) que pour les deux autres groupes floristiques ($S_{ICE} = 250$ et 266). Pour un seuil d'inventaire et une surface plus élevés ($dhp \geq 10$ cm, 2,5 ha), la richesse observée est de 151 espèces en FDHS. Des résultats similaires sont reportés pour Odzala avec une richesse spécifique en FDHS de 146 espèces.

Tout comme dans notre cas, les formations à Marantaceae d'Odzala sont bien moins riches que les FDHS, avec 69 espèces (dhp \geq 10 cm, 2,5 ha) (Kouka, 2000 ; Lejoly, 1996).

Pour ce qui est des fonctionnalités du peuplement ligneux, les formations à Marantaceae les plus ouvertes (FAM) se démarquent par des proportions plus élevées en héliophiles strictes (42% des individus) à feuillage décidu (36%). Au contraire, les arbustes (10%) et les taxons tolérants à l'ombrage (20%) sont plus rares que dans les autres groupements végétaux. Ces fonctionnalités contrastées s'expriment à travers un peuplement arborescent disséminé, exempt de sous-bois ligneux sempervirent tolérant à l'ombrage (Kouka, 2000 ; Lebrun & Gilbert, 1954 ; White, 1983). C'est ainsi qu'en FDHS, 90% des tiges du peuplement sont sempervirentes, comme mentionné par Lubini & Kusehuluka (1991), et 55% sont tolérantes à l'ombrage. Par ailleurs, le peuplement ligneux en FAM ne se distingue pas par des proportions plus élevées, ni d'espèces à large distribution géographique, ni d'espèces disséminées par le vent. Ces taux sont respectivement de 10-15% et de 6-10% en forêts mixtes de terre ferme. Ces dernières sont caractérisées par un endémisme guinéo-congolais marqué (77-86%) et un mode de dissémination zoochore prépondérant (57-72%), comme notamment observé en RDC (Lubini & Mandango, 1981 ; Lubini & Kusehuluka, 1991). Les espèces héliophiles contrariées, telle *Myrianthus arboreus*, sont également omniprésentes en forêts mixtes de terre ferme avec 14-21%. Elles demandent une ouverture dans le couvert pour un développement des premiers stades et peuvent par la suite être surcimées par des espèces plus grandes. Cette même répartition au sein du massif forestier, des héliophiles contrariées, des anémochores et des espèces à vaste aire de distribution pourrait traduire d'anciennes ouvertures étendues à l'ensemble du site d'étude (Doucet, 2003a ; Senterre, 2005 ; Chapitre 4). L'abondance des grands arbres anémochores et héliophiles atteste plus précisément de l'intensité des défrichements passés selon Richards (1952) et van Gemerden *et al.* (2003). Or, parmi les six espèces d'arbres émergents les plus abondantes du site d'étude, la moitié est anémochore : *Petersianthus macrocarpus*, *Terminalia superba* et *Entandrophragma cylindricum* (Paget & Desmet, 2003), auxquels on peut ajouter *L. alata*, *T. scleroxylon*, *N. kabingaensis*, *M. tomentosa*, *Alstonia boonei*, *Ceiba pentandra*, *Pericopsis elata*, *Pterocarpus soyauxii* et *Pterygota bequaertii* (Gillet & Doucet, 2012).

La couverture arborée fluctue de 14 à 95% en fonction de la formation végétale. Elle est la plus ouverte au sein des FAM et la plus fermée en forêts denses (FDM & FDHS). A Odzala, l'ouverture de la canopée augmente aussi graduellement en fonction de l'importance du tapis herbacé (Lejoly, 1996 ; Vanleeuwe & Gautier-Hion, 1998). Le degré d'ouverture conditionne donc l'expansion du tapis de lianes traçantes et d'herbacées géantes caractéristique des formations à Marantaceae. Deux espèces de Marantaceae y sont particulièrement recouvrantes : la géante dressée *M. macrostachyum* (60%) et la grimpante *H. liebrechtsiana* (40-50%), comme confirmé par les travaux respectifs de Brncic (2002) et de Brugière *et al.* (2000). La famille des Zingiberaceae est représentée par la géante dressée *A. cf. subsericeum*. Cette espèce est la plus représentée en FAM avec 13% de recouvrement. De plus, certaines lianes, habituellement émergentes, peuvent devenir buissonnantes et former des fourrés (Lebrun & Gilbert, 1954 ; Schnell, 1976). Ces lianes traçantes sont représentées à raison de 20 tiges/100 m² dans les FAM étudiés.

Pour rappel, les sept espèces identifiées dans les FAM sont *Acacia kamerunensis*, *Adenopodia scelerata*, *Macaranga angolensis*, *Manniophyton fulvum*, *Alchornea cordifolia*, *Millettia comosa* et *Phyllanthus muellerianus*. L'ensemble de ces espèces herbacées et lianescentes à tempérament héliophile marqué sont réputées envahir les zones ouvertes (Blake, 2002a ; Bosch, 2011 ; Dhetchuvi, 1994 ; Letouzey, 1968, 1983 ; Lubini, 1985 ; Toledo-Aceves & Swaine, 2008 ; obs. pers.). Par ailleurs, d'autres espèces de Marantaceae sont davantage tolérantes à l'ombrage et se rencontrent donc préférentiellement dans le sous-bois des FDHS, ce sont la grimpante *Haumania danckelmaniana* et les dressées peu recouvrantes *Sarcophrynium schweinfurthianum* et *Ataenidia conferta*, comme mentionné par Brncic (2002), Koechlin (1964), Letouzey (1963, 1983), Lubini (1985) et Lubini & Mandango (1981). Pour nos inventaires en FDHS, alors que le recouvrement moyen de ces deux espèces dressées ne dépasse généralement pas les 10%, celui de *H. danckelmaniana* peut avoisiner les 50%. Les grandes herbacées héliophiles, exceptionnellement recouvrantes dans les formations à Marantaceae les plus ouvertes, abondent également dans certaines formations sur sols hydromorphes où d'autres espèces moins envahissantes sont relevées (Aweke, 2007 ; Blake, 2002a ; Dhetchuvi, 1994 ; Letouzey, 1983). *Trachypodium braunianum* est l'espèce la plus fréquente mais demeure peu recouvrante (20-30%), tel que rapporté par Koechlin (1964). Le recouvrement herbacé total le plus élevé sur sols hydromorphes est relevé dans la forêt périodiquement inondée à *L. alata* et *M. purpurea* des clairières marécageuses (éyanga) avec 60% de Marantaceae. Les éyngas se distinguent des baïs par l'absence de cours d'eau alimentant la clairière. En périphérie des clairières de type baï, ce sont les Zingiberaceae qui prédominent (*Aframomum cf. angustifolium* et *Renealmia* spp. ; obs. pers.). Sur terre ferme, une certaine hygrophilie des espèces géantes dressées est donc pressentie. C'est ainsi que dans les formations à Marantaceae d'Odzala, la grimpante *H. liebrechtsiana* recouvre habituellement à elle seule tout le sous-bois, et est accompagnée des géantes dressées *Aframomum giganteum* et *M. macrostachyum*, uniquement pour une association franchement hydromorphe à *Symphonia globulifera* (Brugière *et al.*, 2000 ; Schnell, 1976 ; van Asbroeck *et al.*, 2000). En effet, l'origine de nombreuses espèces héliophiles est à rechercher ailleurs qu'en forêts denses, et en particulier dans les formations ripicoles (Lebrun & Gilbert, 1954 ; Schnell, 1976). Par exemple, pour les lianes traçantes, *A. cordifolia* forme des fourrés monospécifiques colonisateurs en bordure de la rivière Sangha (ordre *Alchorneetalia cordifoliae* Lebrun 1947). Cette espèce participe aussi à la reconstitution des formations ouvertes à tendance hydromorphe (Dowsett-Lemaire, 1996 ; Mavar-Manga *et al.*, 2007) : elle devient une liane de 5 cm de diamètre dans les clairières marécageuses (éyanga), alors qu'elle présente son port habituel d'arbuste sarmenteux dans les FAM étudiées. Finalement, les arbres héliophiles des formations à Marantaceae présentent aussi une tendance à l'hygrophilie, comme *M. laurentii* et *M. tomentosa* (Aubréville, 1950 ; Dowsett-Lemaire, 1996 ; Hauman *et al.*, 1954 ; Letouzey, 1968 ; Tchinda, 2008 ; van Asbroeck *et al.*, 2000) ou sont franchement hygrophiles et anthropophiles comme *Pseudospondias microcarpa* (Doucet, 2003a ; Gillet, 2002 ; Harris, 2002 ; Lebrun & Gilbert, 1954).

Nous avons vu précédemment que les espèces héliophiles constituant le tapis dense des formations à Marantaceae sont très envahissantes et donc très concurrentielles.

Elles présentent en effet un système aérien très performant, permettant un envahissement optimal des milieux ouverts. De plus, les herbacées géantes s'étendent dans les grandes trouées par l'intermédiaire d'un puissant système rhizomateux. Lorsque ces espèces héliophiles sont bien installées et recouvrantes, elles inhibent le développement de la régénération arborescente et bloquent donc la dynamique forestière (Bosch, 2011 ; Brncic, 2002 ; Brugière *et al.*, 2000 ; de Foresta, 1990 ; Dhetchuvi, 1993 ; Koechlin, 1964 ; Toledo-Aceves & Swaine, 2008). Dès lors, la régénération ligneuse naturelle de plus de 50 centimètres de hauteur est très rare en FOM (4-11 plants/100 m²), peu soutenue en FDM (66 plants/100 m²), pour augmenter considérablement en FDHS (130-207 plants/100 m²) où le tapis herbacé est rare et peu développé.

3.5.3 Perturbations naturelles comme moteur de la dynamique actuelle des Marantaceae ?

Trois hypothèses relatives l'expansion du front de Marantaceae par l'intermédiaire de perturbations naturelles ont été émises. L'une, endogène, se réfère à la dynamique des chablis (Brugière *et al.*, 2000), les deux autres, exogènes, se rapportent d'une part, à l'action des grands mammifères (Guillaumet, 1967 ; Rogers & Williamson, 1987) et d'autre part, au passage des feux spontanés (Brncic, 2002 ; Swaine, 1992). Cette dernière perturbation, liée à l'évolution passée de la végétation, sera étudiée dans le cadre du chapitre 4. La dynamique des chablis remanierait la totalité de la superficie des forêts denses sur une période comprise entre 1.000 et 2.000 ans (Vandeweghe, 2004). Les chablis sont beaucoup plus fréquents en FDHS qu'en FAM (34% vs. 3% des placettes). Cette fréquence de chablis bien moindre semble être liée aux faibles densités du peuplement arboré. Allié à une régénération ligneuse très rare, cette végétation ouverte semble progresser dans les chablis des forêts denses limitrophes, comme proposé par Brugière *et al.* (2000). Autrement dit, l'avancée du tapis de Marantaceae ne serait marquée qu'à la lisière entre FOM et FDHS et à la faveur des chablis qui apparaîtraient dans cette dernière. Il en serait autrement au cœur du massif de FDHS. Soulignons toutefois que si cette dynamique expliquerait une certaine avancée du front de Marantaceae, elle ne concernerait pas leur installation (Chapitre 4). Cette dernière aurait été en effet catalysée par de plus grandes ouvertures que celles engendrées par de simples trouées naturelles (Brncic, 2002).

Une part importante du régime alimentaire de certains grands mammifères provient des herbacées géantes *Aframomum* spp. et *M. macrostachyum*, et particulièrement du gorille de plaine, *Gorilla g. gorilla*, et de l'éléphant de forêt, *Loxodonta cyclotis* (Blake, 2002a ; Calvert, 1985 ; Fay, 1997 ; Rogers & Williamson, 1987 ; White & Abernethy, 1996). Au Nord-Congo, les plus fortes densités de gorilles sont reliées aux formations à Marantaceae (Fay, 1997 ; van Loon, 2009). Cependant, l'appauvrissement de la faune au sein des grands massifs de FOM est reconnue, essentiellement pour les animaux arboricoles (Brugière *et al.*, 2000 ; Vandeweghe, 2004). Cette remarque est également valable pour l'éléphant qui, sur notre site d'étude, préfère les FDHS (29% des placettes). Blake (2002a) a également montré que les pistes d'éléphants étaient plus abondantes en forêts denses. La disponibilité en fruits y est plus élevée et les pistes convergent vers les grands semenciers recherchés (Blake, 2002a).

Les éléphants évitent donc habituellement les grands massifs de FOM (Vanleeuwe & Gautier-Hion, 1998).

L'éléphant est un grand perturbateur de la végétation en piétinant les jeunes pousses, cassant les jeunes arbres et écorçant les plus gros, comme *Petersianthus macrocarpus* (Nguenang *et al.*, 2011 ; Schnell, 1976). Il reste néanmoins un disséminateur de graines très efficace au point où de nombreuses espèces d'arbre à gros fruits charnus lui sont inféodées pour leur dispersion, comme les genres *Omphalocarpum*, *Desplatsia* et *Detarium* (Blake, 2002a). Les pistes qu'il entretient, empruntées par l'ensemble de la faune terrestre, sont toutefois souvent dépourvues de régénération ligneuse par piétinement et prédation des graines (Vanleeuwe & Gautier-Hion, 1998). La grande faune, et l'éléphant en particulier, ne joueraient donc pas un rôle important dans la dynamique d'expansion des formations à Marantaceae (Brugière *et al.*, 2000) contrairement à certaines allégations (Carroll, 1997 ; Fay, 1997), sauf dans le cas particulier des clairières marécageuses à Marantaceae (Blake, 2002b ; Rogers & Williamson, 1987). Les clairières marécageuses (baï et éyanga) sont en effet attractives pour la grande faune qui contribuerait au maintien de l'ouverture du couvert arboré (Harris, 2002 ; Schnell, 1976 ; Vanleeuwe & Gautier-Hion, 1998). Les grands baïs en saison sèche sont notamment visités par les éléphants, à la recherche de minéraux (Blake, 2002a) et de contacts sociaux (Elkan & Clark, 2004).

3.5.4 Forêts monodominantes à *G. dewevrei* et dynamique

G. dewevrei est une grande Caesalpinioideae fortement grégaire, sempervirente et tolérante à l'ombrage (Gibert, 1975, 1984 ; Hart *et al.*, 1989). La structure diamétrique de *G. dewevrei* à l'allure d'une exponentielle décroissante, caractéristique d'une espèce se régénérant sous son propre couvert (Gérard 1960 ; Hart *et al.*, 1989). Sa régénération représente en effet la moitié de l'ensemble de la régénération ligneuse inventoriée, cette dernière étant comparable à celle des FDHS (74 *G. dewevrei* pour 140 tiges/100 m², hauteur \geq 50 cm). Pour un dhp \geq 60 cm, les densités de *G. dewevrei* inventoriées de 20 à 24 tiges/ha sont proches de celles de la région d'Ouessou (18 tiges/ha ; Gibert, 1975). Gérard (1960) quant à lui observe une surface terrière élevée de 34 m²/ha, alors que nos inventaires donnent des valeurs comprises entre 15 et 18 m²/ha (dhp \geq 10 cm). Les paramètres structuraux de *G. dewevrei* semblent donc fluctuer d'une zone à l'autre. Deux formations végétales ont été individualisées au sein des forêts monodominantes à *G. dewevrei* en fonction des conditions de drainage des sols : la forêt à *G. dewevrei* de terre ferme (FLTF) et la forêt à *G. dewevrei* périodiquement inondée (FLPI).

En FLTF, le cortège floristique accompagnant *G. dewevrei* peut aussi changer en fonction des zones. Il se rapproche toutefois toujours du cortège floristique des forêts mixtes de terre ferme limitrophes. La transition avec ces dernières est cependant toujours nette par la disparition brutale de l'espèce dominante *G. dewevrei* (Gérard 1960 ; Hart *et al.*, 1989 ; Letouzey, 1968). Nos inventaires révèlent en effet des espèces du fonds floristique commun aux forêts mixtes de terre ferme, telle *Polyalthia suaveolens*, mais surtout des espèces de FDHS, comme *Thomandersia hensii*, *Pausinystalia macroceras* et *Diospyros* spp. Ces espèces arborescentes, abondantes sous le couvert de *G. dewevrei*, sont également tolérantes à l'ombrage et sempervirentes.

D'autre part, certaines poches à *G. dewevrei* présentent de gros pieds d'arbres décidus et héliophiles, habituellement cloisonnés aux forêts mixtes de terre ferme, comme *E. cylindricum* et *P. soyauxii* (obs. pers.). Cette association pourrait traduire une progression relativement récente de *G. dewevrei* (Goss *et al.*, 2000 ; Hart *et al.*, 1996). Cette avancée probable sur les forêts mixtes de terre ferme semble être très lente, à la faveur de longues périodes exemptes de perturbations majeures (Evrard, 1968 ; Hart, 1985 ; Hart *et al.*, 1989 ; Lebrun & Gilbert, 1954). Ses grosses graines sont en effet habituellement dispersées à moins de dix mètres du producteur par explosion des gousses (autochorie ; Hart *et al.*, 1989). Les stratégies de stabilisation de l'espèce et de conservation des ressources seront commentées au chapitre 4. Par ailleurs, l'herbacée grimpante du genre *Haumania* constitue la composante principale de la strate herbacée des FLTF (Blake, 2002a ; Letouzey, 1968). Les *Haumania* présentent un recouvrement moyen de 30 à 40% en FLTF avec *H. danckelmaniana*, comme pour les FDHS attenantes, ou *H. liebrechtsiana*, non loin des formations à Marantaceae. Finalement, les herbacées géantes dressées caractérisant ces dernières sont rares ou absentes en FLTF. Elles sont remplacées par le genre *Palisota* de la famille des Commelinaceae, peu envahissant avec entre 10 à 20% de recouvrement. L'espèce *P. brachythyrsa* est caractéristique de la formation, comme suggéré par Blake (2002b) et Harris (2002). Notons que les *Palisota* sont habituellement rares (< 5%) en forêts mixtes de terre ferme (Gillet, 2004).

La FLPI, moins étendue, se limite aux sols hydromorphes de part et d'autre des petits cours d'eau (Blake, 2002a). En s'en éloignant, elle laisse généralement place à la forêt à *G. dewevrei* de terre ferme d'emprise variable. En saison sèche, quelques trous d'eau sont perceptibles dans cette formation complètement inondée en saison des pluies. Pour notre site d'étude, l'abondance de *Cleistanthus caudatus* est propre à la formation. Toutefois, cette espèce peut aussi être rencontrée dans les forêts ripicoles du bassin du Congo et dans les forêts submontagnardes (Senterre, 2009). Les forêts à *G. dewevrei* périodiquement inondées en dehors de la Cuvette sont également associées à une espèce grégaire de *Cleistanthus* (Gillet, 2002). La Marantaceae *Sarcophrynium brachystachys*, inféodée aux sols hydromorphes (Koechlin, 1964), est liée à cette formation mais est peu recouvrante (5%).

3.5.5 Caractérisation des formations végétales sur sols hydromorphes

Les formations sur sols hydromorphes dépendent principalement des variations (niveau et périodicité) de la nappe d'eau au-dessus de la surface des sols et dans le profil pédologique, du degré de l'alluvionnement et de l'intensité du drainage des sols durant les éventuelles périodes d'exondation (Lebrun & Gilbert, 1954 ; Letouzey, 1968). Elles comprennent peu d'espèces à endémisme restreint. On assiste en effet à une homogénéisation de la flore liée aux sols hydromorphes par propagation via le réseau hydrographique dense de la Cuvette (Lubini, 1985). Elles se rapprochent des forêts à *G. dewevrei* par l'omniprésence d'une Caesalpinioideae sempervirente, tolérante à l'ombrage et autochore : *Guibourtia demeusei*, comme suggéré par les travaux de Blake (2002a), Harris (2002), de Saint-Aubin (1948) et White (1983).

Tout comme *G. dewevrei*, *G. demousei* est abondant dans la Cuvette et ne s'en éloigne que sporadiquement à la faveur du réseau hydrographique (Aubréville, 1968). On retrouve *G. demousei* aussi bien le long des grandes rivières comme la Sangha, que dans les forêts marécageuses, tel que remarqué par Aubréville (1968) et Letouzey (1968). Ses peuplements sont par endroits quasi-monospécifiques mais sont souvent accompagnés d'une végétation riveraine spécifique incluant de nombreuses lianes entrelacées (Gibert, 1984).

Outre *G. demousei*, le cortège floristique original et sempervirent de la forêt périodiquement inondée de la rivière Sangha traduit l'ancienneté de cette formation végétale par le biais de gros pieds, notamment de *Parinari congensis*, *Scytopetalum pierreanum* et *Diospyros gillettii* (ordre *Guibourtia-Oubanguietalia* Lebrun et Gilbert 1954). Ceux-ci se maintiendraient à la faveur de faibles perturbations (Lebrun et Gilbert, 1954). Ils sont toutefois souvent intimement associés aux peuplements d'*Uapaca heudelotii* qui avaient malgré tout été séparés des premiers par Lebrun et Gilbert (1954) dans l'ordre *Uapacion Heudelotii*. Cette espèce, la plus importante de la formation (Ir=86), est en effet une ripicole colonisatrice et fixatrice des berges. Son abondance exprime donc la dynamique active des grands cours d'eau (Vennetier, 1963). Le long de ces derniers, son association avec *Irvingia smithii* est aussi endémique de la Cuvette (Léonard, 1947). La composition floristique de la forêt périodiquement inondée de la rivière Sangha est donc originale au sein de la zone d'étude. Par ailleurs, la végétation des berges surélevées de la Sangha se singularise par une forte secondarisation issue des activités humaines, comme rapporté par Vennetier (1963). Aubréville (1948) décrivait la forêt rivulaire à la Sangha, où «*tout était inondé sauf à de rares intervalles quand s'élevait une haute berge, alors défrichée et portant quelque cinq à dix cases de pêcheurs... aucune cime ne dépassant nettement les cimes voisines, sauf quelques Ceiba pentandra disséminés et quelques autres arbres*». Outre *C. pentandra*, les autres arbres révélant l'action anthropique des berges surélevées sont *Lannea welwitschii*, *Pseudospondias microcarpa*, *Lophira alata*, *Cleistopholis patens* et le palmier à huile *E. guineensis* (Letouzey, 1968, alliance *Lanneo-Pseudospondietalia* Lebrun & Gilbert 1954).

La grande hétérogénéité de la végétation serait donc en partie expliquée par l'action différentielle de l'homme (Lebrun & Gilbert, 1954). Deux autres formations végétales sur sols hydromorphes présentent un intérêt pour l'homme, ce sont les raphiales et les clairières marécageuses. Les raphiales, composées de peuplements monospécifiques de *Raphia hookeri*, se développent dans les marécages permanents du réseau hydrographique principal et notamment de la Sangha (Gibert, 1984 ; Harris 2002 ; Lebrun & Gilbert 1954 ; Letouzey 1968 ; Mildbraed, 1922). Les raphiales ont de tout temps été exploitées par l'homme, principalement pour la récolte des flèches de feuilles, servant à la confection de toitures et de paniers (Dounias, 2003). De plus, une huile comestible est extraite des graines de *R. hookeri* et sa sève fournit une boisson prisée (vin ou peke, obs. pers.). Les clairières marécageuses présentent aussi un rôle social pour les populations. Les baïis étaient exploités comme saline et leur recherche pouvait engendrer de grands déplacements. Par exemple, au sud-est du site d'étude, le baï de Fulungu, bordant les marécages de la Likouala-aux-Herbes, demeure sacré pour les habitants du village d'Ikelemba, rivulaire à la Sangha (Lewis, 2002), alors que 30 km les sépare. En comparaison aux baïis, les éyangas semblent avoir eu un intérêt secondaire pour l'homme.

Cependant, une végétation héliophile et anthropophile y est habituellement observée. La forêt périodiquement inondée à *L. alata* et *M. purpurea* a été décrite en périphérie des éyangas. Comme précédemment cité pour les berges anthropisées de la Sangha, ces peuplements de *L. alata* pourraient également être d'origine anthropique (Letouzey, 1957, 1968 ; Chapitre 4). De plus, bon nombre de suffrutex anthropophiles sont liés aux zones secondarisées, périphériques aux éyangas (Vandeweghe, 2004), telles que *Clappertonia ficifolia*, *Cleome afrospina*, *Solanum* spp. (*S. aculeatissimum*, *S. anguivi* et *S. dasyphyllum*) et *Hibiscus* sp. 1 (obs. pers.). Dans la partie centrale de la clairière, ce sont des fourrés monospécifiques de légumineuses non indigènes, *Aeschynomene sensitiva* et *Mimosa pigra*, qui sont relevés (obs. pers.). Ces espèces seraient les témoins d'une utilisation par l'homme (Chapitre 4).

La disposition actuelle des éyangas au sein du site d'étude suggère l'emplacement d'anciens cours d'eau qui se seraient déplacés, la rivière Ndoki semblant au centre de cette dynamique (Blake, 2002a). Les éyangas seraient les vestiges d'anciens lits de rivière, voués à disparaître naturellement par comblement progressif. Rappelons que Censier *et al.* (1993) ont proposé un déplacement récent vers l'ouest du cours inférieur de la Sangha. Cette dérive de la Sangha aurait notamment modifié l'écoulement de la Ndoki. La zone à concentration élevée en éyangas, à l'interfluve entre la Ndoki et la Djaka, est de plus reliée à la fois à une géologie carbonatée (Vicat *et al.*, 2001), aux plus fortes concentrations en éléphant et en *T. scleroxylon*.

3.6 Conclusions

La végétation forestière du Congo septentrional, et en particulier celle de l'Intervalle de la Rivière Sangha, a très peu été étudiée jusqu'à présent. Elle est composée d'une mosaïque hétérogène de forêts mixtes de terre ferme à différents degrés d'ouverture de la canopée, de forêts monodominantes à *G. dewevrei* et de formations sur sols hydromorphes (Figure 25 à Figure 27). *G. dewevrei* se maintient en forêt périodiquement inondée avec de petits diamètres. Lorsqu'il s'étend sur la terre ferme, il atteint de plus grandes dimensions. Les autres formations sur sols hydromorphes, également denses et à sempervirence marquée, sont habituellement caractérisées par *G. demeusei*, une autre Caesalpinioïde tolérante à l'ombrage et à faible pouvoir de dissémination (autochore). Elle se voit toutefois remplacée par des espèces héliophiles, suite aux dynamiques liées aux grands cours d'eau, à la grande faune et/ou aux défrichements humains, citons notamment *U. heudelotii* (ichtyochore), *L. alata* (anémochoire) et le palmier à huile *E. guineensis* (zoochore-anthropophile).

Suite à une analyse multi-strates originale intégrant des aspects floristiques, structurels et fonctionnels, nous avons proposé une classification des forêts mixtes de terre ferme. Elles contiennent d'une part, des forêts denses humides semi-décidues, dont la variante à *T. scleroxylon*, et d'autre part des formations à Marantaceae, incluant des forêts denses, des forêts clairsemées et des formations arborées. Ces dernières se démarquent par un peuplement ligneux disséminé, réduit à quelques espèces de grands arbres, souvent décidues et héliophiles, voire hygrophiles. Le sous-bois est envahi de lianes traçantes et/ou d'herbacées géantes, concurrençant la régénération ligneuse, dès lors très rare.

La dynamique naturelle de propagation des herbacées géantes semble ne pas dépendre du facteur faunique, excepté pour certaines clairières marécageuses à Marantaceae, comme la forêt périodiquement inondée à *L. alata* et *M. purpurea* des éyangas. Par ailleurs, les grands arbres émergents des forêts mixtes de terre ferme sont essentiellement disséminés par le vent à de faibles distances, suggérant de grandes ouvertures de l'ensemble du massif forestier.

Les formations arborées sont des milieux très peu propices aux activités humaines traditionnelles, que ce soit pour les campements, les déplacements ou pour la cueillette (fruits et chenilles comestibles, écorces médicinales, ...). Les grands massifs de Marantaceae sont par conséquent habituellement évités par l'homme. Les tiges feuillées de Marantaceae, principalement de *M. macrostachyum*, sont toutefois toujours activement recherchées par les chasseurs-cueilleurs Mbendjele. Ces faciès forestiers dégradés et pauvres en espèces auraient par ailleurs subi les plus fortes perturbations passées, appauvrissant les sols, au sein même de la mosaïque forestière. Cette allégation est examinée dans le chapitre suivant.



Figure 25 : Exemples de forêts mixtes de terre ferme : a) Formation arborée à Marantaceae et *Aframomum. cf. subsericeum*, b) Forêt dense à Marantaceae (lisière), c) Forêt clairsemée à *M. macrostachyum*, d) Forêt dense humide semi-décidue à *T. scleroxyton* (et à sous-bois ligneux dense).



Figure 26 : a) Forêt à *G. dewevrei* de terre ferme, b) Formation arborée à Marantaceae, lisière de forêt dense humide semi-décidue, et marécages de la Likouala-aux-Herbes.

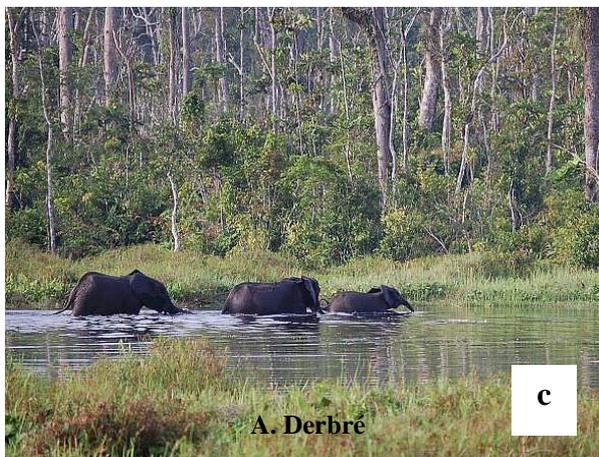


Figure 27 : Les formations sur sols hydromorphes : a) Forêt périodiquement inondée à *L. alata* et à *M. purpurea* des clairières marécageuses de type éyanga, b) Forêt périodiquement inondée de la rivière Sangha, bouelet de terre ferme et banc de sable en saison d'été, c) Clairière marécageuse de type bai (Djadja) ceinturée par un peuplement de bahia *Hallea ciliata* à *Aframomum* sp., d) Succession végétale d'une rive de la rivière Ndoki : respectivement la prairie aquatique, la raphiale à *R. hookeri*, la forêt marécageuse à *H. ciliata* et la forêt dense humide semi-décidue.

4. Origines de la mosaïque forestière hétérogène

4.1 Résumé

Ce chapitre s'intéresse à l'importance relative des facteurs édaphiques et anthropiques sur l'origine des formations végétales du Nord-Congo. Sur base d'une étude anthraco-archéopédologique accompagnée de datations ^{14}C , nous avons pu établir que ce sont les formations à Marantaceae qui ont subi les perturbations passées les plus intenses. Celles-ci, majoritairement d'origine anthropique, s'observent entre 2.320 et 1.330 ans BP. Elles sont liées à une phase d'expansion probable du palmier à huile, *Elaeis guineensis*, et à son exploitation par l'homme. Par contre, les forêts denses humides semi-décidues dominées par de grands arbres héliophiles et anémochores, dont *T. scleroxylon* et *P. elata*, semblent avoir été façonnées par les défrichements sélectifs et l'agriculture itinérante sur brûlis des 7 à 2 derniers siècles. L'action de l'homme est partout relevée mais les facteurs édaphiques et topographiques auraient également joué des rôles non négligeables. Les forêts monodominantes à *G. dewevrei* affichent des origines davantage complexes, étant présentes aussi bien sur sols pauvres de terre ferme que sur sols hydromorphes.

4.2 Introduction

De nombreuses études palynologiques alliées à des datations ^{14}C menées en Afrique centrale atlantique, dont notamment celles de Brncic *et al.* (2007, 2009), Laraque *et al.* (1997), Maley (1987, 2002, 2003), Maley & Brenac (1998), Ngomanda *et al.* (2009) et Schwartz & Lanfranchi (1991), se sont efforcées de reconstituer l'histoire de la végétation en relation avec le climat. La palynologie ne différencie cependant pas les pollens de Marantaceae (Ngomanda, comm. pers.). Une synthèse des résultats obtenus est présentée ci-après. Les variations climatiques globales intervenues au cours du Quaternaire récent (Annexe IV) auraient engendré des changements majeurs dans la composition et la distribution de la végétation forestière en Afrique de l'Ouest et centrale. Pour le Pléistocène récent, deux phases contrastées sont suggérées : (1) phase fraîche et humide : de *ca.* 30.000 à 20.000 BP, où le couvert forestier était relativement important avec la présence d'espèces montagnardes en plaine ; (2) phase fraîche et sèche : de *ca.* 20.000 à 12.000 BP, régression très importante de la couverture forestière et extension des zones de savanes. Le maximum de sécheresse est observé *ca.* 18.000 BP. Durant cette principale période de fragmentation forestière, de nombreux lambeaux de forêts denses se seraient maintenus au cœur de la Cuvette, essentiellement à l'interfluve des grands cours d'eau (Bahuchet, 1996 ; Brncic *et al.*, 2007 ; Colyn *et al.*, 1991 ; Gillet & Doucet, 2012 ; Maley, 2002 ; Robbrecht, 1996 ; Schwartz & Lanfranchi, 1991 ; Sosef, 1996), ainsi que dans les marécages de la Likouala-aux-Herbes (Laraque *et al.*, 1997).

L'Holocène se caractérise par une phase chaude et humide : de *ca.* 12.000 à 3.000 BP, avec le maximum d'extension des forêts *ca.* 9.000 BP. Par contre, lors de l'Holocène récent, deux grandes phases successives d'ouverture du couvert forestier ont été identifiées. (1) *Ca.* 4.500 - 3.500 BP : les formations savaniques se seraient substituées à la forêt périphérique au domaine forestier, avec par exemple l'ouverture d'une région d'Afrique de l'Ouest aujourd'hui connue sous le vocable « Dahomey gap ». Le cœur du massif forestier de la région Guinéo-Congolaise n'aurait donc pas été affecté à cette époque mais lors de la deuxième phase de perturbations. (2) *Ca.* 2.500 - 2.000 BP : une destruction relativement rapide des forêts, aurait entraîné une forte modification du milieu forestier préexistant. Celle-ci se traduit par une forte augmentation des pollens de taxons pionniers de forêt secondaire. La prédominance particulière du genre *Trema* serait rattachée à un accroissement de la saisonnalité, et non à une diminution des précipitations (Maley, 2002). Cette saisonnalité augmentant la durée de la saison sèche, aurait aussi concentré les pluies et les tempêtes convectives. Avec la diminution concomitante du couvert végétal, elle aurait par ailleurs favorisé l'érosion des sols. La relative rareté des pollens de Poaceae au sein même du massif forestier suggère en outre que les savanes ne se sont pas complètement substituées à la forêt (Brncic *et al.*, 2007). Durant cette période, un corridor de formations végétales secondaires, aussi appelé Intervalle de la Rivière Sangha, se serait étendu vers 2.500 BP, ouvrant le massif forestier des savanes soudaniennes au nord, aux savanes des plateaux Bateke au sud (Letouzey, 1968 ; Maley & Willis, 2010 ; Schwartz & Lanfranchi, 1991 ; White, 1979 ; Figure 1). Depuis la fin de cette phase aride *ca.* 2.000 BP et jusqu'à nos jours, la forêt semble globalement en cours d'extension.

La récente régression forestière (vers 2.500 BP) semble coïncider avec l'apparition de l'agriculture itinérante sur brûlis dans le massif forestier d'Afrique centrale, ainsi qu'en témoignent diverses traces humaines. Alors que l'acidité des terres forestières et le climat chaud et humide sont défavorables à la fossilisation de la matière organique, certains objets d'origine anthropique perdurent dans les sols au cours du temps (Schwartz & Lanfranchi, 1993 ; Vande weghe, 2004). Ces objets façonnés par l'homme sont appelés artefacts lorsqu'ils sont découverts lors de fouilles. Des microlithes polis issus du Néolithique *ca.* 4.000 BP ont été retrouvés le long de la Sangha, à Pikounda (Eggert & Kanimba, 1987). Si la présence humaine dans le massif forestier est aussi vieille que l'humanité, c'est durant les trois derniers millénaires que l'empreinte de l'homme semble s'être renforcée. Vers 2.500 BP, trois grands ensembles culturels se seraient côtoyés : les grassfields de l'Ouest Cameroun, le centrafricain et les traditions forestières (Clist, 2006b). A partir de cette époque, cette mosaïque culturelle de chasseurs-cueilleurs et d'essarteurs, producteurs de poterie ou métallurgistes ont donc coexisté (Clist, 2006a). L'industrie de l'Age de Fer Ancien a en fait débuté au sein du massif forestier vers cette date (Lanfranchi *et al.*, 1998 ; Schwartz, 1992). La phase aride *ca.* 2.500 BP aurait ainsi induit les migrations et l'expansion des populations d'essarteurs au sein du massif forestier (Neumann *et al.*, 2012 ; Schwartz, 1992).

Les traces de paléofeux aujourd'hui présentes dans les forêts du bassin du Congo seraient essentiellement l'œuvre des activités humaines passées. Les feux d'origine naturelle sont en effet relativement rares et très localisés en forêts denses humides. Ils sont principalement causés par la foudre, et plus rarement par le volcanisme ou la chute de météorites (Scott *et al.*, 2000).

En Afrique de l'Ouest, de grands incendies ont toutefois affecté des millions d'hectares de forêt dense, suite à la sécheresse des années 80 (El Niño ; Dupuy, 1998). Depuis au moins *ca.* 3.500 BP, les essarteurs utilisent le feu en zone forestière pour pratiquer l'agriculture itinérante sur brûlis, essentiellement comme outil de défrichage et de préparation du sol. Traditionnellement, il s'agit de feux établis en fin de saison sèche, ou feux tardifs, qui ont un effet beaucoup plus dommageable sur la végétation ligneuse et ralentissent sa reconstitution, comparativement aux feux précoces (MacGregor, 1936). Les feux anthropiques représenteraient un élément ancestral non négligeable de la dynamique des forêts tropicales, particulièrement celles de type semi-décidu (Dupuy, 1998 ; Tardy, 1996 ; Tardy *et al.*, 1996 ; Vande weghe, 2004). Ainsi, le front de contact brutal entre ces forêts et les savanes est entretenu par l'action répétée des feux de savane d'origine anthropique (Oslisly, 1998 ; Vennetier, 1963), une pratique vieille d'au moins 400.000 ans (Oslisly & Peyrot, 1992 ; Shlisky *et al.*, 2009). Lorsque les formations savanicoles sont protégées des feux, elles évoluent naturellement vers la forêt, avec une progression de la lisière forestière de l'ordre de 20 à 100 m/siècle en fonction des conditions locales (Dupuy, 1998 ; Schwartz, 1992 ; Schwartz *et al.*, 1996b).

Toutefois, l'état (composition, structure) des forêts tropicales ne serait pas que le fait du climat et des actions anthropiques. Les facteurs pédologiques et géologiques auraient également un impact significatif. La fertilité chimique et les ressources en eau des sols seraient les deux facteurs déterminants la répartition des espèces à grande échelle (Fayolle *et al.*, 2012 ; Hall & Swaine, 1981 ; Swaine, 1996). A une échelle plus locale, la position topographique et la profondeur de la nappe joueraient également un rôle important (Guillot, 1982).

De par la variété des causes probables ayant pu façonner la végétation, une approche multidisciplinaire est essentielle pour aborder cette problématique. Elle inclurait la botanique, l'anthracologie, la datation, l'archéologie et la pédologie. En ce qui concerne la botanique, les formations végétales à canopée ouverte et/ou dominées par de grands arbres héliophiles seraient le reflet d'anciennes perturbations humaines. Ces perturbations pourraient avoir été particulièrement fortes dans les actuels faciès ouverts à Marantaceae. Quant à l'anthracologie, elle procède par caractérisation des fragments macroscopiques de charbons (> 1 mm) car ceux-ci demeurent généralement à proximité de la source de feu qui les a engendrés (Clark & Patterson, 1997). Lors du brûlage des rémanents de l'agriculture itinérante sur brûlis, la combustion partielle de la matière organique fraîche produit une grande quantité de charbon de bois (Dupuy, 1998 ; Scott & Glasspool, 2007). Le charbon est un matériau chimiquement inerte et peu affecté par l'érosion chimique, persistant ainsi dans les profils de sols et les couches géologiques profondes pour des milliers d'années (Bird & Gröcke, 1997 ; Forbes *et al.*, 2006). Leur présence et leur datation peuvent donc être utilisées pour reconstituer l'historique local des feux (Tardy, 1996). De plus, les charbons de bois fossiles préservés dans les sols ont une valeur archéologique notable, car leur structure anatomique est conservée pendant le processus de carbonisation (Scott, 2000). L'anthracologie exploite cette caractéristique du charbon pour identifier les taxons botaniques qui ont été brûlés (Höhn, 2008 ; Tardy, 1996).

En somme, les échantillons de charbons contenus dans les sols des différentes formations végétales étudiées peuvent être identifiés, quantifiés et datés. Quant aux investigations pédologiques, elles peuvent tenter de démêler l'importance relative des facteurs édaphiques et des événements anthropiques sur la nature et la structure de la végétation. A titre d'exemple, les peuplements naturels de *T. scleroxylon* sont réputés être surtout présents sur les sols les plus fertiles (Bosu & Krampah, 2005 ; Guillot, 1982). Par ailleurs, la description des sols peut constituer une source d'appréciation des perturbations passées. Ainsi, les sols dits remaniés présentant un horizon enrichi en éléments grossiers (nappe de gravats ; Aubert & Segalen, 1966), observés dans la région d'Ouessou, seraient le résultat d'un processus érosif intense qui aurait affecté environ 30% de la surface du Congo (Lanfranchi & Schwartz, 1991). Cette érosion aurait été facilitée par l'ouverture de la végétation forestière couplée à une saisonnalité climatique contrastée (Maley, 2002 ; Schwartz, 1987). Enfin, le volet pédologique peut s'intéresser aux termites sachant que les grandes termitières dites « fossiles » du genre *Macrotermes* sont souvent considérées comme des traces de présence historique de savanes ou d'ouverture de la forêt (Bahuchet, 1993 ; Dowsett-Lemaire, 1996 ; Guillot, 1982 ; Letouzey, 1968 ; Schwartz, 1987). L'archéologie quant à elle, peut être sollicitée pour un rattachement morphostylistique des fragments de céramique à une époque particulière (Livingstone Smith, 2007 ; Wallaert, 1998).

Le chapitre 3 de cette thèse s'était penché sur la typologie de la végétation du Nord-Congo ainsi que l'impact des perturbations naturelles (chablis, pistes permanentes d'éléphants) sur l'avancée du tapis d'herbacées géantes et des formations à canopée ouverte à Marantaceae (FOM). Dans la continuité des hypothèses émises en Introduction (chapitre 1), le présent chapitre cherchera à évaluer l'importance relative des sols et des actions anthropiques historiques sur la nature de la végétation actuelle. Spécifiquement, il s'agira de (i) décrire sur les plans physiques et chimiques les différents types de sols en fonction des formations végétales ; (ii) évaluer l'abondance des artefacts et des charbons en fonction du type de végétation ; (iii) proposer un schéma expliquant les principaux déterminants de la composition végétale sur la base des précédents résultats.

4.3 Matériels et méthodes

4.3.1 Dispositifs d'étude

Ils comprennent deux dispositifs complémentaires : les toposéquences et les parcelles anthraco-archéologiques. L'organisation spatiale et les dominances locales de la mosaïque forestière suggèrent en effet un impact différentiel de l'homme en lien avec les spécificités de l'habitat. A ce titre, les toposéquences constituent un outil efficace de description des biotopes le long de continuums. Les anciennes perturbations sont comparées entre formations végétales, avec comme témoin anthropique deux sites de villages, l'un d'essarteurs bantous, l'autre de chasseurs-cueilleurs Mbendjèle, et dont l'histoire est bien documentée.

a) Toposéquences : fosses pédologiques et sondages à la tarière

Quatre toposéquences (L1 à L4) totalisant 11 km ont été ouverts dans le voisinage immédiat des quatre transects étudiés au chapitre 3 (Figure 31).

Pour rappel, la végétation parcourue se compose des formations végétales en forêts mixtes de terre ferme, en forêts sur sols hydromorphes et en forêts monodominantes à *G. dewevrei* réparties dans les deux premières catégories (Chapitre 3). Les toposéquences étaient caractérisées par deux paramètres :

- *la pente*, en pourcent, est mesurée tous les 25 m par visées successives à l'aide d'un clinomètre. Les altitudes sont obtenues à partir de la nouvelle version de la représentation topographique à haute résolution (MNT Modèle numérique de terrain), issue de la mission SRTM (Shuttle Radar Topography Mission ; Rodriguez *et al.*, 2005). La toposéquence est représentée graphiquement par une courbe d'altitude en fonction de la distance horizontale. Le facteur de correction d'exagération des hauteurs de la toposéquence est associé au graphique ;
- *les grandes termitières épigées*. Elles forment des buttes et interceptent les toposéquences. Leur présence ou absence est relevée tous les 25 m. La hauteur et le diamètre de chaque termitière sont estimés. De plus, des observations sont faites afin de les rattacher aux taxons de termites impliqués.

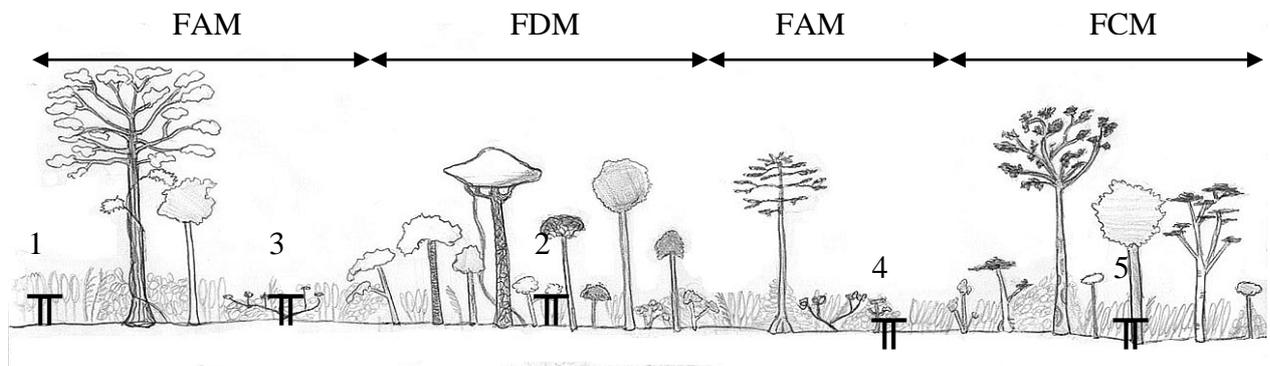


Figure 28 : Etude pédologique séquentielle à l'aide de la tarière, le cas des formations à Marantaceae. Π = Sondage à la tarière pédologique. FAM = Formation arborée à Marantaceae, FCM : Forêt clairsemée à Marantaceae et FDM : Forêt dense à Marantaceae.

Parallèlement, un sondage à la tarière était réalisé le long de ces toposéquences à chaque changement majeur de relief et/ou de formation végétale (Figure 28). La tarière Edelman (Eikelkamp, Netherlands), d'un diamètre de 7 cm, permet des sondages d'une profondeur de 2 m, elle a été graduée tous les 20 cm (Figure 29a). Un total de 43 sondages à la tarière a été réalisé sur l'ensemble des toposéquences. La procédure de sondage est la suivante. Sous la litière, les cinq premiers centimètres de sol sont récoltés à l'aide d'une truelle. Ensuite, un échantillon de sol est prélevé à la tarière tous les 20 cm jusqu'à 2 m de profondeur, soit un total d'onze prélèvements par sondage. Chaque échantillon de sol est placé dans une boîte individuelle et codée. La boîte est ensuite rangée dans un pédocomparateur pour apprécier la variabilité de couleur et de texture des profils de sols, sachant que les colonnes du pédocomparateur correspondent aux différents sondages, et les lignes aux profondeurs (5, 20, 40, 60, ..., 200 cm ; Figure 29b). Lorsque des changements pédologiques entre deux sondages successifs sont observés le long de la toposéquence, un prélèvement intermédiaire est réalisé. Cette technique simple permet d'apprécier et de contrôler la variabilité pédologique au sein de gradients de végétation (Barnerias *et al.*, 2004).

Après avoir contrôlé la variabilité pédologique grâce aux sondages à la tarière, 20 fosses d'une profondeur de 1 à 2 m en fonction du milieu, ont été ouvertes dans les sols représentatifs des formations végétales traversées par les toposéquences (12 fosses) ou en dehors de celles-ci (8 fosses). Neuf formations ont été sondées, il s'agit des :

- formations arborées à Marantaceae et *A. cf. subsericeum* ou FAM : 3 fosses,
- forêts clairsemées à *M. macrostachyum* ou FCM : 2 fosses,
- forêts denses à Marantaceae ou FDM : 3 fosses,

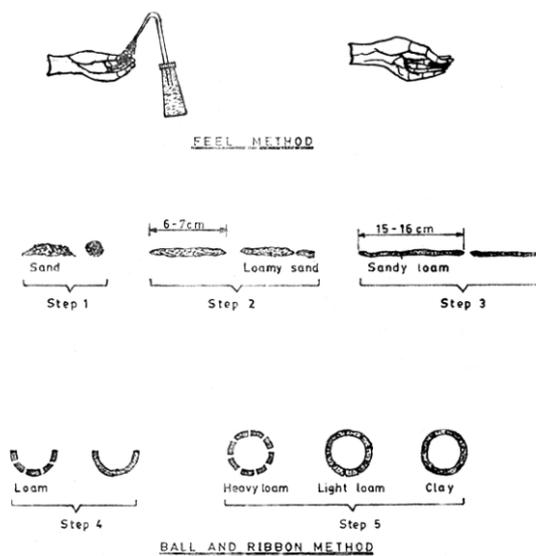


Figure 29 : a) Sondage à la tarière pédologique, b) Pédocomparateur (colonnes = sondages, lignes = profondeurs). Onze profondeurs sont systématiquement prélevées (de bas en haut) : 5 premiers centimètres (litière) et tous les 20 cm, de 20 cm à 2 m.

- forêts denses humides semi-décidues à *T. scleroxylon* ou FDHSTs : 6 fosses,
- forêts denses humides semi-décidues à espèces à bois dense (exemples : *L. alata*, *N. diderrichii*, *M. laurentii*, *E. suaveolens*, *E. cylindricum*) ou FDHS_{Sangha} : 2 fosses,
- forêts périodiquement inondées à *L. alata* et *M. purpurea* des clairières marécageuses de type éyanga (Eyanga à *L. alata* par la suite) : 1 fosse,
- forêts à *G. dewevrei* (limbali) de terre ferme ou FLTF : 1 fosse,
- forêts à *G. dewevrei* (limbali) périodiquement inondées ou FLPI : 1 fosse,
- forêts marécageuses des petits cours d'eau ou FM : 1 fosse.

Pour chaque fosse, une des faces verticales (profil) était observée et décrite après rajeunissement et aplanissement du profil à la truelle (Walter, 2004). Chaque profil était géoréférencé et photographié à l'aide d'une échelle graduée. La description morphologique du profil reposait essentiellement sur la délimitation et la caractérisation des principaux horizons pédologiques suivant la fiche de Delecour et Kindermans (1980). Chaque horizon identifié était décrit par :

- La couleur. Elle est déterminée à l'aide de la Charte des Couleurs de Munsell. La méthode de description des couleurs est basée sur trois caractéristiques : (i) la gamme ou spectre dominant, qui comprend cinq couleurs majeures : R (rouge), Y (jaune), G (gris), B (bleu), P (pourpre) et les couleurs complémentaires respectives : YR, GY, BG, PB, RP ; (ii) la valeur, qui est la clarté relative de la couleur (de 0 à 10) ; et (iii) l'intensité ou pureté, qui est la force relative de la couleur et augmente avec l'éclat. Le code de Munsell est ainsi noté pour chaque échantillon (ex. 7,5R 5/3) ;
- La texture. Elle est évaluée sur le terrain par la méthode décrite par Coche & Laughlin (1985), illustrée et commentée à la Figure 30 (Ball and Ribbon Method). En complément de cette appréciation de la texture sur le terrain, la composition granulométrique est aussi analysée en laboratoire et est alors représentée dans un triangle textural (USDA, 1951) comprenant quatre grandes zones : argileuse, équilibrée, limoneuse et sableuse.



Légende :

Après réhumidification, malaxer entre le pouce et l'index, la méthode est en cinq étapes :

- E. 1) Boule écrasée se désagrège : Sable ;
- E. 2) Boudin écrasé de 6-7 cm de long ne revient pas à sa forme initiale : Sable limoneux ;
- E. 3) Boudin plus long (15 cm), ne revient pas à sa forme initiale : Limon sableux ;
- E. 4) Demi-cercle casse : Limon*/équilibré ;
- E. 5) 1. Cercle complet casse : Limon lourd ;
2. Cercle complet avec des craquelures : Argile léger ;
3. Cercle complet non fissuré : Argile.

(*) Un sol limoneux est composé de teneurs relativement équivalentes en sable, limon et argile (loam vs. silt in English).

Figure 30 : Méthode pratique d'évaluation de la texture du sol au toucher sur un échantillon de sol réhumidifié (Coche & Laughlin, 1985).

- L'analyse physico-chimique. Elle concerne les deux premiers horizons pédologiques. Un échantillon moyen de sol, issu du mélange de cinq prélèvements d'un même horizon, est constitué pour chacun d'eux. Comme les échantillons proviennent de 20 sites, un total de 40 échantillons moyens ont été analysés en laboratoire. ; voir Chapitre 3). Les sites dédiés à l'analyse des sols sont couverts d'alluvions du Quaternaire, hormis un en FDHS à *T. scleroxylon* qui se rapporte à la série schisto-quartzitique de Nola, géologie de prédilection de *P. elata*, autre grande héliophile grégaire (Figure 33, annexe VI). L'analyse des échantillons de sol a été réalisée par le Département Sols-Produits du Centre Provincial de l'agriculture et de la ruralité (La Hulpe, Belgique). Les paramètres estimés étaient : (i) la granulométrie ; (ii) le pH_{KCl} ; (iii) le pH_{H_2O} ; (iv) le taux de carbone organique ; (v) le taux d'humus ; (vi) les teneurs en bases échangeables : Ca, Mg, K, Na ; (vii) la teneur en phosphore soluble dans l'eau ; (viii) la teneur en phosphore échangeable ;

(ix) les teneurs en oligo-éléments : Cu, Fe, Mn, Zn ; (x) la teneur totale en azote ; et (xi) la capacité d'échange cationique CEC à pH = 7. Remarquons que la CEC effective à pH du sol représente une mesure plus précise (Bock, comm. pers.). Les détails des méthodes d'analyse sont fournis en annexe V.

b) Parcelles anthraco-archéologiques

Six parcelles anthraco-archéologiques ont été installées en complément des toposéquences (Figure 31). Elles visent à établir d'éventuels liens entre le type de végétation et la présence d'artefacts (Gruslin, 2009). Le Tableau 14 reprend leurs caractéristiques.

Tableau 14 : Caractéristiques des six parcelles anthraco-archéologiques.

Nom	Type	Formation végétale	Localisation (Figure 31)	Surface [ha]	Nombre de fosses	Observations
P1-Mboua Sangha	Anthropique 1 - Essarteur	Vieille forêt secondaire rivulaire à la Sangha	A la confluence entre la Sangha et la Mboua Mboua, à 13 km en amont de Pokola (UFA Pokola)	0,5	5	Village de Mboua Mboua du groupe Bomwali (langue bantoue, ethnie Sangha)
P2-Ibamba Likouala	Anthropique 2 - Chasseurs-cueilleurs	FCM à <i>M. macrostachyum</i>	En bordure des marécages de la Likouala-aux-Herbes (UFA Toukoulaka).	0,5	5	Ancien village d'Ibamba du groupe Mbendjele (pygmée Aka, voir 2.5.2) Son abandon date des années 2000 (AAC 2005)
P3-Triplochiton scleroxylon	Peuplement héliophile 1	FDHSTs	Interfluve entre les rivières Ndoki et Djaka (UFA Kabo)	0,5	5	Sur sols carbonatés (Annexe VI)
P4-Lophira alata	Peuplement héliophile et hygrophile	Eyanga à <i>L. alata</i>	Interfluve entre les rivières Ndoki et Djaka (UFA Kabo)	0,2	3	Sur sols carbonatés
P5-Pericopsis elata	Peuplement héliophile 2	FDHSPe	Non loin du village de Bomassa rivulaire à la Sangha (groupe Bomassa, langue oubanguienne, voir 2.5.1 ; UFA Kabo)	0,06	2	Espèce dont l'aire de distribution se limite à l'extrême NW du site d'étude, sur la série schisto-quartzique de Nola (Gillet <i>et al.</i> , 2008 ; Paget & Desmet, 2006, Annexe VI)
P6-Gilbertiodendron dewevrei	Peuplement sciaphile	FLTF	Proche des sources de la rivière Djaka (UFA Kabo)	0,5	5	Sur alluvions

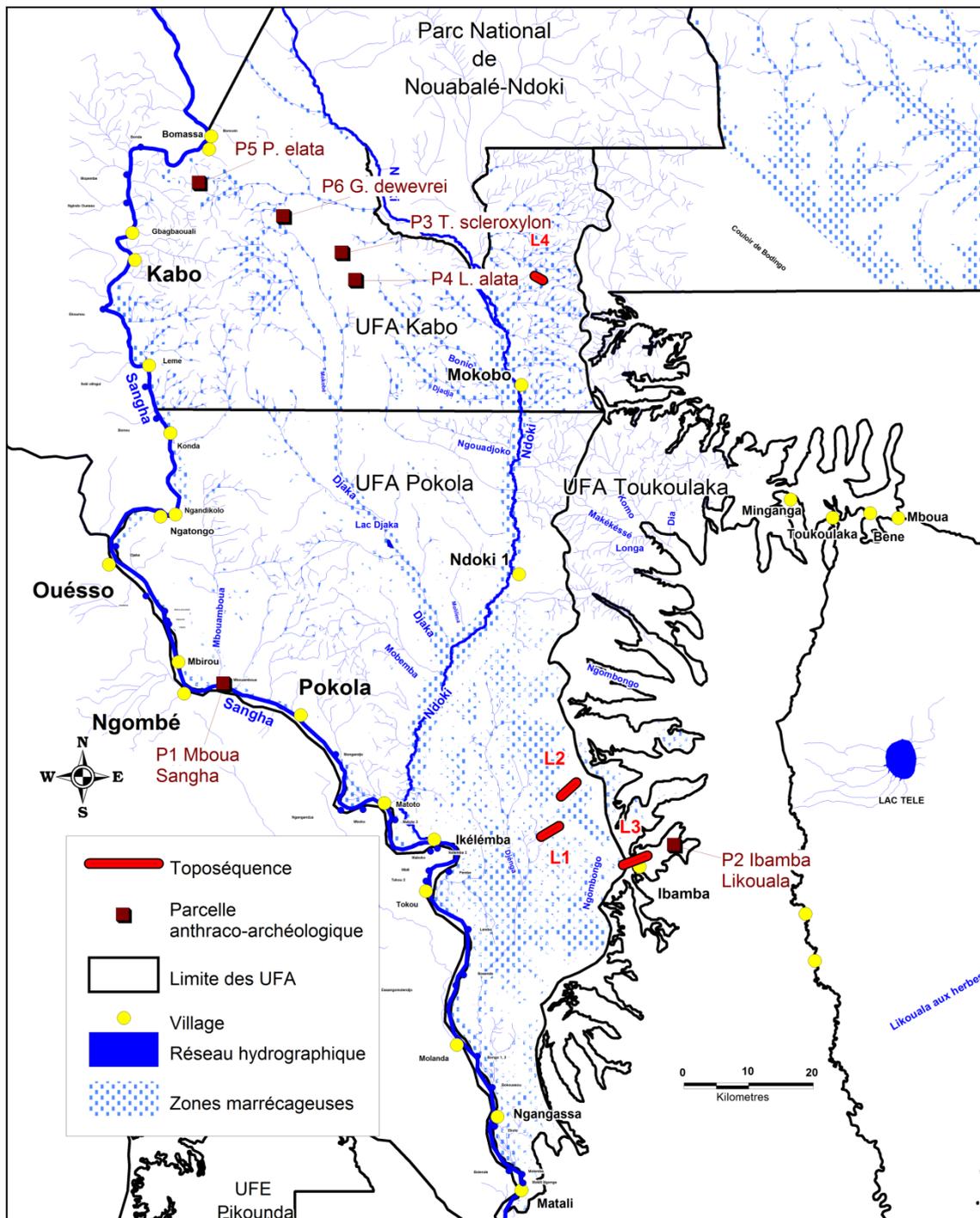


Figure 31 : Localisation des quatre toposéquences et des six parcelles anthracologiques (d'après Cellule d'Aménagement-CIB).

Les deux premières parcelles, P1 et P2, sont localisées sur d'anciens sites habités (témoins perturbés) : un d'essartiers rivulaires à la Sangha, et un de chasseurs-cueilleurs Mbendjele dans les forêts clairsemées à *M. macrostachyum* attenantes aux marécages de la Likouala-aux-Herbes (Figure 31). Ces deux sites archéologiques d'ancienne occupation humaine avérée permettront d'évaluer et d'étudier les artefacts susceptibles d'être découverts dans les quatre autres formations végétales (Lewis, 2002 ; Chapitre 2).

Ces quatre dernières parcelles se rapportent à des forêts denses, sous-échantillonnées le long des toposéquences. Chacune correspond à un peuplement d'une espèce d'arbre grégaire. Trois concernent de vieux peuplements héliophiles, décidus et anémochores : elles se situent en FDHS à *T. scleroxylon* ou à *Pericopsis elata*, et en éyanga à *L. alata*. La quatrième se rapporte à la forêt à *G. dewevrei* de terre ferme, ou FLTF (Tableau 14). Pour ces quatre parcelles, le choix du peuplement a été aléatoire.

Chacune de ces six parcelles a été divisée en un réseau de sous-parcelles de 200 m² (20 x 10 m). A chaque intersection du quadrillage ainsi tracé, un sondage à la tarière a été entrepris jusqu'à 60 cm de profondeur afin de déceler les éventuelles zones de concentration de céramique. Ensuite, 25 fosses anthraco-archéologiques de 50 x 50 x 50 cm ont été ouvertes dans l'ensemble des parcelles, en les positionnant sur les éventuelles zones de concentration de céramique.

c) Données communes collectées dans les deux dispositifs

Aussi bien dans les prélèvements par tarière et les fosses pédologiques des toposéquences qu'au sein des parcelles anthraco-archéologiques, les charbons de bois et les éventuels artefacts étaient systématiquement recherchés par horizon (fosses pédologiques) ou par couche de 10 cm (fosses anthraco-archéologiques) et de 20 cm de profondeur (tarière). Une échelle d'abondance de charbons a été définie (d'après Brncic, 2002 et Wannes, 2009) : 0 = charbon absent ; 1 = charbon rare (un ou deux petits charbons ≥ 1 mm) ; 2 = quelques charbons (deux à cinq fragments moyens ≥ 5 mm) ; 3 = nombreux charbons (plus de cinq fragments moyens) ; et 4 = charbons très abondants (veine ou gangue de charbons). Au sein des éventuels horizons et couches charbonneux identifiés (Figure 32b), des échantillons de macrorestes de charbons ont été collectés, nettoyés, séchés, confinés dans des sachets hermétiques et étiquetés. Globalement, 119 collections de charbons ont été récoltées. Elles ont été valorisées d'une part, pour dater les perturbations passées liées aux feux et/ou à l'homme, et d'autre part, pour déterminer les taxons botaniques qui ont brûlé. Une première reconnaissance des charbons sur le terrain a consisté à séparer à l'œil nu les fruits carbonisés, et particulièrement les noix de palme *E. guineensis* carbonisées, des vrais charbons de bois (Figure 32a). En forêts tropicales, ces noix carbonisées sont des indicateurs d'anciens campements ou villages (White & Oates, 1999). L'échelle d'abondance utilisée pour quantifier les noix de palme dans les sols est similaire à celle des charbons.

Quinze fragments carbonisés, localisés à la Figure 33, ont été datés. Ils proviennent des principaux horizons charbonneux (avec ou sans artefacts) des différentes formations végétales sondées. Les fragments de fruits et noix carbonisés ont été préférés pour la datation, puisqu'ils ont été produits l'année où ils ont brûlé. Contrairement aux charbons de bois qui fournissent une date davantage biaisée due à l'âge du ligneux. Enfin, l'anatomie de 76 macrocharbons de bois a été analysée et comparée, fournissant des identifications préliminaires (Wannes, 2009). Les méthodes relatives à la datation au carbone 14 et à l'identification botanique à partir de fragments de charbons de bois sont exposées en annexe VII.

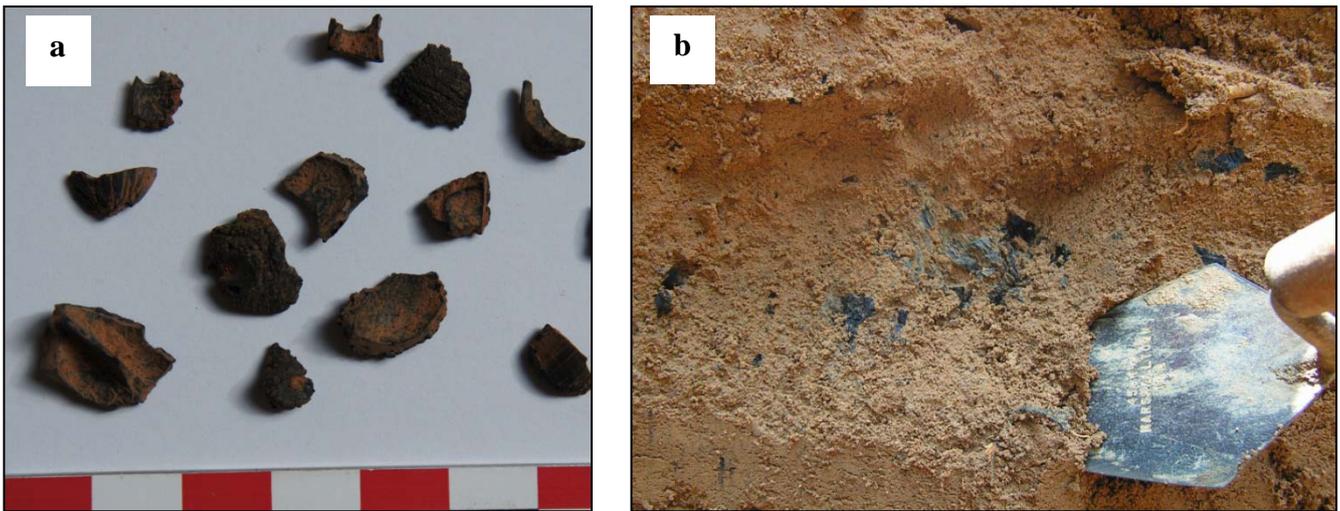


Figure 32 : a) Fragments carbonisés de noix du palmier à huile *E. guineensis*, b) Horizon charbonneux.

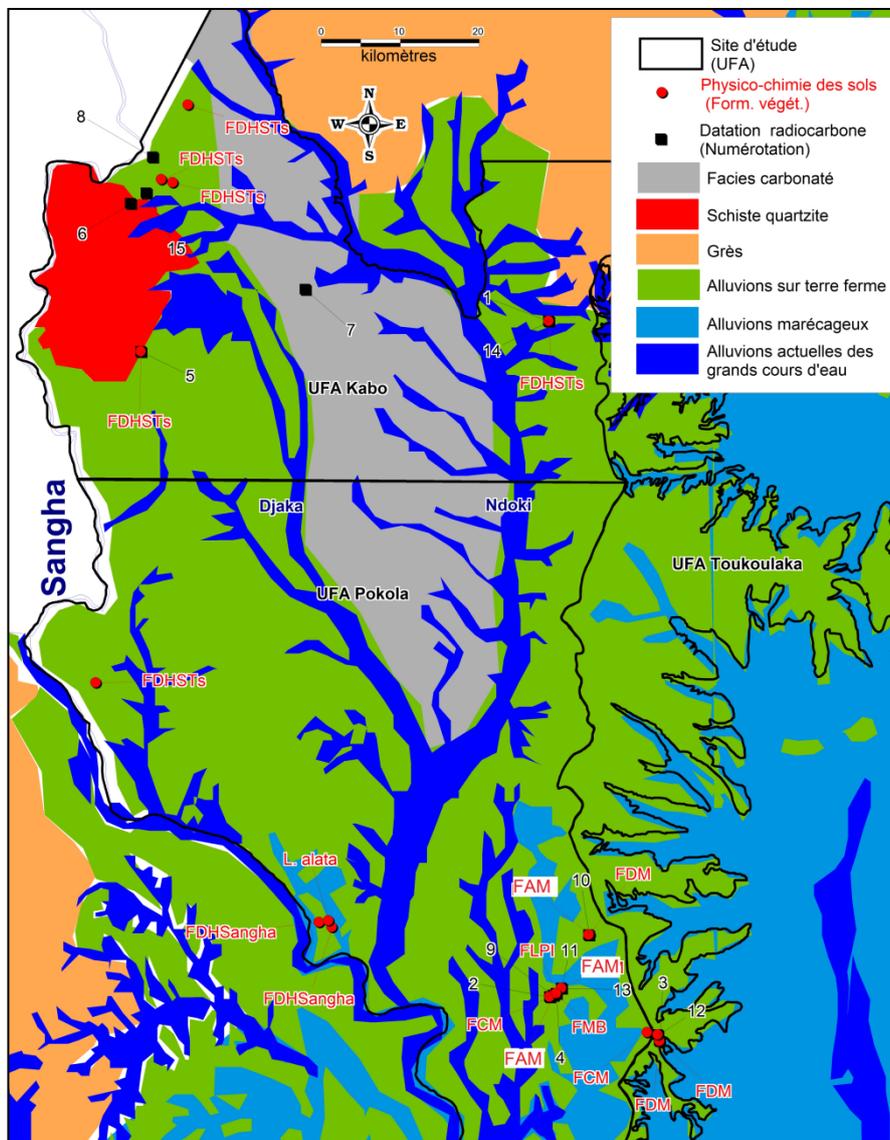


Figure 33 : Localisation des 20 sites dédiés à la physico-chimie des sols et des 15 datations au carbone 14, et géologie du site d'étude.

Les densités de tessons ont été exprimées par unité de volume [m³]. Les plus beaux échantillons de poterie découverts ont été nettoyés et photographiés de façon à mettre en évidence leur forme et les motifs qui les ornent. Quatorze fragments particuliers ont été sélectionnés à cet effet. La description archéologique de ces fragments de référence prend en compte à la fois (Meister & Eggert, 2008) : le numéro de référence du site et de la fosse, la profondeur et la position GPS ; l'échelle ; l'illustration du fragment et de ses motifs ; l'extrapolation du rayon de courbure du fragment ou détournage, et le croquis de la variation d'épaisseur du fragment. Ces deux dernières caractéristiques ont été précisées uniquement pour les cinq fragments dont la partie haute était extrapolable au col du récipient originel (Assoko Ndong, 2002 ; Eggert, 1987, 1992 ; Oslisly, 1992 ; Wotzka, 1995). Le rattachement morpho-stylistique consiste en une étude comparative des références archéologiques découvertes et de la bibliographie de la sous-région. Les motifs qui les orne (forme, emplacement, association), la technique employée pour les dessiner et la forme du récipient sont autant d'indices pour les rattacher à une époque donnée (Livingstone Smith, 2007 ; Wallaert, 1998).

4.3.2 Analyse des données

Pour certaines analyses, les formations à canopée ouverte à Marantaceae ou FOM (FAM et FCM) ont été regroupées. De même, les formations sur sols hydromorphes, FHydro (FLPI, FM et Eyanga à *L. alata*), ont été également regroupées dans certains cas.

La distribution des grandes termitières épigées le long des toposéquences a été comparée pour trois types de forêts mixtes de terre ferme, FOM, FDM et FDHSTs (Test d'indépendance χ^2). Le diamètre et la hauteur des termitières ont été également comparés via une Anova (conditions d'application respectées).

Sur la base des données issues des tarières, des différences sont ensuite recherchées pour la couleur (code Munsell) et la texture (par toucher) des sols. Pour ce faire, chacun de ces paramètres qualitatifs a été transformé en variables ordinales (Brncic, 2002). Les gammes de couleur de Munsell ont été ainsi codées, des sols jaunes à rouges : 1=2,5Y, 2=10YR, 3=7,5 YR, 4=5YR, 5=2,5 YR et 6=10R. Les codes utilisés pour la texture croissent des sols sableux aux sols argileux : 1=S, 2=SL, 3=LS, 4=L, 5=LLo et 6=ALe. Les tests de Kruskal-Wallis et U de Mann-Whitney ont ensuite permis de comparer chacun de ces deux traits entre les formations (n=6), et ce, pour chacun des 11 niveaux de profondeur (5 cm, 20 cm, 40 cm, etc.). Dans le but d'ordonner les caractéristiques physico-chimiques des sols en fonction du type de végétation, nous avons réalisé une Analyse en Composante Principale (ACP) basée sur les 20 traits estimés en laboratoire et les 40 échantillons (2 par fosse correspondant aux deux premiers horizons). Un de ces traits, le taux de saturation en bases échangeables (Sat.), à été calculé par la formule : $\text{Sat.} = (\text{S}/\text{CEC}) * 100$, où S est la somme des concentrations en bases échangeables (Na, K, Mg et Ca) et CEC la capacité d'échange cationique.

Une analyse non paramétrique (Tests de Kruskal-Wallis et de Mann-Whitney) précise ensuite les facteurs physico-chimiques déterminants du premier horizon, H₁, par type de végétation, considérant les mêmes 20 traits utilisés dans la précédente ACP. Enfin, les profils des sols alluvionnaires étudiés dans les fosses pédologiques sur toposéquences sont schématisés et décrits par formation végétale : les horizons pédologiques y sont différenciés jusque 2 m de profondeur par leur couleur, l'importance d'un éventuel horizon charbonneux, la présence de taches (fer ou matière organique), voire sur pseudogleys, d'une nappe phréatique et de graviers de quartz.

Pour l'analyse anthracologique, la distribution des abondances cumulées de charbons en fonction de la profondeur des sols de terre ferme est présentée. Plusieurs Anova et/ou test de Kruskal-Wallis ont été exécutés sur ces abondances de charbons par sondage ou, au contraire, par profondeur (classes de 20 cm), ceci en fonction des cinq formations végétales de terre ferme (toposéquences à la tarière, n = 40). Une analyse relative aux abondances de charbons est produite pour le second horizon, H₂, de l'ensemble des sols étudiés (n = 17), c'est-à-dire les 12 fosses pédologiques sur toposéquences et cinq des six parcelles anthraco-archéologiques. Six groupes de végétation ont été considérés pour cette analyse : les témoins anthropiques, les FAM, les FCM & FDM regroupées, les FLTF, les FDHSTs et les formations sur sols hydromorphes (FLPI, FM et Eyanga à *L. alata*). Une analyse similaire a été exécutée sur les abondances de noix de palme (H₂). Les datations sont par la suite présentées et commentées. Une carte de l'aire de distribution actuelle du palmier à huile *E. guineensis*, provenant des inventaires d'aménagement des concessions, a été confrontée aux zones à noix retrouvées et datées dans les sols, afin d'évaluer l'évolution de cette espèce anthropophile au cours du temps. Les dates des noix sont comparées en fonction des deux grandes zones mises en évidence (Test t de student). Les autres espèces arborescentes identifiées à partir des vrais charbons de bois sont comparées à travers leurs traits fonctionnels. Six traits ont été sélectionnés reflétant d'une part le type forestier (ouverture du couvert, degré d'humidité, phénologie foliaire), et d'autre part, la grandeur maximale de l'arbre consommé et la densité de son bois. La densité du bois utilisée est la masse sèche sur le volume frais [kg/m³] (base de données Dryade, Zanne *et al.*, 2009). Le bois est léger lorsque celle-ci varie de 0,3 à 0,5 kg/m³, mi-lourd de 0,5 à 0,7 et lourd de 0,7 à 0,9 (ATIBT, 1999). La comparaison de ces traits entre la végétation et les témoins anthropiques est ensuite testée (Test d'indépendance χ^2). Finalement, la densité de fragments de poterie [tessons/m³] est présentée pour chacune des six parcelles anthraco-archéologiques et les fragments décorés sont décrits et comparés afin de les rattacher à une époque donnée.

4.4 Résultats

4.4.1 Sols et végétation

a) Microtopographie et action des termites

La distribution des grandes termitières épigées le long des quatre toposéquences étudiées est présentée à la Figure 34.

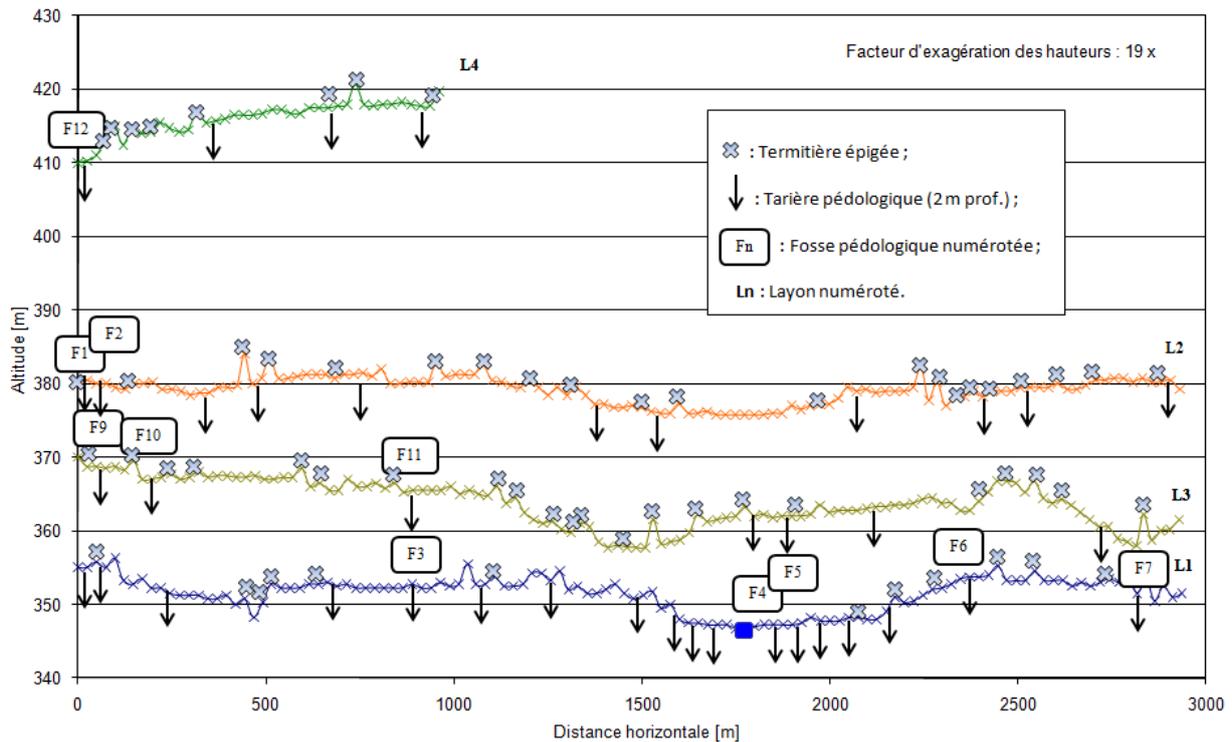


Figure 34 : Toposéquences (L1 à 4) et grandes termitières érigées, le cours d'eau de L1 est représenté (lit mineur de 2 m de large), L2 est rehaussé de 10 m pour une meilleure visibilité du graphique.

Les trois premières toposequences (L1 à L3) traversent une mosaïque de FOM (FAM et FCM), de FDM et de peuplements monodominants à *G. dewevrei*. Leur altitude fluctue entre 350 et 370 m. La dernière toposequence (L4) est quant à elle recouverte de FDHS à *T. scleroxylon*. Elle culmine vers 420 m d'altitude. La majorité des buttes interceptées le long de ces quatre toposequences sont des termitières (n = 69). Sur terre ferme, ces grandes termitières constituent l'essentiel de la microtopographie (Figure 34). La répartition des grandes termitières érigées (n = 66, sans les 3 en FLTF) entre les trois grands types de forêts mixtes de terre ferme traversés (FOM, FDM & FDHSTs) n'est pas significativement différente (Test d'indépendance $\chi^2 = 0,9$; ddl = 2 ; p = 0,637, H_0 acceptée). En moyenne, six grandes termitières ($\pm 2 = \text{écart-type}$) sont interceptées par kilomètre parcouru de forêts mixtes de terre ferme. Leur diamètre est estimé à 16 ± 7 m et leur hauteur à 2 ± 1 m. Il n'y a pas de différence significative, ni du diamètre moyen (Anova, F (2, 63) = 2,01, p = 0,14), ni de la hauteur moyenne (Anova, F (2, 63) = 0,72, p = 0,49) des termitières entre ces mêmes groupements végétaux. La taille imposante de ces termitières permet de les rattacher sans équivoque au genre *Macrotermes*.

En FOM, ces grandes buttes aplaties sont complètement recouvertes par le tapis dense d'herbacées géantes. De plus, en l'absence de cheminée et de conduits d'aération, elles semblent abandonnées et sont dès lors appelées termitières fossiles. Les termitières en pleine activité du genre *Macrotermes* sont de type cathédral, avec de grandes cheminées et de profonds conduits d'aération. Sur le site d'étude, ces termitières émergent dans les milieux forestiers récemment ouverts et riches en bois mort, tel que les champs ou les bords de route.

De plus, elles occupent une surface au sol beaucoup plus faible que les termitières fossiles (Figure 35a).

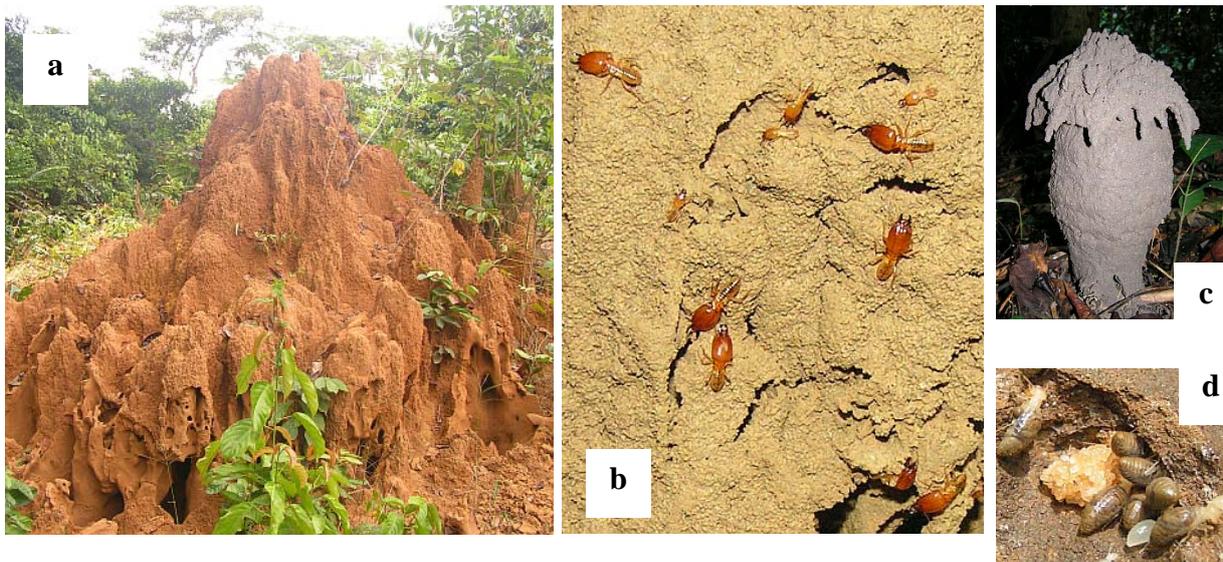


Figure 35 : a) Termitière cathédrale de *Macrotermes* en pleine activité dans une jachère avec conduits d'aération à la base (Molembé, bord de Sangha), b) Grands et petits soldats de *Macrotermes*, c) Cheminée de termitière « champignon » de *Cubitermes forestiere* en FDHS, d) Ouvrières de *Cubitermes*.

Un autre type de termitière épigée couramment rencontré est relié au genre *Cubitermes*. En forme de champignon à chapeau, elle est beaucoup moins imposante que celle du genre *Macrotermes* (Figure 35c). Le genre *Cubitermes* semble affectionner les forêts denses puisqu'aucune de ses termitières n'est observée en FOM.

b) Couleur et texture

Des modifications de couleur (Tableau 15) et de granulométrie (Tableau 16) sont observées en fonction de la formation végétale sondée. Les sols des formations à Marantaceae sondées sont brun-jaunâtre (10 YR) jusqu'à environ 1 m de profondeur. Au-delà, ils deviennent habituellement brun vif, voire brun-jaunâtre vif pour les FDM (7,5 YR). Au contraire, les sols en FDHS à *T. scleroxylon* sont le plus souvent brun-rougeâtre (2,5 YR) avant 120 cm et franchement rouge (10 R) au delà. Les sols en FLTF sont brun-jaunâtre terne avant 60 cm et orange jaune terne ensuite (10 YR). Les sols des formations sur sols hydromorphes (FLPI & FM) sont noir-brunâtre en surface, pour devenir brun jaune-grisâtre puis orange jaune à gris clair avec la profondeur (Tableau 15).

Tableau 15 : Profil moyen de couleur des sols par formation végétale, basé sur les sondages à la tarière.

Toposé- quence	n	Form. végét.	5 cm	20 cm	40 cm	60 cm	80 cm	100 cm	120 cm	140 cm	160 Cm	180 cm	200 cm	Code Munsell
1,2 & 3	12	FAM	BJ t	BJ t	BJ	BJ	BJ	B v	B v	B v	B v	B v	B v	10 YR/7,5 YR
1 & 3	7	FCM	B s	BJ t	BJ	BJ	BJ	B v	B v	B v	B v	B v	B v	10 YR/7,5 YR
1, 2 & 3	11	FDM	B f	BJ t	BJ t	BJ	BJ	B v	B v	B v	BJ v	BJ v	BJ v	10 YR/7,5 YR
4	4	FDHSTs	BR f	BR	BR	BR	BR	BR	R	R	R	R	R	2,5 YR/10 R
1 & (3)	6	FLTF	NB	BJ t	BJ t	OJ t	10 YR							
1	3	FHydro.	NB	NB	BJG	OJ t	OJ t - G c	G c	G c	10 YR/2,5 Y				
Résultats tests K-W	43	k = 6	H= 26,0 **	H= 30,2 **	H= 32,4 **	H= 29,3 **	H= 23,9 **	H= 24,0 **	H= 25,3 **	H= 26,4 **	H= 28,0 **	H= 27,1 **	H= 27,1 **	** p<0,001

n = nombre de sondage à la tarière, les couleurs sont Brun-jaunâtre (BJ), Brun (B), Brun-rougeâtre (BR), Rouge (R), Noir-brunâtre (NB), Orange jaune (OJ), Brun jaune-grisâtre (BJG), Gris (G), terne (t), vif (v), clair (c), foncé (f) et sombre (s) ; Les formations végétales sondées sont : la formation arborée à Marantaceae et *Aframomum cf. subsericeum* (FAM), la forêt clairsemée à *M. macrostachyum* (FCM), la forêt dense à Marantaceae (FDM), la forêt denses humide semi-décidue à *T. scleroxylon* (FDHSTs), la forêt à *G. dewevrei* de terre ferme (FLTF) et les formations sur sols hydromorphes regroupées (FHydro.).

Le test de Kruskal-Wallis affiche des différences très hautement significatives de couleur (gamme de Munsell) entre formations, et pour chaque profondeur de sol. Les trois types de formation à Marantaceae (FAM, FCM et FDM), les FLTF et les formations sur sols hydromorphes (FHydro.) présentent sur tout le profil une couleur de sol plus jaune de celle des FDHSTs. A partir de 20 cm de profondeur, les FHydro. sont encore plus jaunes que ces trois types de formation à Marantaceae. Finalement, les FLTF montrent un profil plus jaune que les FAM à partir de 100 cm, et que les FDM, à partir de 140 cm (Test U de Mann-Whitney, $p < 0,05$).

Les sols de terre ferme semblent présenter un horizon de limon lourd à argile légère plus ou moins développé en fonction de la formation, alors que plus en profondeur leur profil textural devient indifféremment équilibré/limoneux. Les sols hydromorphes sont beaucoup plus sableux (Tableau 16).

Tableau 16 : Profil textural moyen des sols par formation végétale, basé sur les sondages à la tarière.

Toposé- quence	n	Form. végét.	5 cm	20 cm	40 cm	60 cm	80 cm	100 Cm	120 cm	140 cm	160 cm	180 cm	200 cm	Fosse de référence
1,2 & 3	12	FAM	SL	LLo	LLo	LLo	LLo	LLo	LLo	LLo	L	L	L	F1, 3 & 11
1 & 3	7	FCM	LS	L	LLo	L	LLo	LLo	LLo	L	L	L	L	F7 & 8
1, 2 & 3	11	FDM	LS	LLo	ALe	LLo	LLo	LLo	LLo	LLo	L	L	L	F2, 9 & 10
4	4	FDHSTs	L	LLo	LLo	LLo	L	L	L	L	L	L	L	F12
1 & (3)	6	FLTF	LS	L	LLo	LLo	LLo	LLo	L	L	L	LS	L	F6
1	3	FHydro.	LS	LS	SL	SL	S	SL	LS	LS	LS	LS	LS	F4 & 5
Résultats tests K-W	43	k = 6	H= 10,2 NS	H= 7,6 NS	H= 10,9 NS	H= 10,3 NS	H= 14,0 *	H= 11,3 *	H= 8,9 NS	H= 10,1 NS	H= 8,6 NS	H= 9,8 NS	H= 9,3 NS	* p<0,05

n = nombre de sondage à la tarière, la texture appréciée au touché est du sable limoneux (SL), limon sableux (LS), limon (L), limon lourd (LLo) ou de l'argile légère (ALe). Pour les abréviations des formations végétales sondées, se référer à la légende du Tableau 15.

Le test de Kruskal-Wallis n'est significatif que pour les profondeurs de 80 et 100 cm (Tableau 16). A ces profondeurs, les sols des trois types de formation à Marantaceae (FAM, FCM et FDM) sont plus argileux qu'en FHydro. Pour ces mêmes profondeurs, seule la FAM est significativement plus argileuse que la FDHSTs.

A 80 cm, la FDM est plus argileuse que la FDHSTs, elle-même plus argileuse qu'en FHydro. (Test U de Mann-Whitney, $p < 0,05$).

Les résultats détaillés de l'analyse physico-chimique des 40 échantillons moyens de sols (un échantillon pour les deux premiers horizons de 20 fosses) sont repris à l'annexe VIII. La composition granulométrique de l'ensemble de ces deux horizons de surface est reportée sur le triangle textural à la Figure 36.

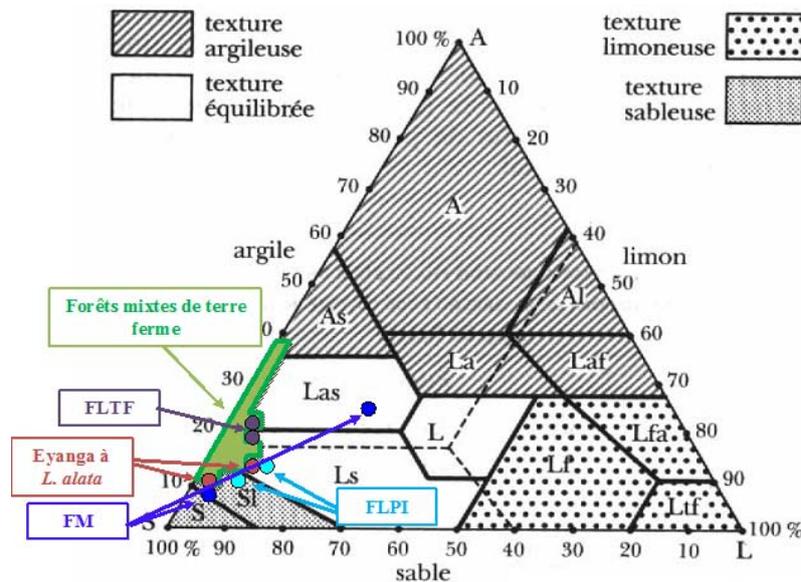


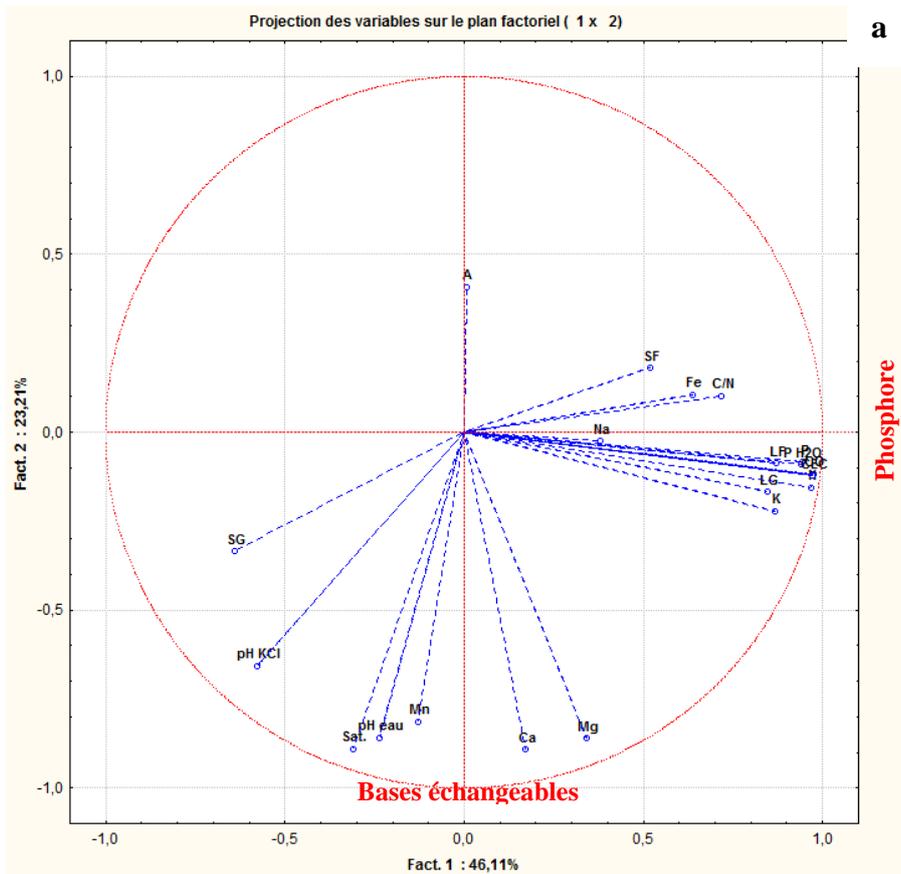
Figure 36 : Triangle textural des deux horizons de surface pour l'ensemble des échantillons pédologiques (2*20).

Les formations végétales autres que les forêts mixtes de terre ferme (FAM, FCM, FDM & FDHSTs) sont la forêt à *G. dewevrei* de terre ferme (FLTF), la forêt à *G. dewevrei* périodiquement inondée (FLPI), la forêt marécageuse des petits cours d'eau (FM) et la forêt périodiquement inondée à *L. alata* (éyanga à *L. alata*).

Les sols des deux horizons superficiels se positionnent majoritairement dans la zone de texture équilibrée du triangle. Les sables y sont toutefois largement prépondérants avec une moyenne de $77 \pm 7\%$. Les argiles représentent $19 \pm 7\%$ et les limons seulement $4 \pm 3\%$. Ce sont donc des limons sableux à argilo-sableux, voire des sables limoneux. Finalement, le seul échantillon se démarquant nettement par sa granulométrie plus équilibrée est le type FM. La texture des sols superficiels en FLTF est comparable à celle des forêts mixtes de terre ferme, alors que pour les formations périodiquement inondées (FLPI & éyanga à *L. alata*), la fraction limoneuse semble plus élevée en surface. Remarquons que pour l'ensemble des formations sur sols hydromorphes (FM, FLPI et éyanga à *L. alata*), la texture du deuxième horizon devient toujours franchement sableuse (Figure 36).

b) Fertilité

Une Analyse en Composantes Principales a été réalisée pour ordonner la végétation en fonction des caractéristiques physico-chimiques des deux horizons de surface des fosses pédologiques (Figure 37).



- Légende :**
- Granulométrie [%] :
 - A = argile
 - LF = limon fin
 - LG = limon grossier
 - SF = sable fin
 - SG = sable grossier
 - En [mg/100 g] :
 - P = Phosph. échangeable
 - P H₂O = Phosph. soluble dans l'eau
 - K = potassium
 - Na = sodium
 - Ca = calcium
 - Mg = magnésium
 - Fe = fer
 - Mn = manganèse
 - Absence de Zn et de Cu
 - pH_{eau}
 - pH_{KCl 1N}
 - Sat. = % de saturation
 - CEC = capacité d'échange cationique [mequ/100 g]
 - C/N = carbone/azote
 - N = azote total [%]
 - CO =carbone orga. [g/kg]

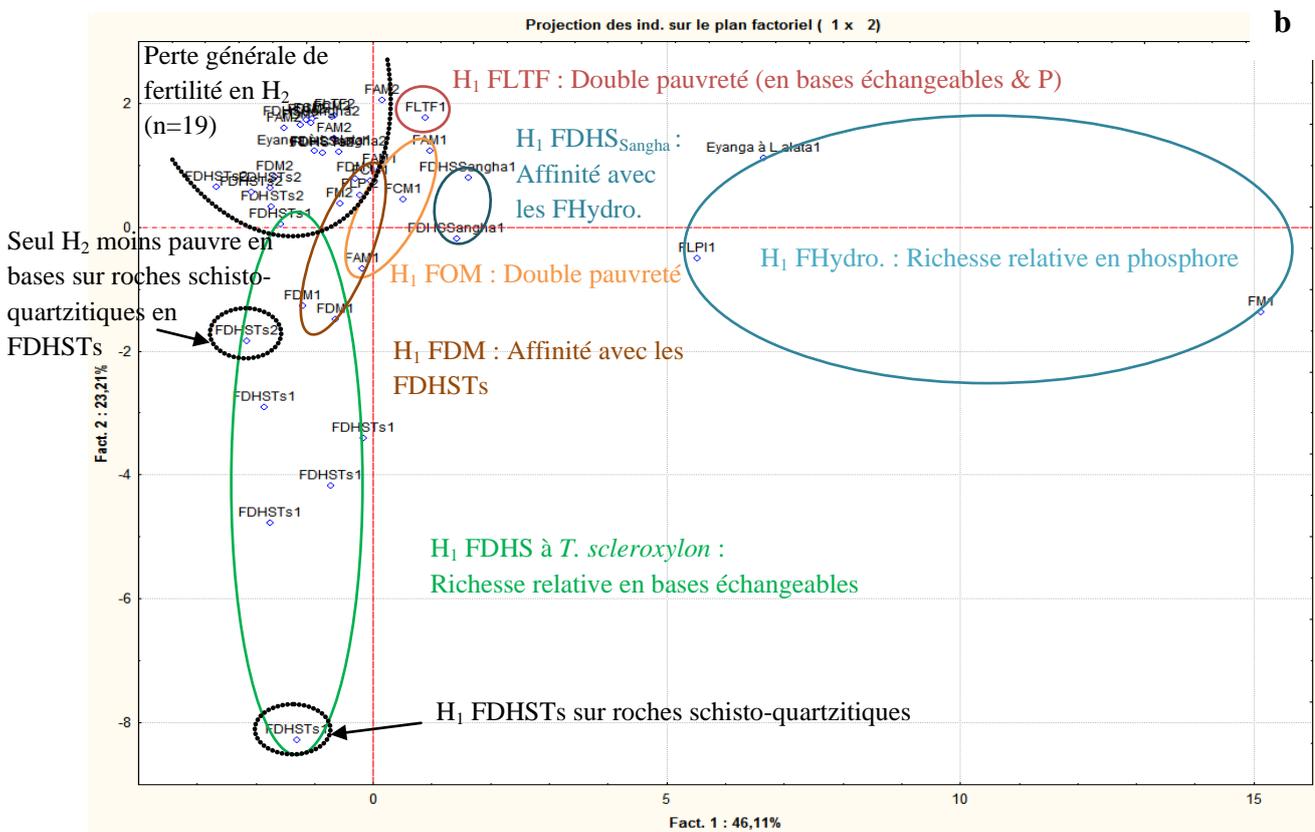


Figure 37 : a) Analyse en Composante Principale de 20 facteurs physico-chimiques des sols, b) Projection des deux horizons superficiels (H₁ & H₂) des 20 sites échantillonnés. L'axe 1 traduit une richesse en phosphore (+), l'axe 2, une richesse en bases échangeables (-). L'origine caractérise les sols plus pauvres en ces 2 éléments.

Les deux premiers axes de l'ACP représentent 69% de la variabilité totale. Le corrélogramme montre par ailleurs une forte corrélation entre de nombreuses variables. Quelle que soit la formation végétale considérée, une chute brutale de fertilité combinée à une homogénéisation des traits physico-chimiques des sols est observée du premier (H₁) au second horizon (H₂), hormis sur roches schisto-quartzitiques (Figure 33), où H₂ de l'un des six sites en FDHSTs est encore relativement riche en bases échangeables. Les sols forestiers tropicaux recyclent donc effectivement les nutriments au niveau de l'horizon humique (H₁), qui sera dès lors le seul pris en compte pour exprimer cette relative fertilité.

L'horizon humique des formations sur sols hydromorphes (FLPI₁, FM₁ & éyanga à *L. alata*₁) se démarque le long de l'axe 1 (46,1%), notamment par des teneurs élevées en phosphore. L'axe 2 (23,2%) traduit quant à lui un gradient décroissant de concentration en bases échangeables en H₁. Cette richesse relative en bases échangeables est plus marquée en FDHS à *T. scleroxylon*, et les FDM semblent afficher la même tendance. A l'opposé, les sols des FDHS_{Sangha} à fortes densités de grands arbres héliophiles autres que *T. scleroxylon* présentent des affinités avec les formations hydromorphes. Finalement, H₁ des FOM (FAM₁ et FCM₁) et de la FLTF se caractérisent par une «double pauvreté» chimique, c'est-à-dire de faibles teneurs en bases échangeables et en phosphore (Figure 37).

Afin d'affiner ces grandes tendances, les mêmes composantes de l'horizon humique H₁ sont comparées pour ces six types forestiers (tests de Kruskal-Wallis, n = 19, k=6). Les résultats sont présentés dans le Tableau 17.

Tableau 17 : Comparaison des valeurs moyennes des 20 facteurs physico-chimiques de l'horizon humique H₁ en fonction des six types forestiers de l'ACP. Les valeurs entre parenthèses représentent les écart-types des moyennes. Une même lettre associée à différents groupes indique des valeurs statistiquement identiques (test U de Mann-Whitney, p < 0,05).

Groupe/ Facteur	FOM	FDM	FLTF	FDHSTs	FDHS _{Sangha}	FHydro.	Globale	Résultats test K-W
P	1,0 (0)a	1,0 (0)a	1,0	1,0 (0)a	1,5 (0,7)ab	4,7 (2,1)b	1,6 (1,5)	H= 15,9 **
pH KCl	3,5 (0,2)a	3,7 (0,2)a	3,3	4,3 (0,5)b	3,3 (0,1)a	3,1 (0,4)a	3,7 (0,5)	H= 15,1 **
Sat.	25,2 (5,8)b	37,7 (16,6)bc	13,0	57,2 (20,0)c	24,0 (9,9)ab	6,0 (0)a	33,1 (22,3)	H= 13,9 **
CO	20,8 (2,9)ab	15,7 (4,0)ab	22,0	16,5 (5,7)a	33,5 (9,2)bc	184,7 (98,4)c	44,7 (68,6)	H= 12,6 *
Fe	297,0 (65,1)b	246,7 (104,8)ab	550,0	157,5 (47,2)a	466,0 (53,7)b	378,3 (204,1)b	289,4 (145,2)	H= 12,2 *
pH eau	4,1 (0,2)a	4,5 (0,3)b	3,8	5,0 (0,5)b	3,9 (0,1)a	4,2 (0,5)ab	4,4 (0,5)	H= 12,2 *
CEC	5,8 (0,7)ab	4,2 (1,5)ab	5,9	5,2 (1,2)b	10,0 (2,8)ac	38,5 (16,4)c	10,7 (13,2)	H= 12,1 *
C/N	12,4 (1,5)b	12,3 (1,2)b	12,0	10,5 (0,8)a	13,5 (2,1)ab	15,7 (2,3)b	12,4 (2,1)	H= 12 *
LG	1,4 (0,7)ab	0,7 (0,4)a	1,9	2,0 (1,2)b	2,3 (0)abc	5,9 (2,8)c	2,3 (2,0)	H= 11,6 *
P H ₂ O	0,1 (0,1)a	0,1 (0)a	0,1	0,2 (0,1)a	0,2 (0,1)ab	2,4 (1,3)b	0,5 (0,9)	H= 10,4 *
N	0,2 (0)a	0,1 (0)a	0,2	0,2 (0,1)a	0,3 (0,1)ab	1,1 (0,5)b	0,3 (0,4)	H= 10,2 *
LF	1,6 (0,5)ab	1,0 (0,2)a	1,9	1,2 (0,6)a	1,7 (0,3)ab	6,1 (4,7)b	2,1 (2,4)	H= 10 *
K	7,8 (3,8)	5,0 (2,6)	7,0	6,2 (2,3)	6,5 (0,7)	23,3 (3,8)	9,1 (6,7)	H= 8,1 NS
Mn	17,4 (8,0)	24,7 (13,9)	8,0	132,7 (97,2)	26,0 (15,6)	12,0 (7,5)	52,7 (73,8)	H= 7,8 NS
SG	54,7 (8,0)	61,8 (5,6)	54,5	63,7 (12,2)	51,2 (3,0)	38,5 (18,2)	55,7 (12,9)	H= 7,3 NS
Ca	17,2 (5)	18,0 (8,5)	6,0	46,0 (25,6)	32,5 (7,8)	20,3 (13,1)	27,4 (19,8)	H= 7,3 NS
SF	21,7 (7,3)	21,2 (7,2)	22,8	16,2 (9,6)	28,3 (0,8)	31,9 (5,7)	22,2 (8,6)	H= 6,6 NS
Mg	3,4 (1,1)	4,0 (1,7)	2,0	7,0 (3,6)	4,5 (0,7)	5,7 (2,1)	5,0 (2,7)	H= 6,2 NS
Na	2,6 (0,5)	2,7 (0,6)	3,0	2,0 (0)	2,0 (0)	2,7 (1,5)	2,4 (0,7)	H= 5,1 NS
A	20,6 (2,6)	15,3 (2,5)	19,0	17,0 (8,2)	16,5 (3,5)	17,6 (5,5)	17,8 (5,2)	H= 4,6 NS
n. sondages	5	3	1	6	2	3	20	

Les valeurs en gras sont significativement les plus élevées (** : p < 0,01 & * : p < 0,05). Se référer à la légende de la Figure 37 pour la signification des abréviations des facteurs. Les FHydro. regroupent FLPI, FM et éyanga à *L. alata*. La physico-chimie de l'unique fosse en FLTF a été conservée à titre indicatif.

Il existe des différences significatives entre formations pour la majorité des paramètres à l'exception de l'argile (A), du sodium (Na), du magnésium (Mg), du sable fin (SF), du calcium (Ca), du sable grossier (SG), du manganèse (Mn) et du potassium (K). Les deux grandes tendances observées dans la précédente ordination (Figure 37) sont confirmées : les formations sur sols hydromorphes présentent une richesse relative en phosphore (échangeable et H₂O) et les FDHS à *T. scleroxylon*, un taux de saturation en bases échangeables significativement plus élevé. De plus, l'hydromorphie se traduit en surface par de plus fortes valeurs de la capacité d'échange cationique, du carbone organique, de l'azote et des limons (fins et grossiers). Pour les FDHSTs, des pH plus basiques (KCl & eau) sont aussi mis en évidence. Les affinités des FDM avec ces dernières sont confirmées par un taux de saturation en bases échangeables et des pH élevés. Les FDHS_{Sangha} se rapprochent bien des formations sur sols hydromorphes avec des teneurs en phosphore et en carbone organique, ainsi qu'une capacité d'échange cationique comparables. La FLTF présente de faibles valeurs des facteurs physico-chimiques (sauf Fe & LF). En comparaison aux forêts denses (FDM & FDHSTs), leurs sols semblent pauvres en bases échangeables et leur pH acide (Tableau 17).

c) Profils pédologiques et horizons

La Figure 38 schématise les six profils pédologiques des formations végétales en forêts mixtes de terre ferme (FAM, FCM, FDM & FDHSTs) et en forêts monodominantes à *G. dewevrei* (FLTF & FLPI). Les horizons pédologiques, leur couleur et leur abondance en charbons sont notamment représentés.

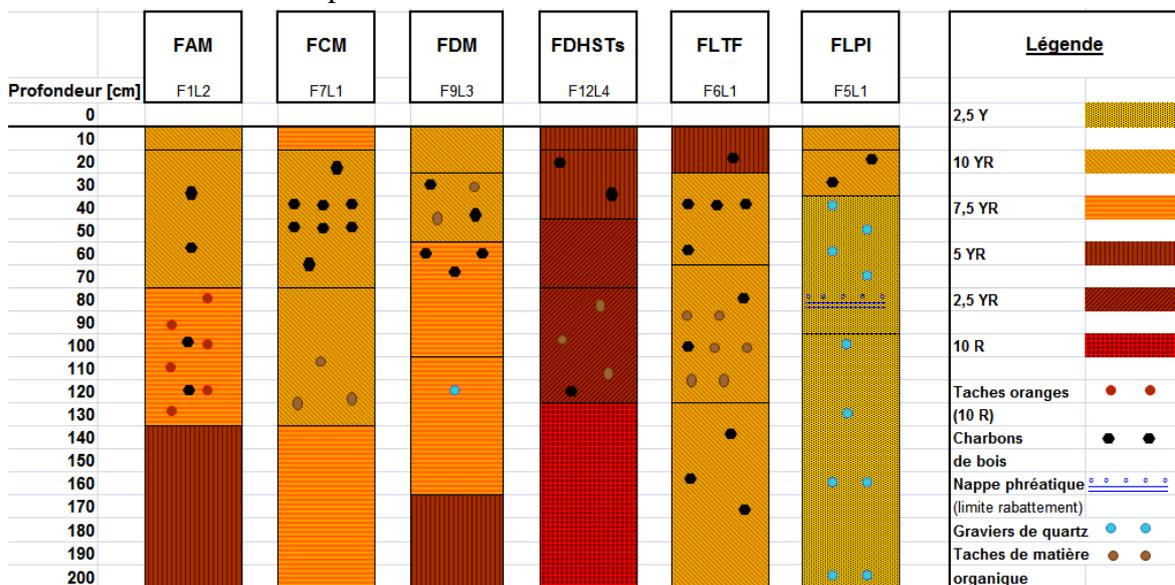


Figure 38 : Comparaison des principaux profils pédologiques sur sols alluvionnaires. Les horizons sont différenciés par leur couleur, l'abondance et la répartition des charbons de bois et d'autres éléments grossiers (graviers de quartz) et/ou des taches colorées. Le niveau de la nappe en étiage défini aussi le profil délavé en FLPI.

Les formations végétales sont la formation arborée à Marantaceae et *A. cf. subsericeum* (FAM), la forêt clairsemée à *M. macrostachyum* (FCM), la forêt dense à Marantaceae (FDM), la forêt dense humide semi-décidue à *T. scleroxylon* (FDHSTs), la forêt à *G. dewevrei* de terre ferme (FLTF) et la forêt à *G. dewevrei* périodiquement inondée (FLPI).

Les cinq premiers profils sont des sols de terre ferme de type ferralitique dont la couleur est jaune à rouge. Ainsi que déjà démontré, celui des FDHS à *T. scleroxylon* est habituellement beaucoup plus rouge qu'en formations à Marantaceae.

Ces dernières présentent bien des profils hétérogènes, alors que le profil de la FLTF est monotone. Le dernier profil est un sol hydromorphe de type pseudogley soumis à des inondations périodiques (FLPI). La couleur franchement jaune de ses deux derniers horizons (H₃ & H₄ : 2,5 Y) traduit un lessivage par les fluctuations de la nappe phréatique (vers 70 cm en saison sèche). Remarquons un horizon humique H₁ plus développé pour certains types denses (FDM & FLTF) et moindre en FDHSTs et en FOM (FAM & FCM). Les horizons charbonneux les plus développés sont à rattacher à l'horizon organo-minéral H₂. Ces traces de perturbations passées semblent plus fortes pour les formations à Marantaceae et en FLTF, et plus faibles en FDHSTs et en FLPI. De plus, plusieurs horizons charbonneux distincts sont observés par profil de terre ferme. Sauf en FLTF, où hormis la forte concentration en H₂, les charbons se retrouvent dispersés dans tout le profil. Par ailleurs, les seuls autres éléments grossiers retrouvés dans les sols sont les abondants graviers de quartz des formations sur sols hydromorphes. Ils sont plus rarement retrouvés en profondeur des formations à Marantaceae. Finalement, deux types de taches sont remarquées, celles de couleur rouge-orangée (fer) et celles brun sombres (matière organique). Les premières sont retrouvées dans les FAM, les secondes, au contraire, dans les types forestiers les plus denses (Figure 38).

4.4.2 Perturbations et végétation

a) Des charbons omniprésents dans les sols

L'omniprésence des charbons de bois dans les sols atteste de l'occurrence des feux dans le passé : sur terre ferme, 90% des sondages à la tarière contiennent au moins un fragment de charbon de dimension supérieure à 1 mm (n = 40, FLTF comprise). De plus, plusieurs collections de charbons ont été récoltées dans chacune des dix fosses pédologiques de terre ferme étudiées le long des toposéquences (Figure 38). Ces couches de charbons isolées les unes des autres le long du profil suggèrent des époques de perturbations distinctes. Au contraire, la fosse en FLPI ne comprenait qu'une collection, et celle en FM, aucune. La Figure 39 illustre l'évolution sur terre ferme de l'abondance cumulée de charbons en fonction de la profondeur de sondage (n = 40).

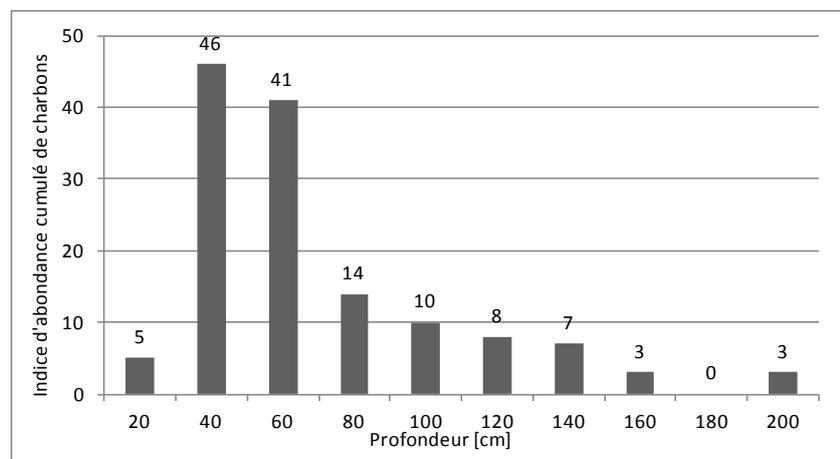


Figure 39 : Cumul des indices d'abondance de charbons pour la végétation de terre ferme et par classe de profondeur de 20 cm (20 = 1 à 20 cm, ..., 200 = 181 à 200 cm, n = 40 sondages à la tarière).

La courbe de la Figure 39 à une allure en cloche à dissymétrie gauche. Les plus fortes concentrations de charbons sont remarquées de 21 à 60 cm pour les sondages à la tarière (Figure 39). Rappelons que cet intervalle de profondeur correspond habituellement au deuxième horizon pédologique des sols de terre ferme. Les charbons se raréfient ensuite avec la profondeur d'enfouissement (absents à 180 cm). L'Anova de la somme des abondances de charbons par sondage à la tarière ne montre pas de différence significative ($F(4, 35) = 1,30$; $p = 0,30$) entre les cinq formations de terre ferme (FAM, FCM, FDM, FDHSTs & FLTF). Par couche de profondeur de 20 cm, l'abondance de charbons n'est pas significativement différente entre ces mêmes composantes de la végétation de terre ferme (test de Kruskal-Wallis, $p > 0,05$).

Une comparaison similaire portant sur les abondances de charbons de 17 sites, soit les 12 fosses pédologiques et cinq parcelles anthraco-archéologiques (sans l'unique site en FDHSPe ; P5-*P. elata*), se rapporte à l'horizon H₂ concentrant la quasi-totalité des traces de présence humaine. En plus des cinq formations végétales de terre ferme considérées dans l'analyse ci-dessus (avec FCM & FDM regroupées), les témoins anthropiques et les formations sur sols hydromorphes sont pris en compte. L'Anova révèle des différences significatives entre végétations ($F(5, 11) = 6,87$; $p < 0,01$). L'abondance de charbons est significativement plus élevée en zones témoins anthropiques, en formations à Marantaceae (FAM & FCM-FDM) et en FLTF qu'en FDHSTs et en FHydro. (Test post-hoc de Newman-Keuls).

b) Noix de palme carbonisées

Les horizons charbonneux peuvent contenir des fruits carbonisés. Dans les sols du site d'étude, ce sont presque exclusivement des noix de palme *E. guineensis*. Ces noix ont été retrouvées dans tous les types de formations végétales sur terre ferme et sont absentes des formations sur sols hydromorphes. Les formations à Marantaceae contiennent des noix uniquement dans le deuxième horizon, alors qu'en FLTF, elles sont dispersées dans tout le profil. Globalement, les noix de palme tendent à être concentrées au niveau du deuxième horizon pédologique, tout comme les charbons de bois, soit plus précisément de 35 à 55 cm de profondeur (Tableau 18).

L'abondance de ces noix a donc été comparée sur les 14 sites de terre ferme, uniquement pour cet horizon H₂, soit au sein des 10 fosses (toposéquences) et de quatre parcelles anthraco-archéologiques (5 formations & témoins anthropiques ; sans l'unique parcelle en FDHSPe ; cf. 4.4.2.a). L'Anova révèle des différences significatives ($F(5, 8) = 4,13$; $p < 0,05$). L'abondance des noix est plus forte pour les témoins anthropiques, en FAM et en FDM qu'en FDHSTs, et en FAM qu'en FCM (Test post-hoc de Duncan). Les FLTF occupent une position intermédiaire, étant non significativement différentes des unes et des autres.

c) Inférence de la dynamique temporelle de la végétation : cas des palmeraies

Pour rappel, seuls les charbons de bois et les noix de palme d'*E. guineensis* d'un poids minimum de 5 mg ont été datés. Les 15 datations au ^{14}C (Figure 33) sont présentées dans le Tableau 18 par ordre décroissant d'âge. Soixante pourcent des datations proviennent de noix de palme.

Tableau 18 : Quinze datations ^{14}C de charbons fossiles des sols (en BP : Before Present) en fonction de leur âge, profondeur et type, formation végétale sondée et localisation.

N°	KIA #	Age brut BP	ET	Age calibré BP (IC : 95,4%) (a)	Prof [cm]	Type (b)	Formation végétale (c)	UFA
1	38067	12620	55	15200-14450	120	C	FDHSTs	Kabo
2	34143	2170	30	2320-2100 (92.6%)	40	C	FCM	Pokola
3	34144	2095	30	2150-1990	50	NP	FDM	Toukoulaka
4	34147	1830	35	1870-1690	30	C	FLPI	Pokola
5	37687	1800	30	1830-1690 (82.7%)	30	NP	FDHSTs	Kabo
6	39606	1715	25	1700-1550	35	NP/poterie	FDHSPe	Kabo
7	39607	1715	25	1700-1550	45	NP/poterie	FDHSTs	Kabo
8	38066	1625	25	1570-1410	0	NP	CM (baï)	Kabo
9	37684	1590	25	1540-1410	50	NP	FLTF	Pokola
10	34141	1565	30	1530-1380	55	NP	FAM	Pokola
11	38070	1535	25	1520-1350	60	C	FAM	Pokola
12	37686	1515	30	1520-1330	40	NP	FAM	Toukoulaka
13	34142	620	25	660-550	35	NP	FAM	Pokola
14	37685	215	25	220-140 (45.9%)	30	Cf. <i>Nauclea</i>	FDHSTs	Kabo
15	37683	200	25	220-140 (51.9%)	20	C	FCM	Kabo

(a) : L'intervalle de confiance IC de l'âge calibré, habituellement de 95,4%, est spécifié lorsqu'il est plus faible que cette valeur (b) : Les types de charbons sont des fruits carbonisés de palmier *E. guineensis* (NP) et de Cf. *Nauclea* ou des charbons de bois (C). Les deux NP associées à des poteries sont également mentionnées. (c) : Les formations végétales sont la formation arborée à Marantaceae et *Aframomum cf. subsericeum* (FAM), la forêt clairsemée à *M. macrostachyum* (FCM), la forêt dense à Marantaceae (FDM), les forêts denses humides semi-décidues à *T. scleroxylon* (FDHSTs) et à *Pericopsis elata* (FDHSPe), les forêts à *G. dewevrei* de terre ferme (FLTF) et périodiquement inondées (FLPI), et les clairières marécageuses (CM).

Après l'exclusion de la noix découverte en surface d'une clairière marécageuse, la profondeur d'enfouissement des charbons et noix carbonisées s'avère positivement corrélée à l'âge (coefficient de Pearson $R = 0,92$; $n = 14$). Les perturbations datées peuvent être regroupées en trois grands évènements distincts : (1) très profond (>1 m) : 15.200-14.450 cal. BP ; (2) entre 30-60 cm : 2.320-1.330 cal. BP et (3) vers 25 cm : 660-140 cal. BP. La perturbation intermédiaire (2) est de loin la plus forte puisqu'elle concerne 73% des datations. La plus ancienne date (KIA 38067) et une des deux plus jeunes (KIA 37685) proviennent des rares charbons du même profil pédologique en FDHS à *T. scleroxylon*, respectivement à 120 et 30 cm de profondeur (Figure 38 : F12L4). Par ailleurs, deux noix carbonisées associées à des fragments de poteries ont été datées en FDHS à *P. elata* d'une part, et à *T. scleroxylon*, d'autre part (KIA 39606 et 39607) ; les dates sont identiques, 1.700-1.550 cal. BP. Elles s'insèrent dans la période intermédiaire (2).

Des neuf noix de palme datées, sept sont concentrées entre 1.830 et 1.330 *cal. BP*, soit en moyenne à 1.550 ± 122 *BP cal. BP*. Les dates des deux noix restantes se situent de part et d'autre de cette période (KIA 34144 et 34142). La Figure 40 représente l'aire de distribution actuelle du palmier à huile, et les zones où des noix de palme carbonisées ont été retrouvées dans des sols.

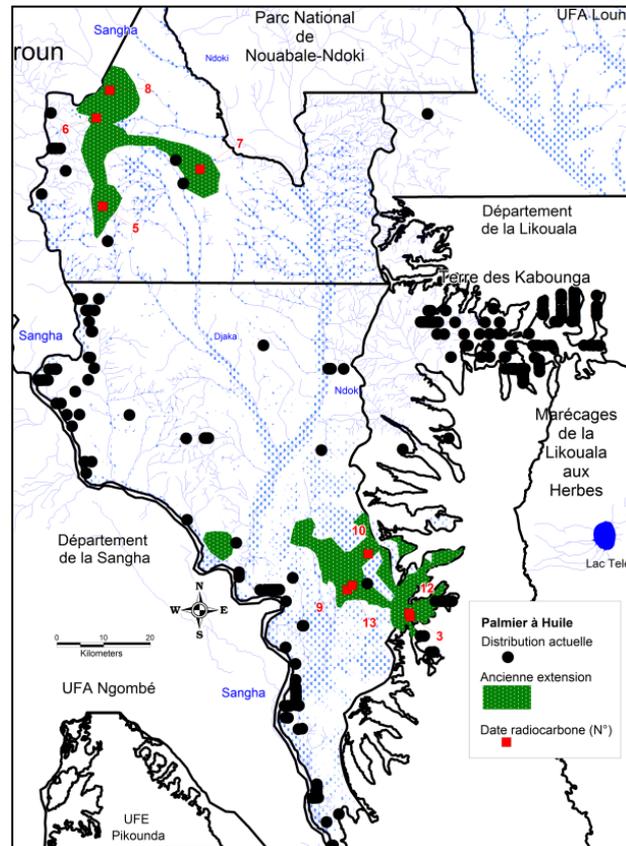


Figure 40 : Distribution actuelle du palmier à huile, *E. guineensis* (d'après Cellule d'Aménagement-CIB), noix datées et anciennes extensions de son aire d'après les noix de palme carbonisées retrouvées dans les sols et leur extrapolation à l'interfluve correspondant.

Le palmier à huile se cloisonne à la périphérie du site d'étude, à proximité des actuels villages et campements, essentiellement le long de la rivière Sangha et sur les Terres des Kabounga, enclavées dans les marécages de la Likouala-aux-Herbes. Deux types forestiers contrastés recouvrent actuellement les deux zones où de vieilles noix de palme carbonisées ont été retrouvées. Ce sont, au nord-ouest, les FDHS à *T. scleroxylon* et/ou à *P. elata* sur sols riches des plateaux carbonatés (interfluve Ndoki-Djaka) ou schisto-quartzitiques (sources de la Djaka à la Sangha), et au sud-est, les FOM des plaines marécageuses de la Likouala. Ces dernières formations sont actuellement sur des sols jaunes alluvionnaires, pauvres en bases échangeables. Ce sont de plus, comme montré précédemment, les sols les plus riches en noix de palme carbonisées et en charbons de bois. Les noix de palme carbonisées retrouvées dans les sols des deux zones attestent de leur ancienne occupation humaine. L'âge calibré moyen des noix n'est pas significativement différent entre ces deux zones (1.503 ± 393 *BP*) (Test t de Student, $t = -0,81$, 7 ddl, $p = 0,44$). A cette époque, l'aire de répartition du palmier à huile semblait donc beaucoup plus étendue.

d) Reconstitution de la végétation passée : quelques indications

L'anatomie de 76 fragments de charbons a été étudiée pour l'identification botanique. Les charbons identifiés se rapportent d'une part aux deux témoins anthropiques (P1-Mboua & P2-Ibamba), et d'autre part aux trois groupes suivants de végétation : les FOM, les FDHS (à *T. scleroxylon* & et à *P. elata*) et les forêts monodominantes à *G. dewevrei*. Les fragments de charbon analysés sont majoritairement issus du deuxième horizon (90%). Certains charbons ne sont pas issus de bois mais sont probablement de la matière organique carbonisée (4% des fragments). D'autres charbons de bois n'ont pas pu être identifiés (9%). Les 87% restants ont été rattachés à 24 types taxonomiques d'espèces forestières d'arbre. Les 12 espèces les plus abondantes (71%) sont, par ordre décroissant d'abondance : cf. *Erythrophleum* sp., cf. *Klainedoxa gabonensis*, cf. *Oxystigma* sp., cf. *Petersianthus macrocarpus*, cf. *Caesalpinioideae* sp2, cf. *Ficus sur*, cf. *Funtumia* sp., cf. *Gilbertiodendron* sp, cf. *Guarea thompsonii*, cf. *Dichostemma glaucescens*, cf. *Morus mesozygia* et cf. *Nauclea diderrichii*. Les 12 taxons restants sont représentés par un seul fragment. L'anatomie du type le plus abondant, cf. *Erythrophleum* sp., est illustré à la Figure 41 en fonction des trois plans de coupe.

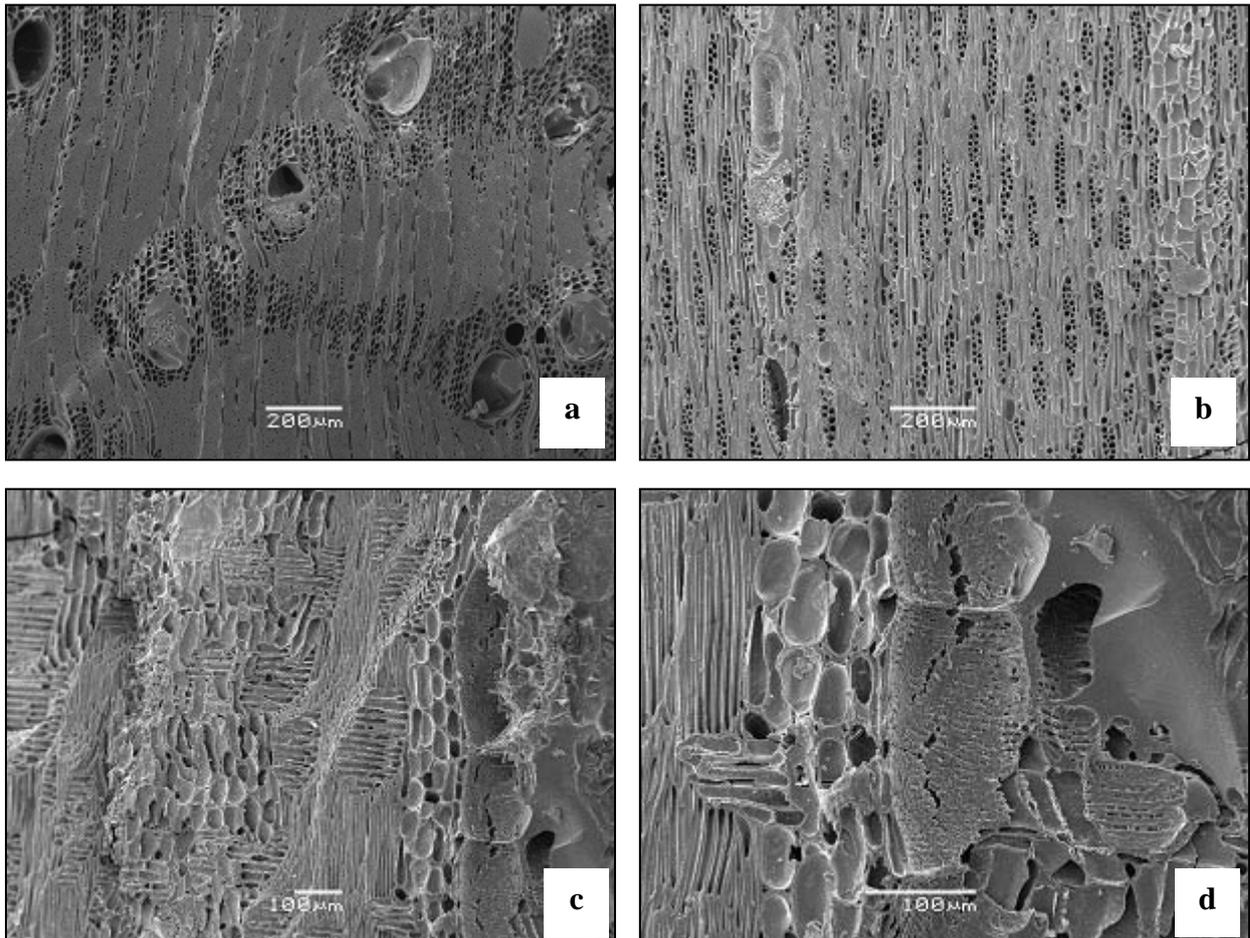


Figure 41 : Micrographie SEM de l'anatomie d'un charbon de bois, référence pour le type 6 (fragment 52.1), identifié en cf. *Erythrophleum* sp., a) Coupe transversale, b) Tangentielle, c) Radiale et d) Tangentielle (détail).

Ces espèces sont toujours présentes et abondantes dans le site d'étude, hormis *Morus mesozygia*, trouvé en FOM et actuellement absent de cette zone. Les trois fragments identifiés en tant que *Gilbertiodendron* sp. proviennent exclusivement de la FLTF étudiée, témoignant d'une régénération de l'espèce sur des sites qu'elle occupait déjà avant les brûlis. Le seul type dont les graines sont dispersées par le vent est retrouvé en FLPI : *Petersianthus macrocarpus*. La famille la mieux représentée parmi les 12 familles détectées est celle des Caesalpinioideae avec 41% des fragments identifiés. Elle est toutefois inégalement répartie dans les formations puisqu'un seul fragment se rapporte aux FOM.

Chacun des 24 taxons identifiés a été associé à une variante de six traits : (1) arbre des forêts ouvertes ou denses, (2) arbre des forêts de terre ferme ou hydromorphes (le seul type des milieux secs, cf. *Trema orientalis* des FOM, a été écarté de cette analyse), (3) arbre décidu ou sempervirent, (4) arbre héliophile ou tolérant à l'ombrage, (5) petit arbre, moyen ou grand et (6) arbre à bois léger, mi-lourd ou lourd. Les abondances de ces composantes ont été utilisées comme variables de regroupement des sites (méthode des k-moyennes). Les trois groupes constitués sont les témoins anthropiques, les forêts denses (FDHS, *G. dewevrei*), et les FOM. Les fréquences relatives de ces traits sont exposées au Tableau 19 en fonction des trois milieux identifiés.

Seul le premier trait n'est pas dépendant du type de végétation. Les quatre autres traits présentent des différences significatives entre les trois groupes. Les milieux anthropisés et les FOM hébergeraient par le passé une grande variété d'arbres en termes de tailles et de densités. Au contraire, les forêts denses comportaient davantage d'arbres de grandes tailles et à bois plus lourds. FOM et forêts denses affichent toutes des proportions plus élevées pour les variantes arbres décidus et héliophiles, par rapport aux témoins anthropiques.

Tableau 19 : Comparaison des traits des arbres provenant des types de charbons en fonction de la végétation.

Trait fonctionnel	Composante/végétation abondances en [%]	FOM	Témoins anthropiques	FDHS et <i>G. dewevrei</i>	Résultats des tests d'indépendance χ^2
Ouverture	Ouvert	11	13	0	$\chi^2 = 3,4$; ddl = 2 ; p = 0,187 (H ₀ est acceptée)
	Dense	89	87	100	
Affinité au sol	Terre ferme	76	48	88	$\chi^2 = 9,7$; ddl = 2 ; p < 0,01 (H ₀ est rejetée)
	Hydromorphe	24	52	12	
Phénologie foliaire	Décidu	67	30	64	$\chi^2 = 7,3$; ddl = 2 ; p < 0,05 (H ₀ est rejetée)
	Sempervirent	33	70	36	
Tempérament	Héliophile	83	43	72	$\chi^2 = 7,9$; ddl = 2 ; p < 0,05 (H ₀ est rejetée)
	Tolérant à l'ombrage	17	57	28	
Taille	Petit	28	13	0	$\chi^2 = 22,0$; ddl = 4 ; p < 0,001 (H ₀ est rejetée)
	Moyen	11	57	16	
	Grand	61	30	84	
Densité du bois	Léger	22	30	0	$\chi^2 = 24,9$; ddl = 4 ; p < 0,001 (H ₀ est rejetée)
	Mi-lourd	22	61	24	
	Lourd	56	9	76	

4.4.3 Traditions céramiques

Aucune céramique n'a été trouvée le long des toposéquences. Par contre, chaque parcelle anthraco-archéologique en contenait (Figure 31, Figure 42). Le site anthropique P1 d'essarteurs rivulaires à la Sangha se démarque par son abondance exceptionnelle en poteries, avec 800 tessons/m³, alors que le second, P2, de chasseurs-cueilleurs Mbendjele, s'avère le plus pauvre, affichant 2 tessons/m³. Les FDHS présentent des niveaux intermédiaires : 144 et 140 tessons/m³ pour *T. scleroxylon* (P5) et *P. elata* (P3). Les fragments de céramique sont plutôt rares dans la FLTF (P6) et dans l'éyanga à *L. alata* (P4), avec respectivement 11 et 3 tessons/m³.

En termes de dispersion verticale dans les sols, les tessons en P1 (essarteurs de la Sangha) sont distribués dans tout le profil, de 0 à 50 cm de profondeur, suggérant une longue occupation du site. Les fragments de céramique s'observent seulement au-delà de 20 ou 30 cm en FDHS (à *T. scleroxylon* ou *P. elata*). Les poteries décorées proviennent des sites ayant une fréquence notable de détection de ces artefacts : témoins P1 et FDHS P3 et P5 (Figure 42). Dans les sites où les céramiques sont rares (P2, P4 & P6), celles-ci ne présentent ni reliefs, ni motifs particuliers (Figure 42). Les fragments de céramique des essarteurs de la Sangha (P1) présentent des décorations faites à la roulette. La roulette, outil cylindrique, est roulée à la surface du récipient pour imprimer un motif répétitif (Livingstone Smith, 2007). La roulette la plus utilisée semble être la roulette en fibre plate nouée (*knotted strip roulette* ; Soper, 1985 ; fragment 39 de la Figure 42). Le motif des trois fragments du même récipient (40a à c) aurait été imprimé à l'aide d'une roulette végétale autre que celle en fibre habituellement utilisée. Le fragment 37 se démarque quant à lui par une décoration faite à la roulette en bois (*carved wooden roulette*). De plus, les fragments 38 à 42 présentent des sillons imprimés à l'aide d'un poinçon gouge. Cet outil est doté d'une pointe creusée en forme de gouttière (Livingstone Smith, comm. pers.). Le tesson 41 est orné d'impressions au peigne se rapprochant de la céramique datée à 2.044-1.875 BP sur le site de Munda, rivulaire à la Likouala-aux-Herbes, à l'est de notre zone d'étude (Eggert 1992 : 17, 2). Un cordon appliqué est finalement observé sur le fragment 42. Le matériel collecté en FDHS à *P. elata* (P5) est dans un état de conservation relativement mauvais. Toutefois, un poinçon gouge a été utilisé pour orner le col des récipients (43 & 44). Les fragments en FDHS à *T. scleroxylon* (P3) présentent un état de conservation nettement meilleur. Le col du récipient est également décoré à l'aide du poinçon gouge (45 & 46). La forme et les motifs du col du fragment 45 se rapprochent de la céramique décrite par Meister et Eggert (2008 : **10, 1) au Sud du Cameroun et datée à 1.950-1.690 BP. Une roulette en fibre plate nouée a de plus été utilisée pour décorer le matériel 46. Rappelons que ces poteries découvertes en FDHS à *T. scleroxylon* et à *P. elata* (P3 & P5) ont été datées à 1.700-1.550 cal. BP pour les deux sites

Anthropique 1 Essarteur Sangha (P1 : N 1,448° ; E 16,211°)



FDHS à *Pericopsis elata* (P5 : N 2,151° ; E 16,177°)



FDHS à *Triplochiton scleroxylon* (P3 : N 2,052° ; E 16,376°)



Anthropique 2 Mbendjele Likouala
(P2 : N 1,222° ; E 16,838°)

47 P6 F4 40 cm

0 3 cm



Eyanga à *Lophira alata*
(P4 : N 2,014° ; E 16,395°)



48 P4 F1 40 cm

Figure 42 : Céramiques de cinq sites anthraco-archéologiques (P1 à P5).

4.5 Discussion

4.5.1 Termitières fossiles et vieilles forêts secondaires

L'abondance de grandes termitières fossiles du genre *Macrotermes* (6 par km parcouru) dans l'ensemble de la mosaïque de forêts mixtes de terre ferme témoigne d'une longue et intense activité passée de ces termites. Cela serait dû à d'anciennes ouvertures du couvert forestier, plutôt qu'à des formations savanicoles colonisées par la forêt. En effet, sur base des deux carottes polliniques étudiées à proximité, la végétation forestière se serait maintenue depuis au moins 3.000 ans (Brncic *et al.*, 2007 ; Laraque *et al.*, 1997). Les jeunes termitières cathédrales de *Macrotermes* naissent dans les jeunes forêts secondaires riches en bois mort, comme les champs ou les campements abandonnés. Des termitières similaires sont aussi observées en zones de savane. Toutefois, la surface occupée au sol par les termitières fossiles de forêt est toujours bien supérieure à celles de savane. Un autre type de termitière épigée appartient au genre *Cubitermes*. Beaucoup plus petite, elle est absente des FOM et active en forêts denses. Sa présence indique une certaine pérennité du couvert forestier dense (Davies *et al.*, 2003).

Le site d'étude, majoritairement inclus dans la Cuvette, est caractérisé par l'absence de relief important (Boyer 1982b). La microtopographie aurait néanmoins un effet sur la distribution des espèces végétales (Svenning, 1999). Les grandes termitières représentent l'essentiel du relief et semblent être équitablement réparties au sein de la végétation. La teneur en argile dans les sols est un facteur limitant pour les *Macrotermes* : elles disparaissent dès qu'elle est inférieure à 10% (Boyer, 1982a). Avec en moyenne 19% d'argile, les sols étudiés semblent donc propices au maintien du genre. Ce dernier comprend des espèces de savanes et de forêts : d'origine forestière, leur passage vers le milieu savanicole serait un événement récent. Toutefois, pour ces termites champignonnistes, la symbiose avec le champignon *Termitomyces*, rare organisme digérant la lignine, est favorisée en milieu forestier où l'humidité est proche de la saturation (Aanen & Eggleton, 2005). Au contraire en savane, une mortalité annuelle élevée des termitières de *Macrotermes bellicosus*, de l'ordre de 50%, est observée pour cette espèce pourtant savanicole (Tano & Lepagne, 1990). Les énormes termitières hémisphériques, fréquentes en Afrique centrale forestière (Boyer, 1982b ; Malagne, 2003) pourraient donc être indicatrices de sites forestiers anciennement perturbés (Guillot, 1982). En effet, en savane, la surface moyenne la plus élevée est observée pour les termitières mortes, avec environ 20 m², alors que la termitière vivante n'occupe que 2 m² au sol (Tano & Lepagne, 1990). Sur notre site d'étude, les jeunes termitières cathédrales émergeant dans les sites forestiers récemment secondarisés, présentent aussi une surface au sol de seulement quelques mètres carrés. Au contraire, la surface moyenne des termitières de la mosaïque de terre ferme étudiée est de 200 ± 38 m². Avec une surface maximale estimée à 700 m², les termitières fossiles de milieu forestier sont donc bien plus imposantes que leurs homologues de savane.

Le genre *Cubitermes* est quant à lui humivore (Tano & Lepagne, 1990). Contrairement aux autres termites, leur régime alimentaire n'est pas fondé sur la dégradation des plantes ligno-cellulosiques. Ces termites jouent par contre un rôle important dans l'humification de la matière organique (Brauman, 2000).

Pour notre site d'étude, ce genre est uniquement rencontré en forêts denses de terre ferme. Davies *et al.* (2003) mettent en exergue une plus grande diversité fonctionnelle de ce groupe en forêts tropicales à canopée fermée. Leur mode d'alimentation particulier suggère en effet la présence d'un tel milieu sur une longue période (Davies *et al.*, 2003). D'autres espèces de *Cubitermes* sont toutefois liées aux milieux savanicoles (Tano & Lepagne, 1990). Les champignonnistes et les humivores modifient les propriétés physiques du sol, mettant ainsi à disposition des plantes des nutriments indispensables (Davies *et al.*, 2003 ; Jouquet *et al.*, 2002). Toutes les termitières ont une capacité d'échange cationique plus élevée que les sols environnants (Malagne, 2003). Le genre *Cubitermes* enrichit le sol en azote et carbone contrairement au genre *Macrotermes* (Malagne, 2003). Les termites favoriseraient même localement la strate ligneuse en enrichissant le milieu par notamment l'apport de phosphore (Tano & Lepagne, 1990). Le rôle des termites apparaît donc important dans la genèse et la fertilité des sols. Ils aèrent le sol, décomposent la matière organique, participent activement à l'humification et améliorent la structure (Brauman, 2000). Ils enrichissent les horizons supérieurs en argile et le transforme en minéraux argileux 2/1 (argiles gonflantes), habituellement inexistant dans la plupart des sols tropicaux (Boyer, 1982a).

4.5.2 Humidité des sols et Marantaceae

La couleur des sols intègre le résultat de nombreux processus (Lévêque, 1966). Elle traduit des remaniements et/ou un drainage différentiel, et varie également avec la roche-mère (Letouzey, 1968). Le site d'étude est principalement recouvert d'alluvions et de colluvions, lesquels sont par nature exogènes et hétérogènes (profil polygénique). La couleur des sols tropicaux dépend finalement de l'état dans lequel se trouve le fer (Schwartz, 1987). En regard de leur grande surface foliaire, les herbacées géantes héliophiles des formations à Marantaceae seraient favorisées sur les sols jaunes où la disponibilité en eau est continue et non limitante. La couleur jaune est due à un hydroxyde de fer, la goethite [FeO(OH)] qui se forme dans les sols à drainage incomplet des bas de versants à faible pente (Lévêque, 1966). Au contraire, les sols des FDHS sont le plus souvent brun-rougeâtres à rouge (2,5 YR/10 R). La couleur rouge traduit la présence d'un oxyde de fer, l'hématite [Fe₂O₃] qui se forme en conditions plus sèches sur les plateaux mieux drainés (Lévêque, 1966 ; Schwartz, 1987 ; Segalen, 1964). Les sols des FLTF sont uniformément jaunes (10 YR) sur une plus grande profondeur que les forêts à Marantaceae. Cette grande uniformité de couleur le long du profil est caractéristique des sols ferrallitiques fortement altérés (Sanchez, 1976). Par ailleurs, la texture est une des propriétés du sol la plus stable, indicatrice des propriétés physico-chimiques du sol, et en particulier de la capacité de rétention en eau (CRE) des sols (White, 1979a) et de la teneur en matière organique du sol (Huntington, 2006). Sur terre ferme, les horizons étudiés (0 à 20 cm de profondeur), de texture sableuse et pauvres en carbone organique, présenteraient donc une CRE globalement médiocre.

L'appréciation de la texture au toucher semble surévaluer la composante argileuse. La présence d'un horizon sous-jacent (20 à 80 cm de profondeur) plus argileux pour certaines formations à Marantaceae plus ouvertes n'a pas été confirmée. Il ne semble donc pas avoir de contraintes physiques particulières des sols qui expliqueraient la rare composante ligneuse caractéristique des FOM.

En outre, aucune nappe de gravats n'a été trouvée dans les sols de la mosaïque de terre ferme. Cette absence de sols remaniés pourrait traduire la faiblesse de l'érosion passée, et donc un maintien de la couverture forestière au cours des siècles, voire des derniers millénaires. Toutefois, les sols alluvionnaires de la Cuvette à dominance de sables et d'argile sont par nature pauvres en éléments grossiers (Gérard, 1960 ; Lubini & Kusehuluka, 1991 ; Vennetier, 1963). Des graviers arrondis de quartz, habituellement associés aux sols hydromorphes, sont cependant remarquables en profondeur de certaines formations à Marantaceae, suggérant une hydromorphie ancienne de ces sols.

4.5.3 Fertilités des sols et peuplements denses d'héliophiles

La pédogenèse est conditionnée par la nature de la roche-mère, le climat et la couverture végétale. La durée pendant laquelle un type climatique particulier est exercé est également déterminante (Vennetier, 1963). Les sols étudiés présentent trois niveaux de fertilité en fonction de la végétation : (1) une relative richesse en phosphore liée à l'hydromorphie (FM, FLPI & éyanga à *L. alata*), (2) une relative richesse en bases échangeables en forêts denses (FDHSTs & FDM) et (3) une pauvreté en ces éléments pour les FOM et FLTF. Il est donc à noter particulièrement que *G. dewevrei* est présent aussi bien sur sols pauvres de terre ferme (FLTF), que sur sols hydromorphes plus riches (FLPI). *G. dewevrei* se développerait sur sols pauvres par l'intermédiaire d'ectomycorhizes et de nodules fixateurs d'azote (Bonnier, 1957 ; Onguene Awana, 1998).

La richesse en phosphore des sols hydromorphes a notamment été mise en évidence au sud-est du Cameroun (Colinet, 2008). Les valeurs élevées du carbone organique et du rapport C/N qui y sont aussi observées se rapportent à une lente minéralisation de la matière organique en milieu asphyxié, et donc en fin de compte à une faible disponibilité des éléments (Lebrun & Gilbert, 1954). Les peuplements de grands arbres des formations sur sols hydromorphes sont habituellement composés de Caesalpinoideae tolérantes à l'ombrage (*G. demeusei* et *G. dewevrei* en l'occurrence). Avec *E. guineensis*, *L. alata* est la seule autre héliophile grégaire étudiée pouvant prospérer dans de telles conditions édaphiques. A noter que de fortes teneurs de phosphore indiquent d'anciennes occupations humaines en Amazonie, mais uniquement sur terre ferme (Eidt, 1977 ; Paz-Rivera & Putz, 2009).

Outre la richesse en bases échangeables, les sols des FDHS à *T. scleroxylon* et des FDM affichent un pH davantage basique. De fait, les espèces telles que *T. scleroxylon* et *Terminalia superba* sont réputées être indicatrices des sols riches (Bosu & Krampah, 2005 ; Colinet, 2008 ; Guillot, 1982 ; Groulez & Wood, 1984 ; Taylor, 1960). Sur notre site d'étude, les plus grands peuplements de *T. scleroxylon* se retrouvent entre les rivières Ndoki et Djaka où la géologie est composée de roches carbonatées, riches en bases (Vicat *et al.*, 2001). Cette richesse s'observe également au nord-ouest du site d'étude sur les roches schisto-quartzitiques, où est actuellement cloisonnée l'espèce héliophile grégaire *P. elata* (Bourland *et al.*, 2012). Par contre, les FDM à richesse équivalente en bases échangeables sont sur les mêmes sols alluvionnaires que les FOM, celles-ci se singularisant par des sols plus pauvres. Cette variation de la richesse édaphique, indépendante de la géologie, s'expliquerait par un meilleur recyclage des nutriments de la litière en forêts denses (Dupuy, 1998).

Finalement, les forêts de terre ferme sur alluvions présentent habituellement une très faible capacité d'échange cationique puisque ces sols sont issus pour la plupart de matériaux parentaux déjà pauvres (Gérard, 1960 ; Lubini & Mandonga, 1981). D'autre part, aucune valeur de CEC plus élevée (de l'ordre de 15 meq/100 g) ne permet de relier un site à l'emplacement éventuel d'un ancien village, comme suggéré par Vennetier (1963).

4.5.4 Feux et dynamiques passées de la végétation

Deux faits expliquent la présence de charbons dans les sols. L'une est d'origine climatique : existence de paléocendres lors des longues périodes de sécheresse (Brncic, 2002 ; Brncic *et al.* 2007 ; Tardy, 1996). L'autre cause, d'origine anthropique, peut être liée aux activités de défrichement (Tardy, 1996). Les charbons de bois fossiles sont omniprésents dans les sols des différentes formations végétales de la zone d'étude, non pas en couche continue mais sous forme d'inclusions ou de gangues de taille variable. Leur omniprésence dans les sols indique que les feux étaient considérablement répandus (Brncic, 2002 ; Hart *et al.*, 1989 ; Tardy, 1996 ; White & Oates, 1999). Leurs traces sont néanmoins plus abondantes dans les sols des formations à Marantaceae que des FDHS. D'une manière générale, la plus forte concentration en charbons des sols se retrouve dans le deuxième horizon pédologique, soit de 21 à 60 cm de profondeur (voir aussi Brncic, 2002).

Le paléo-incendie le plus ancien a été daté à 15.200-14.450 *cal.* BP par notre étude. Il correspond à la phase sèche du Pléistocène récent, alliée à une très forte régression des forêts (Maley, 1987). Par ailleurs, un indicateur fiable d'ancienne occupation humaine a été isolé et étudié : les noix carbonisées du palmier à huile *E. guineensis*. Elles sont retrouvées dans les sols des forêts mixtes de terre ferme et des FLTF. Une forte abondance en noix de palme fossiles a été également notée dans les sols des forêts semi-décidues du sud-est du Nigéria (Jones, 1955 ; White & Oates, 1999). Charbons de bois et noix présentent par ailleurs les mêmes patrons de distribution spatiale. La majorité des noix datées sont comprises entre 1.830-1.330 *cal.* BP, avec un pic à 1.550 BP. A cette époque, la distribution géographique du palmier à huile pourrait avoir été plus étendue qu'actuellement. D'autres noix d'*E. guineensis* datées au sud-ouest de la République Centrafricaine et au nord du Congo présentent un maximum vers 1.700 BP (Fay, 1997), concordant ainsi avec nos résultats. Ces découvertes tendent à confirmer le rôle central de l'homme lors de la dernière grande phase aride de l'Holocène récent vers 2.500-2.000 BP (Maley, 2002 ; Ngomanda *et al.*, 2009 ; Vincens *et al.*, 1996). Il semble que d'autres perturbations notables, mais de moindre ampleur soient survenues un peu plus récemment, 7 à 2 siècles auparavant (voir aussi Hart *et al.*, 1996 ; White & Oates, 1999).

La majorité des identifications taxonomiques de charbons de bois se rapporte à des arbres de forêts denses. Le taxon de loin le mieux représenté, sauf en FOM, est celui des Caesalpinioideae. Parmi ceux-ci, les fragments identifiés comme cf. *Gilbertiodendron* sp. sont retrouvés uniquement en FLTF. Hart *et al.* (1996) identifient une autre Caesalpinioideae que *G. dewevrei*, mais soulignent toutefois l'ancienneté des perturbations sous *G. dewevrei* (2.180-1.750 BP, Ituri/RDC).

Dans les FLTF de l'extrême sud-est du Cameroun, d'abondants charbons de *G. dewevrei* ont récemment été identifiés et datés à 1.510 *cal.* BP (Morin-Rivat, 2012). Toutes ces informations semblent confirmer sa monodominance locale sur le pourtour nord de la Cuvette avant et après la phase aride de l'Holocène récent.

4.5.5 Impact significatif des feux sur la propagation des Marantaceae

Alors que les formations à Marantaceae les plus ouvertes sont retrouvées à proximité des marécages de la Likouala-aux-Herbes (Chapitre 3), les sites d'occupation humaine sont localisés en bordure de ces marécages, et le long de la rivière Sangha. En forêt amazonienne, les sols à fortes concentrations de charbons présentent la même répartition, en pourtour de la grande dépression inondable du Pantanal, le long de l'Amazone et dans les massifs forestiers dégradés (Tardy *et al.*, 1996). D'une manière générale, les bords surélevés des grands cours d'eau ou les rares terrains exondés des zones marécageuses sont des sites de choix pour l'implantation de villages ou campements (Aubréville, 1948 ; Lewis, 2002 ; Vennetier, 1963). De la sorte, la relation entre installation et maintien du tapis d'herbacées et présence humaine paraît évidente. De plus, les grandes herbacées envahissantes des formations à Marantaceae seraient doublement favorisées par le passage répété des feux : elles survivent à l'aide de leurs organes souterrains (les rhizomes sont très peu affectés par le passage des feux ; Scott, 2000), et l'ouverture du couvert arboré associée stimule l'expansion de ces espèces héliophiles. L'hypothèse reliant l'action des feux répétés à l'expansion des formations ouvertes avait déjà été avancée par divers auteurs (Aubréville 1947a, 1957, 1971 ; Catinot, 1984 ; Mensbruge, 1962 ; White, 1986).

Si les feux résultant des activités humaines sont généralement bien circonscis, il arrive que lors d'anomalies saisonnières particulièrement sèches, des feux se propagent. La présence d'un tapis d'herbacées au voisinage de tels incendies ne peut que favoriser leurs dispersion et impacts néfastes sur la végétation ligneuse. Ainsi, dans les années 1970 suite à une sécheresse marquée (effet El Niño), une surface de près de 30.000 ha intégrée dans la plus grande poche de FOM du Nord-Congo a été affectée par le passage du feu (van Loon, 2009). Quarante ans après ce feu, la quasi absence de régénération des ligneux en place (peuplement de *Macaranga barteri* avec notamment *E. suaveolens* et *P. soyauxii*) suite à l'exubérance du tapis d'herbacées géantes (*H. liebrechtsiana*, *Aframomum* sp.) témoigne de l'avantage conféré à ce dernier par ce type d'évènement.

4.5.6 Essarteurs-potiers et peuplements de grands arbres

Les essarteurs se sont sédentarisés seulement à partir de l'époque coloniale alors que les chasseurs-cueilleurs ont conservé leur mode de vie semi-nomade (Bahuchet, 1991). Les premières grandes vagues migratoires des essarteurs remontent vers 2.000 BP et ont été contemporaines à l'introduction de la métallurgie et de la poterie (Bayon *et al.*, 2012 ; Neumann *et al.*, 2012 ; Oslisly, 1995 ; Schwartz, 1992). Depuis ces premières incursions en milieu forestier, les compétitions pour les ressources, les guerres et les exodes ont du être importants (Vennetier, 1963). A partir de cette époque, deux grandes tendances culturelles spatialement séparées sont identifiées.

Ce sont d'une part, les populations forestières de la Likouala, dont les Mbendjele du site d'étude, et d'autre part, les essarteurs - producteurs de céramiques de la Sangha, s'étendant dans l'interfluve Ndoki-Djaka à partir de 1.700 BP. Sous cette dualité simpliste se masque toutefois une grande diversité culturelle présentant de multiples interactions (Clist, 2006a ; de Maret, 2003). Les dernières grandes vagues migratoires des essarteurs au sein du site d'étude sont principalement venues de l'Est et remontent à environ 400-100 BP. Il s'agit notamment des populations des Terres des Kabounga (Chapitre 2, Vennetier, 1963).

L'abondance des céramiques le long du réseau hydrographique principal de la rive droite du bassin du Congo a été mis en exergue par de nombreux auteurs, notamment pour le fleuve Congo (Emphoux, 1982), pour la rivière Sangha (Brncic *et al.*, 2007 ; Eggert, 1992 ; Fay, 1997), pour la Likouala-aux-Herbes (Eggert, 1992) et pour l'Oubangui (Eggert, 1987 ; Wotzka, 1995). Des styles différents de poterie seraient retrouvés en fonction de ces grandes rivières (Bahuchet, 1993). Le long de la Sangha, les berges surélevées présentent une végétation fortement anthropisée et les villages et campements contemporains y sont encore nombreux (Aubréville, 1948 ; Lewis, 2002). La céramique la plus ancienne de cette sous-région a été datée à 2.750-2.050 BP par Eggert (1987). La technique de décoration largement employée à l'aide d'une roulette en fibre végétale serait apparue dans la région plus récemment, il y a moins de 1.000 ans (Livingstone Smith, 2007). L'utilisation de la roulette en bois serait encore plus récente. Dans la mesure où les tessons collectés en bordure de Sangha présentent cette diversité de formes et décorations, l'occupation humaine permanente dans la zone d'étude est incontestable, avec un hiatus probable vers 1.500-1.000 BP (de Maret, 2003). Par ailleurs, cette diversité morpho-stylistique des poteries de la Sangha, dont des composantes sont retrouvées ailleurs, principalement le long des autres grands cours d'eau de la Cuvette, suggère une influence et un échange culturel importants entre les différentes traditions.

Non loin de la Sangha, les poteries datées à 1.700-1.550 *cal.* BP dans les FDHS à *T. scleroxylon* et à *P. elata* sont principalement décorées par la méthode du traçage au poinçon gouge, technique plus ancienne que la roulette qui remonterait à *ca.* 2.000 BP (Eggert 1987, 1992 ; Meister & Eggert, 2008). La présence humaine a pu favoriser l'installation de ces grands arbres héliophiles. Les peuplements actuels de ces espèces héliophiles et anémochores présentent habituellement une répartition en poches d'une surface de 0,5 à 1 ha, évoquant la taille des champs encore actuellement cultivés (van Gemerden *et al.*, 2003). D'autres espèces de grands arbres également anémochores mais moins héliophiles, ont aussi pu profiter des défrichements et brûlis anthropiques. Ce sont essentiellement les grandes Meliaceae du genre *Entandrophragma* (*E. cylindricum*, *E. utile*) et *Khaya anthotheca* (White & Oates, 1999). Toutefois, il est plus difficile de présumer directement de l'intensité de ce lien sur la base de nos résultats. En effet, les poteries trouvées sont bien plus anciennes que ces peuplements qui dateraient «seulement» de quelques siècles. La même tendance ressort des datations de charbons ou noix fossiles. Il est néanmoins probable que de tels peuplements d'héliophiles ne puissent être favorisés que sous l'effet de perturbations ponctuelles et moins étalées dans le temps que celles donnant lieu au tapis d'herbacées.

Des cinq sites abritant des FDHS dont des charbons ou noix ont été datés, un seul présente une date de brûlis se rapprochant de l'âge probable de ces peuplements (220-140 ans *cal.* BP). Des perturbations anthropiques anciennes datant de 7 à 2 siècles sont reportées pour toute l'Afrique centrale forestière (Brncic *et al.*, 2007 ; Cerisier, 2009 ; Gillet & Doucet, 2013 ; Hart *et al.*, 1996 ; Jones, 1955 ; Letouzey, 1957 ; van Gemerden, 2003 ; White & Oates, 1999). On retiendra néanmoins que les spécificités édaphiques pourraient avoir aussi un poids non négligeable pour l'installation de ces espèces, ainsi que nous l'avons démontré pour *T. scleroxylon*.

Le cas de *G. dewevrei* paraît encore plus complexe. Cette espèce tolérante à l'ombrage se développe aussi bien sur sols pauvres de terre ferme (FLTF) que sur des sols hydromorphes (FLPI), grâce notamment à des interactions avec des ectomycorhizes. De plus, et contrairement à Hart *et al.* (1996), nous avons montré que les peuplements monodominants de *G. dewevrei* contenaient des traces humaines (noix), mais datant des premières arrivées des essarteurs et donc, très probablement beaucoup plus vieilles que les arbres actuels. De plus, les études anatomiques des fragments de charbons ont démontré que ces sites abritaient déjà l'espèce avant le passage du feu. En l'état actuel de nos données et des connaissances actuelles de la littérature, il est simplement difficile de cibler des facteurs anthropiques ou édaphiques particuliers à l'origine de telles forêts monodominantes.

4.6 Conclusions

La mosaïque de terre ferme incluant la forêt monodominante à *G. dewevrei* a été soumise à des feux généralisés datés à partir d'environ 2.150 ans BP. Soit pendant et après la grande dernière phase aride en Afrique centrale *ca.* 2.500-2.000 BP. Cette dernière aurait provoqué la pénétration et la dispersion des populations d'essarteurs potiers et métallurgistes dans le massif forestier, et aurait accentué leurs impacts sur le milieu. La richesse exceptionnelle des poteries de la rivière Sangha suggère que cette dernière a représenté un site d'échange privilégié. De plus, son écoulement nord-sud a de tout temps facilité la progression des populations dans le massif forestier.

Les formations à Marantaceae, plus ouvertes et abondantes dans les plaines du sud-est du site d'étude, se démarquent par des sols plus pauvres et humides contenant d'abondantes noix de palme, *E. guineensis*, carbonisées. Les feux, de par leur récurrence et leur ampleur auraient été déterminants pour l'expansion du tapis d'herbacées géantes. Les FDHS à *T. scleroxylon* et à *P. elata* se retrouvent préférentiellement sur les plateaux mieux drainés, à sols plus riches en bases échangeables. Comme de nombreux autres peuplements de grands arbres héliophiles, anémochores et décidus dominant actuellement la canopée, leur origine, vers 700-200 BP, est beaucoup plus récente. Ils ont probablement été favorisés par des perturbations d'ampleur plus faible que celles ayant occasionné l'établissement des formations à Marantaceae, mais il serait trop simpliste de lier leur origine aux seules actions anthropiques et de nombreux autres facteurs entrent en ligne de compte pour l'installation de ces grands arbres.

La mosaïque de terre ferme est actuellement exploitée pour son bois d'œuvre. Les espèces les plus recherchées sont ces grands arbres anémochores à tendance héliophile. Comme l'exploitation ne présente pas les mêmes impacts que les perturbations qui les ont vu naître, la régénération de ces peuplements semble compromise. Au cours du chapitre suivant, les impacts de l'exploitation forestière sur la dynamique de ces espèces seront évalués. Une technique sylvicole pragmatique sera testée en FOM récemment exploitée.

5. Impacts de l'exploitation forestière et régénération assistée

5.1 Résumé

Ce chapitre examine l'impact de l'exploitation forestière sur la couverture arborée, le tapis herbacé et la régénération ligneuse afin de développer une stratégie adaptée pour l'enrichissement des formations à Marantaceae. Dans la mesure où les espèces cibles sont des arbres commerciaux héliophiles, les habitats potentiellement intéressants étudiés sont les trouées d'abattage et les pistes de débardage. Afin de dynamiser la régénération déficiente des espèces héliophiles, nous avons testé une méthode de régénération assistée avec enrichissement sur pistes de débardage. D'une part, les plantules naturelles étaient inventoriées, identifiées et dégagées de la végétation concurrente avoisinante. D'autre part, des plantules produites en pépinière étaient utilisées afin de maintenir une densité linéaire d'un plant tous les 4 m. Un entretien a été effectué un an après l'installation du dispositif, et les plants étaient remesurés selon un rythme annuel. Les espèces les plus performantes de la régénération naturelle sont *C. schweinfurthii*, *R. heudelotii*, *T. superba* et *N. diderrichii*, dont les croissances moyennes en hauteur sont comprises entre 154 et 124 cm/an (suivi sur un an). L'espèce plantée la plus intéressante est *T. scleroxylon*, avec un accroissement de 95 cm/an en hauteur. La démarche semble donc efficace à court terme pour un certain nombre d'espèces, mais le succès à moyen terme nécessite d'être vérifié. Le coût de l'opération ne devrait pas être un frein à sa mise en œuvre à grande échelle, notre estimation étant en deçà de celles établies en d'autres régions.

5.2 Introduction

Les Marantaceae ne sont pas l'apanage de l'Afrique centrale, mais leur abondance dans certaines régions est assez particulière. L'émergence des formations à canopée ouverte à Marantaceae (FOM) au Nord-Congo se serait produite après la dernière grande phase aride de 2.500-2.000 ans BP en Afrique centrale, suite à l'ouverture de la végétation et aux activités humaines (Chapitre 4). La régénération ligneuse y est inhibée par le tapis dense herbacées géantes (Brncic, 2002 ; Lejoly, 1996 ; Chapitre 3). Certains scénarios prédisent d'ailleurs une extension des FOM au détriment des forêts denses, par l'intermédiaire des ouvertures créées par l'exploitation forestière (Dhetchuvi, 1994 ; Letouzey, 1983 ; Lubini, 1986). Cette dynamique des Marantaceae serait surtout visible en lisière des forêts denses. Or, les forêts mixtes de terre ferme, constituant l'essentiel de la zone d'étude (concessions forestières attribuées à la CIB-OLAM), sont recouvertes à raison de 60% par des FOM (Laporte & Lin, 2004 ; Chapitre 3). Leur impact potentiellement néfaste pour une production ligneuse durable n'est donc pas à négliger, d'autant plus que la majorité des espèces commerciales de la zone sont héliophiles et présentent naturellement une régénération déficiente, voire absente en FOM.

Le problème paraît crucial dans le cadre particulier de l'exploitation forestière en Afrique centrale depuis quelques années. Concrètement, les dégâts occasionnés par l'exploitation sont réduits au maximum, et l'ouverture de la voûte forestière ainsi engendrée est évaluée à environ 10% (De Wasseige *et al.*, 2012 ; Meoli, 2005). La régénération naturelle des espèces commerciales héliophiles est donc de ce fait très localisée et limitée (Schulze, 2008). Développer une sylviculture adéquate au sein des formations végétales exploitées s'avère donc primordial dans le contexte d'une exploitation durable (Zimmerman & Kormos, 2012). De nombreuses méthodes d'intervention sylvicole ont été testées en forêts tropicales (Dupuy, 1998) et visent à améliorer le peuplement naturel déjà riche au départ, ou sont des plantations d'enrichissement à l'aide de plants produits en pépinière (Kouadio, 2009). Certaines pratiques sylvicoles ont montré des résultats encourageants (Dupuy, 1998 ; Kouadio, 2009). Elles ont pourtant quasi-toutes été abandonnées en Afrique centrale car elles se sont avérées souvent trop coûteuses, inadaptées aux très grandes surfaces gérées par les sociétés forestières, et parfois dommageables pour la biodiversité (Kouadio, 2009). La seule technique sylvicole encore pratiquée au Nord-Congo dérive de la méthode des layons. Mise au point par Aubréville (1947b) en Côte-d'Ivoire, elle est basée sur l'ouverture de layons parallèles et sur l'introduction à intervalle régulier de plants d'espèces commerciales issus de pépinière (Dupuy, 1998). Afin d'optimiser l'ensoleillement, les layons d'une largeur de deux mètres sont de direction est-ouest. De plus, les plants introduits sont régulièrement déliés et dégagés de la végétation concurrente. Malgré ces opérations, le couvert forestier demeure souvent trop fermé pour permettre le développement des jeunes héliophiles plantées (Mountanda *et al.*, 2005).

Une nouvelle technique sylvicole d'enrichissement a récemment vu le jour dans les concessions forestières certifiées en Afrique centrale. L'intervention cible uniquement les jeunes trouées d'abattage, milieux habituellement considérés comme favorables à la régénération. La régénération naturelle des essences commerciales est conservée, et libérée de la végétation concurrente qui est éliminée à la machette. Des plants produits en pépinière sont ensuite introduits dans les trouées. Des dégagements à intervalle régulier sont opérés durant les deux premières années. Les premiers résultats de cette technique sont encourageants, notamment pour la semi-héliophile *Baillonella toxisperma* (Doucet *et al.*, 2009). Contrairement aux autres méthodes, cette sylviculture ne détruit pas le couvert végétal, puisqu'elle utilise les perturbations engendrées par l'exploitation. De plus, elle ne sollicite pas de moyens mécaniques, mais seulement une main d'œuvre réduite. Elle est donc peu coûteuse (Doucet, 2003a ; Doucet *et al.*, 2009 ; Kouadio, 2009).

Se voulant pragmatique, la technique sylvicole proposée dans ce chapitre s'inspire essentiellement de cette dernière méthode, en tenant compte du contexte particulier des formations à Marantaceae du Nord-Congo. La technique équivaut à une régénération assistée avec enrichissement (Shono *et al.*, 2007).

Elle vise en effet à la fois à favoriser la régénération naturelle par des dégagements de la végétation concurrente, et à enrichir le milieu avec des plants d'espèces commerciales provenant de pépinière. Contrairement à la méthode initiée par Kouadio (2009) et Doucet *et al.* (2009), la présente a été orientée vers les pistes de débardage, qui pourraient constituer une voie de régénération ligieuse au sein du tapis à Marantaceae.

Ces pistes sont en effet compactées par les engins lourds d'exploitation (bulldozer à chenilles et débardeurs à pneus) et on y observe une certaine difficulté de reprise de la végétation herbacée. La méthode que nous proposons cible essentiellement les grands arbres héliophiles longévifs à croissance plus ou moins rapide. L'objectif principal est de tester diverses techniques d'enrichissement sur une variété d'espèces afin d'en déduire les meilleures combinaisons pour l'enrichissement de la zone d'étude. Spécifiquement, l'étude vise à (i) évaluer d'abord l'impact de l'exploitation forestière sur la régénération ligneuse, (ii) évaluer l'intérêt des pistes de débardage comme sites potentiels d'enrichissement forestier, (iii) évaluer les performances des espèces en pistes de débardage, et (iv) estimer le coût d'une stratégie d'enrichissement en routine.

5.3 Matériels et méthodes

Afin d'étudier l'effet de l'exploitation sur la régénération des arbres, trois milieux ont été considérés. Un témoin non exploité est comparé à deux milieux perturbés, ceci pour les formations végétales les mieux représentées en forêts mixtes de terre ferme (cf. Chapitre 3) : (i) les formations arborées à Marantaceae (et *A. cf. subsericeum*) (FAM), (ii) les forêts clairsemées à Marantaceae, avec *M. macrostachyum* et/ou *H. liebrechtsiana* (FCM), (iii) les forêts denses à Marantaceae (FDM), et (iv) les forêts denses humides semi-décidues (FDHS).

L'action sylvicole pilote proposée comprend quatre étapes : (i) la recherche de graines, le semis et l'éducation des plants en pépinière, (ii) l'identification par SIG des poches de Marantaceae exploitées à enrichir, (iii) la technique d'enrichissement proprement dite et (iv) le suivi des plants assistés et introduits.

5.3.1 Dispositifs d'étude

a) Suivi de la régénération ligneuse

Pour rappel, les quatre formations végétales sondées en forêts mixtes de terre ferme ont été : FAM, FCM, FDM & FDHS, par ordre croissant de fermeture du couvert arboré. Trois milieux ou habitats ont été ciblés.

- Le témoin non exploité. Ce volet reprend les données de l'inventaire floristique de la régénération le long des transects (Chapitre 3), soit 272 placettes de surface unitaire de 20 m² (5.440 m²).
- Le 1^{er} habitat perturbé : les pistes de débardage. L'inventaire s'est fait via des placettes disposées aléatoirement et de surface unitaire de 50 m². Le débardage moyen du réseau a été recherché, soit une portion de la piste, ni proche du lieu de coupe, ni proche de la route secondaire. Les placettes d'inventaire sont réparties dans trois zones se distinguant par leur ancienneté d'exploitation (Figure 46) : 1, 2-3, et 6 ans. Pour chaque "âge d'exploitation", six répétitions ont été appliquées pour chacune des quatre formations végétales, soit un total de 72 placettes pour 3.600 m².
- Le deuxième habitat perturbé : les trouées d'abattage. L'inventaire a visé les trouées âgées d'un an (Park *et al.*, 2005 ; Rollet, 1983) et choisies aléatoirement.

Le nombre de placettes contiguës de surface unitaire de 10 m^2 ($2 \times 5\text{ m}$) dépendait de la taille de la trouée. L'axe principal du réseau de placettes par trouée allait de la souche de l'arbre abattu au houppier. Les axes secondaires étaient perpendiculaires au principal, espacés de 5 m et comprenaient les rémanents de l'exploitation (Figure 43). L'adoption d'un tel protocole est justifiée par le fait qu'il permet d'échantillonner l'ensemble de la trouée avec certitude, surtout en FOM, où la limite de la trouée n'est pas visible de par la présence d'un tapis herbacé dense et d'une composante arborée rare de part et d'autre de la trouée. Six répétitions ont été appliquées par formation végétale, soit un total de 24 trouées ou 372 placettes inventoriées pour une surface totale de 3.720 m^2 . Par ailleurs, l'espèce exploitée et le numéro d'exploitation de chaque trouée ont été relevés. Ce dernier a permis d'obtenir ultérieurement le volume fût de l'arbre exploité. Il s'agit du volume du tronc mesuré sur écorce, du haut des contreforts jusqu'à la première grosse branche. Le volume fût a été obtenu uniquement pour 15 pieds en formations à Marantaceae (FAM, FCM & FDM). Finalement, l'emprise au sol de la trouée a été estimée par la sommation des placettes de 10 m^2 et des surfaces de 25 m^2 comprises entre celles-ci (Figure 43).

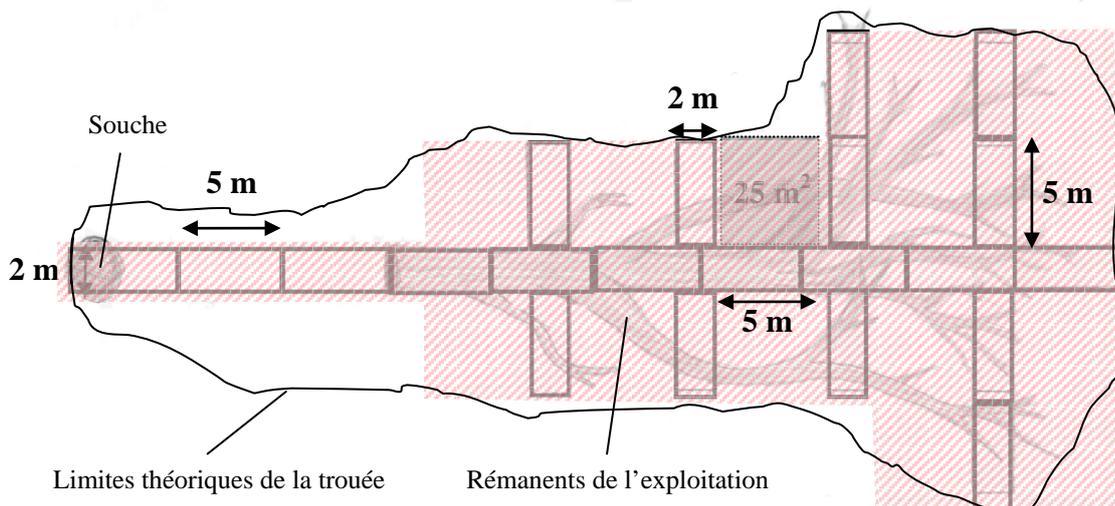


Figure 43 : Schéma du réseau de placettes en trouée d'abattage (D'après Doucet, 2003b). Le schéma illustre le cas d'une FAM où le grand pied isolé abattu n'a entraîné aucun autre pied dans sa chute. Le tapis dense d'herbacées géantes recouvre aussi bien le « sous-bois » environnant non perturbé que la partie de la trouée relative aux rémanents de l'exploitation. L'emprise estimée pour cette trouée de 560 m^2 est représentée en hachuré [$E_i = (21\text{ placettes} \times 10\text{ m}^2) + (14 \times 25\text{ m}^2)$].

Le Tableau 20 présente le nombre de placettes et la surface inventoriée en fonction des dispositifs et pour les quatre formations végétales étudiées. Un total de 716 placettes de régénération a donc été inventorié, représentant une surface totale proche de 1,3 ha. Trois jeux de données ont été relevés pour l'ensemble des unités d'échantillonnage : (1) la hauteur des ligneux de hauteur $\geq 50\text{ cm}$ et dont le diamètre à hauteur de poitrine (dhp) $< 5\text{ cm}$, (2) le recouvrement des herbacées géantes, et (3) le couvert arboré. Les deux derniers paramètres ont été estimés en pourcent de la surface de référence.

Tableau 20 : Nombre de placettes par habitat et formation, superficie totale [m²].

Habitat	/Formation végétale	FAM	FCM	FDM	FDHS	Total	Superficie totale
Témoin non exploité	Nombre de placettes	73	46	50	103	272	5440
Habitat perturbé 1 : piste de débardage		18	18	18	18	72	3600
Habitat perturbé 2 : trouée d'abattage		92	101	73	106	372	3720
Total		183	165	141	227	716	12760

FAM = Formations arborées à Marantaceae (et *A. cf. subsericeum*), FCM = Forêts clairsemées à Marantaceae (à *M. macrostachyum* et/ou *H. liebrechtsiana*), FDM = Forêts denses à Marantaceae et FDHS = Forêts denses humides semi-décidues.

b) Essais sylvicoles

Des essais sylvicoles couplant le dégagement des plants *in situ* et l'enrichissement par des plants issus de la pépinière ont été réalisés le long des pistes de débardage. Trois sites, répartis en 7 poches, ont été enrichis entre avril 2006 et novembre 2007 : Bomassa (1 & 2) dans l'UFA Kabo, Ndoki (1 à 4) dans l'UFA Pokola et Ibamba dans l'UFA Toukoulaka (Figure 46). Une liste prédéfinie, issue des inventaires d'aménagement de la société CIB-OLAM, répertorie les 45 espèces à valoriser (annexe IX).

La technique de dégagement et d'enrichissement a consisté à favoriser le développement de plantules naturelles de grands arbres longévifs, principalement des essences commerciales (annexe IX), en les dégagant à la machette de la végétation concurrente. Dans l'espace à enrichir (piste de débardage), un plant de taille et d'état sanitaire satisfaisants devait être présent tous les quatre mètres environ. Dans le cas contraire, un emplacement était dégagé pour y introduire un plant préalablement éduqué en pépinière. La position de chaque plant assisté ou introduit était marqué par un jalon peint en jaune et portant une étiquette codée, permettant de le repérer et l'identifier aisément ultérieurement. Les plants ont été introduits en début de saison des pluies en considérant leur tempérament face à la lumière (Figure 44, annexe IX) : les héliophiles strictes ont été établis en plein découvert, et les espèces moins héliophiles et à croissance initiale moindre ont été plantées dans des zones à ombrage latéral, près de résidus de l'exploitation. Un second dégagement est effectué un an après l'installation.

Pour chaque plant suivi, quatre principales données ont été relevées annuellement pendant 1 à 2 ans : (i) la formation végétale, uniquement lors de l'installation du dispositif (FAM, FCM, FDM & FDHS), (ii) la hauteur du plant mesurée du collet au bourgeon terminal, (iii) le diamètre au collet mesuré à la base du plant au millimètre près avec un pied à coulisse (Figure 45a), et (iv) l'état sanitaire du plant : il est sain, mort, malade (parasites, feuilles tombées), affecté par des dégâts d'animaux (brouté, piétiné, voire déraciné), complètement envahi par la végétation concurrente, coupé par l'équipe lors du dégagement ou non retrouvé.

Par ailleurs, les souches des arbres exploités au sein du réseau de débardages enrichis ont été recherchées dans les trouées correspondantes et identifiées, et l'ensemble a été géoréférencé.

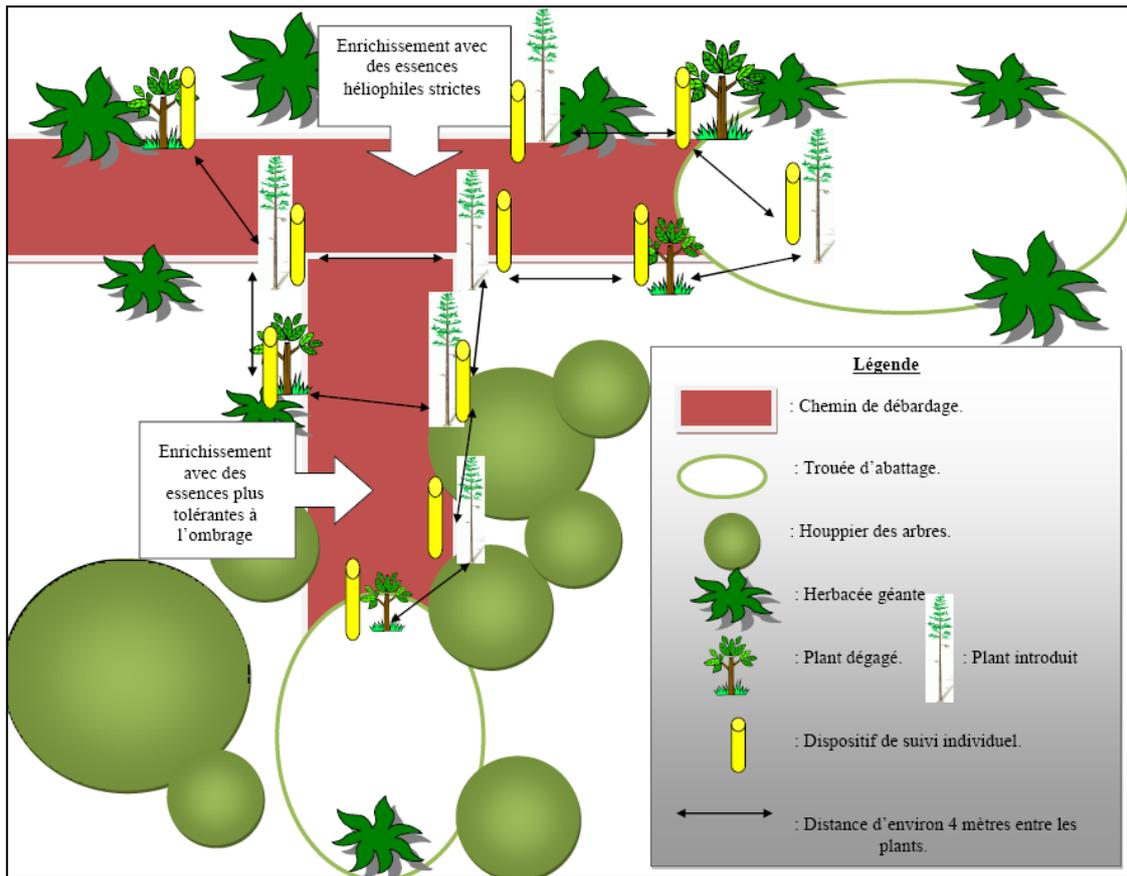


Figure 44 : Schéma de synthèse de l'action sylvicole pilote de régénération assistée avec enrichissement le long des débardages récents au sein d'une poche de FOM.



Figure 45 : a) Mesure avec le pied à coulisse du diamètre au collet d'un plant introduit de *T. scleroxylon*, b) Rencontre de deux débardages sur une poche enrichie en FOM, et marquage individuel des plants.

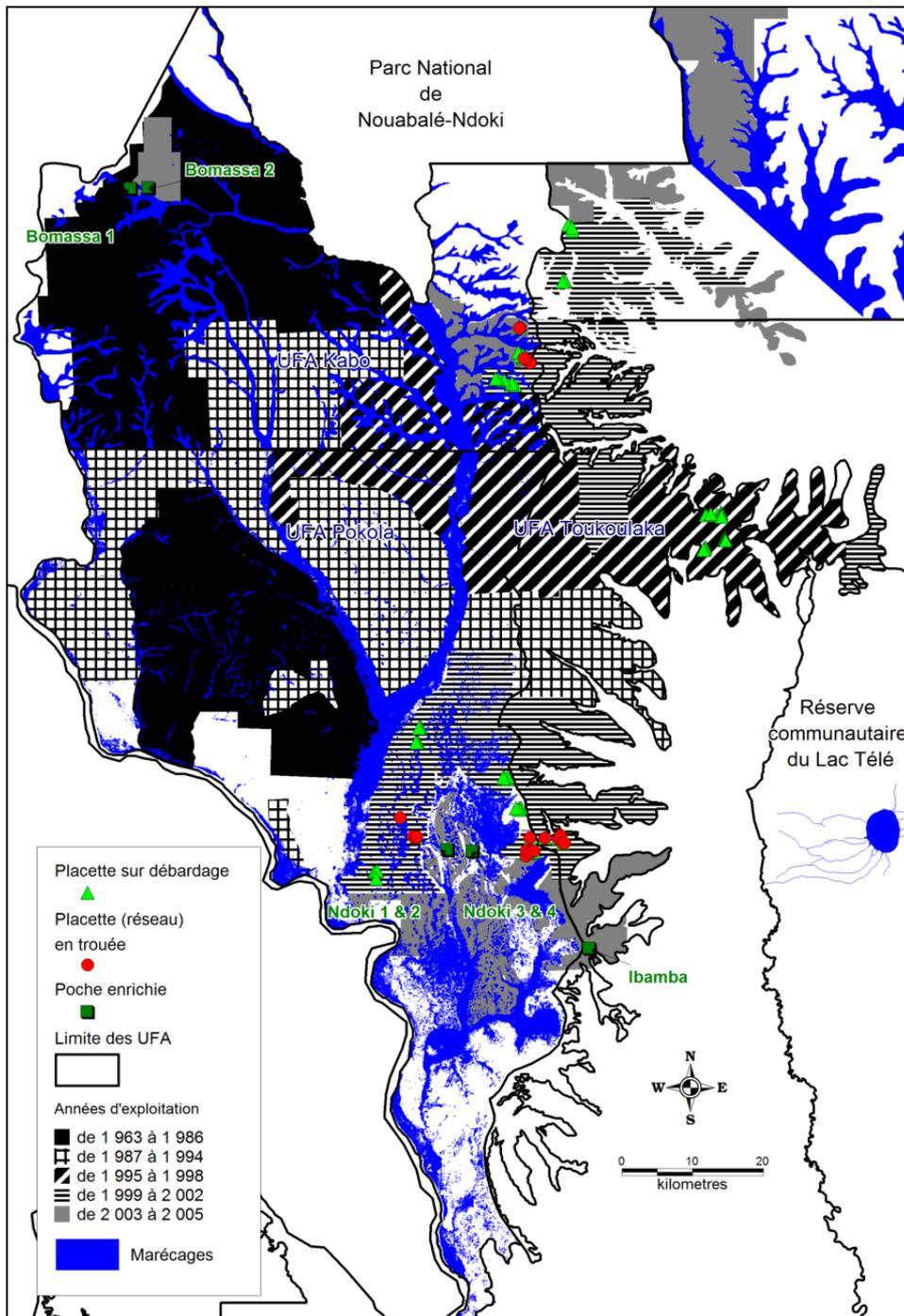


Figure 46 : Localisation des placettes de régénération ligneuse sur débardage et en trouée d'abattage, et des trois sites d'essais sylvicoles (sept poches enrichies), et historique de l'exploitation forestière (d'après Cellule d'Aménagement-CIB).

5.3.2 Analyse des données

a) Impacts de l'exploitation forestière

Après une brève description des caractéristiques propres aux trouées étudiées, deux approches complémentaires ont été développées afin d'évaluer l'impact de l'exploitation forestière sur la régénération ligneuse. Elles se basent sur trois paramètres : la couverture arborée (%), le recouvrement herbacé (%), et les densités de régénération estimées pour une surface unitaire de 100 m².

- *Comparaison multi-strates des perturbations.* Elle vise à comparer chacun des trois paramètres précédemment définis entre les trois dispositifs (témoin, pistes de débardage et trouées d'un an) pour les quatre formations végétales. L'analyse a été répétée ensuite spécifiquement au sein des pistes de débardage de différents âges (1, 2-3 et 6 ans) afin d'évaluer la résilience de la forêt sur ce type d'habitat. L'Anova à deux critères et le test de Newman-Keuls (post-hoc) ont été utilisés.
- *Comparaison du cortège floristique de la régénération.* Une ordination complète des espèces et des placettes est exécutée, tous milieux et formations confondus (Analyse de Correspondance, AC). Afin de prendre en compte les différences de taille des placettes, nous avons utilisé les densités et non les abondances. Après avoir émis des hypothèses relatives à l'organisation naturelle de ces espèces et placettes en fonction de la formation et de la perturbation et vérifié les conditions d'application, une Anova à deux critères les teste par l'intermédiaire des coordonnées des placettes de la précédente AC (2 premiers axes). Les différences sont recherchées pour la formation, la perturbation et l'interaction. L'approche Indval a été ensuite utilisée afin de rechercher les espèces indicatrices de la régénération en fonction de la formation et de la perturbation (Dufrêne & Legendre, 1997). La répartition de ces espèces indicatrices par formation perturbée ou non est évaluée par un test χ^2 d'indépendance.

b) Essais sylvicoles

La technique sylvicole d'enrichissement proposée a été évaluée en cinq étapes.

- *Description des sites enrichis.* Les essais sylvicoles sont caractérisés par le nombre de plants dégagés et introduits, la superficie estimée et le nombre d'années de suivi, ceci pour chacune des sept poches enrichies. La longueur et la superficie des débardages enrichis, les espèces exploitées et la formation préférentiellement enrichie sont aussi commentées.
- *Etat sanitaire des plants.* Afin d'évaluer l'état sanitaire des plants, un regroupement des essais sylvicoles a été opéré en fonction de la durée du suivi (1 ou 2 ans) et du site (Bomassa, Ndoki et Ibamba). La répartition de l'état sanitaire est testée à l'aide d'un test χ^2 d'indépendance. Cette analyse présente des taux de réussite décevants pour les sites Bomassa et Ndoki (cf. résultats), contrairement au site d'Ibamba.

- Croissances des plants. Les accroissements moyens périodiques (AMP) en hauteur et en diamètre des plants sains sont comparés entre les 6 espèces prépondérantes et communes aux trois sites. Les performances ne seront ensuite évaluées que pour le dernier site enrichi.
- Croissances et performances des espèces. Cette analyse a été effectuée uniquement sur le site d'Ibamba. Les AMP en hauteur et en diamètre ont été calculés pour les plants sains n'ayant pas subi de dégâts trop importants : les plants à AMP en hauteur inférieur à 10 cm/an durant le suivi ont été comptabilisés comme condamnés, et non pris en compte pour le calcul du taux de survie. Les plants trop endommagés ne peuvent en effet pas rattraper leur retard face à la végétation concurrente exubérante et sont donc voués à mourir. Ces AMP sont présentés en fonction de l'espèce et du type d'intervention : plants assistés vs. plants introduits. Les AMP en hauteur et en diamètre sont ainsi comparés pour ces groupes d'espèces dégagées et/ou introduites par des tests de Kruskal-Wallis et de Mann-Whitney.
- Estimation des coûts de l'action sylvicole. Ces coûts ont été calculés pour chaque étape du processus d'enrichissement : la recherche de graines, l'éducation des plants en pépinière, le transport de ceux-ci jusqu'au site, la plantation, ainsi que le dégagement prévu un an après (Doucet *et al.*, 2009 ; Kouadio, 2008). En regard à la grande taille des UFA du Nord-Congo, nous avons considéré la distance moyenne de 150 km (aller-retour) pour calculer les coûts relatifs aux frais de transport.

5.4 Résultats

5.4.1 Impacts de l'exploitation forestière

Les trouées d'abattage sont caractérisées par une emprise au sol variant de 195 à 670 m², avec une surface moyenne de 323 ± 130 m² (n = 24). Le « volume fût » par pied exploité est compris entre 8 et 41 m³ et est en moyenne de 16 ± 8 m³ (n = 15). Une corrélation positive entre la taille de la trouée et le volume du fût est mise en exergue (coefficient de Pearson, n = 15, R = 0,71, p < 0,01). Les trouées concernent à 83% l'abattage de Meliaceae et à 50%, *E. cylindricum*.

a) Comparaison multi-strates des perturbations

Tableau 21 : Comparaison de trois paramètres environnementaux en fonction de la formation et de l'habitat (n = 668). Les deux milieux perturbés sont âgés de un an.

Formation végétale	Habitat	Couverture arborée [%]	Recouvrement herbacé [%]	Densité de régénération ligneuse [tiges/100 m ²]	Nombre de placettes
FAM	Témoin	18±21a	88±27d	4±10a	73
	Trouée	9±18a	90±19d	39±73a	92
	Débardage	12±17a	62±22c	54±22a	6
FCM	Témoin	70±21d	79±18d	13±20a	46
	Trouée	22±25a	91±18d	55±66a	101
	Débardage	34±36b	48±25b	110±125b	6
FDM	Témoin	88±10d	43±27a	66±58a	50
	Trouée	31±27a	87±24d	78±97a	73
	Débardage	42±28c	75±21d	116±79b	6
FDHS	Témoin	89±13d	39±27a	167±75c	103
	Trouée	28±32a	31±25a	233±145d	106
	Débardage	72±31d	22±13a	82±74a	6
<i>Résultats de l'Anova à 2 critères avec interaction</i>	<i>Formation</i>	F = 42,33 ***	F = 42,17 ***	F = 20,36 ***	668
	<i>Habitat</i>	F = 267,67 ***	F = 28,54 ***	F = 15,66 ***	
	<i>Interaction</i>	F = 23,40 ***	F = 18,35 ***	F = 4,43 ***	

Le niveau de significativité est marqué *** à $p < 0,001$. La moyenne (\pm l'écart-type) est présentée pour chacun des trois paramètres, une même lettre associée à différents groupes indique des différences statistiquement non significatives au seuil de 5% en fonction de la formation et/ou de l'habitat (test post-hoc de Newman-Keuls). FAM = Formations arborées à Marantaceae (et *A. cf. subsericeum*), FCM = Forêts clairsemées à Marantaceae (à *M. macrostachyum* et/ou *H. liebrechtsiana*), FDM = Forêts denses à Marantaceae et FDHS = Forêts denses humides semi-décidues.

Les densités de régénération sont significativement plus élevées sur les débardages que pour le témoin et les trouées d'abattage dans la plupart des formations à Marantaceae (FCM & FDM). Alors qu'en FDHS, la régénération est la plus élevée dans les trouées d'abattage et la plus faible sur les débardages. En effet, en formations à Marantaceae, le recouvrement des herbacées (FAM & FCM) et le couvert arboré (FCM & FDM) sont les plus faibles sur les débardages, tandis qu'en FDHS, le recouvrement des herbacées est toujours faible, pour une ouverture du couvert arborée significative uniquement dans les trouées d'abattage.

Ces mêmes trois paramètres présentent des différences significatives en fonction de l'ancienneté des débardages et du type de formation (Tableau 22). On retiendra que la couverture arborée augmente en fonction de l'âge en formations à Marantaceae (FAM, FCM & FDM), contrairement aux FDHS. Ce paramètre évolue positivement de la formation la plus ouverte (FAM) à la plus dense en ligneux (FDHS). Le recouvrement herbacé demeure constant avec le temps (FAM & FDM) ou se reconstitue rapidement (FCM & FDHS). La densité de la régénération ne varie significativement guère ni entre âges, ni entre formations, seul un pic est observé vers 2-3 ans en FCM.

Tableau 22 : Comparaison de trois paramètres environnementaux en fonction de l'ancienneté de la piste de débardage et de la formation (n = 72).

Formation végétale	Age de l'exploitation [année]	Couverture arborée [%]	Recouvrement herbacé [%]	Densité de régénération ligneuse [tiges/100 m ²]
FAM	1	12±17a	62±22c	54±22a
	2-3	17±11a	86±8c	80±51a
	6	64±28c	83±19c	54±55a
FCM	1	34±36b	48±25b	110±125a
	2-3	85±9c	70±20c	140±23b
	6	91±4c	85±18c	47±41a
FDM	1	42±28b	75±21c	116±79a
	2-3	65±28c	80±16c	132±61a
	6	58±44c	74±12c	49±18a
FDHS	1	72±31c	22±13a	82±74a
	2-3	87±14c	45±26b	148±85a
	6	89±12c	44±12b	117±55a
<i>Résultats de l'Anova à 2 critères avec interaction</i>	<i>Formation</i>	F = 14,37 ***	F = 18,91 ***	F = 2,52 NS
	<i>Age de l'exploit.</i>	F = 13,05 ***	F = 8,89 ***	F = 6,82 **
	<i>Interaction</i>	F = 2,38 *	F = 1,21 NS	F = 1,33 NS

Le niveau de significativité est marqué *** à $p < 0,001$, ** à $p < 0,01$, * à $p < 0,05$ et NS (non significatif). La moyenne (\pm l'écart-type) est présentée pour chacun des trois paramètres, une même lettre associée à différents groupes indique des différences statistiquement non significatives au seuil de 5% en fonction de la formation et/ou de l'âge de l'exploitation (test post-hoc de Newman-Keuls). FAM = Formations arborées à Marantaceae (et *A. cf. subsericeum*), FCM = Forêts clairsemées à Marantaceae (à *M. macrostachyum* et/ou *H. liebrechtsiana*), FDM = Forêts denses à Marantaceae et FDHS = Forêts denses humides semi-décidues.

b) Cortège floristique de la régénération, formation et perturbation

La variation du cortège floristique a été analysée en fonction de la formation et de l'habitat. Toutes les placettes de régénération ont été considérées (n = 716). Un total de 36.253 tiges ligneuses, réparties en 364 taxons, a été recensé. Les tiges ligneuses de hauteur minimale de 50 cm (dhp < 5 cm) représentent 34% de la régénération inventoriée, avec 316 taxons. Les résultats de l'analyse de correspondance (AC) réalisée sur cette strate sont synthétisés dans le Tableau 23.

Tableau 23 : Synthèse des résultats de l'AC pour les quatre premiers axes (629 placettes de régénération, 316 taxons ligneux).

Axes	1	2	3	4	Inertie totale
Valeur propre	0,69	0,58	0,56	0,53	31,5
Longueur des gradients	6,2	5,8	7,3	6,0	
Pourcentage cumulé de la variance des données espèces	2,2	4,0	5,8	7,5	

Les deux premiers axes représentent seulement 4% de la variance. La variance résiduelle non expliquée par la distribution des densités de taxons ligneux est donc très élevée au sein des placettes de régénération. Les représentations graphiques de cette AC sont illustrées à la Figure 47a pour la régénération des espèces ligneuses et à la Figure 47b pour les 12 regroupements de placette (4 formations x 3 habitats).

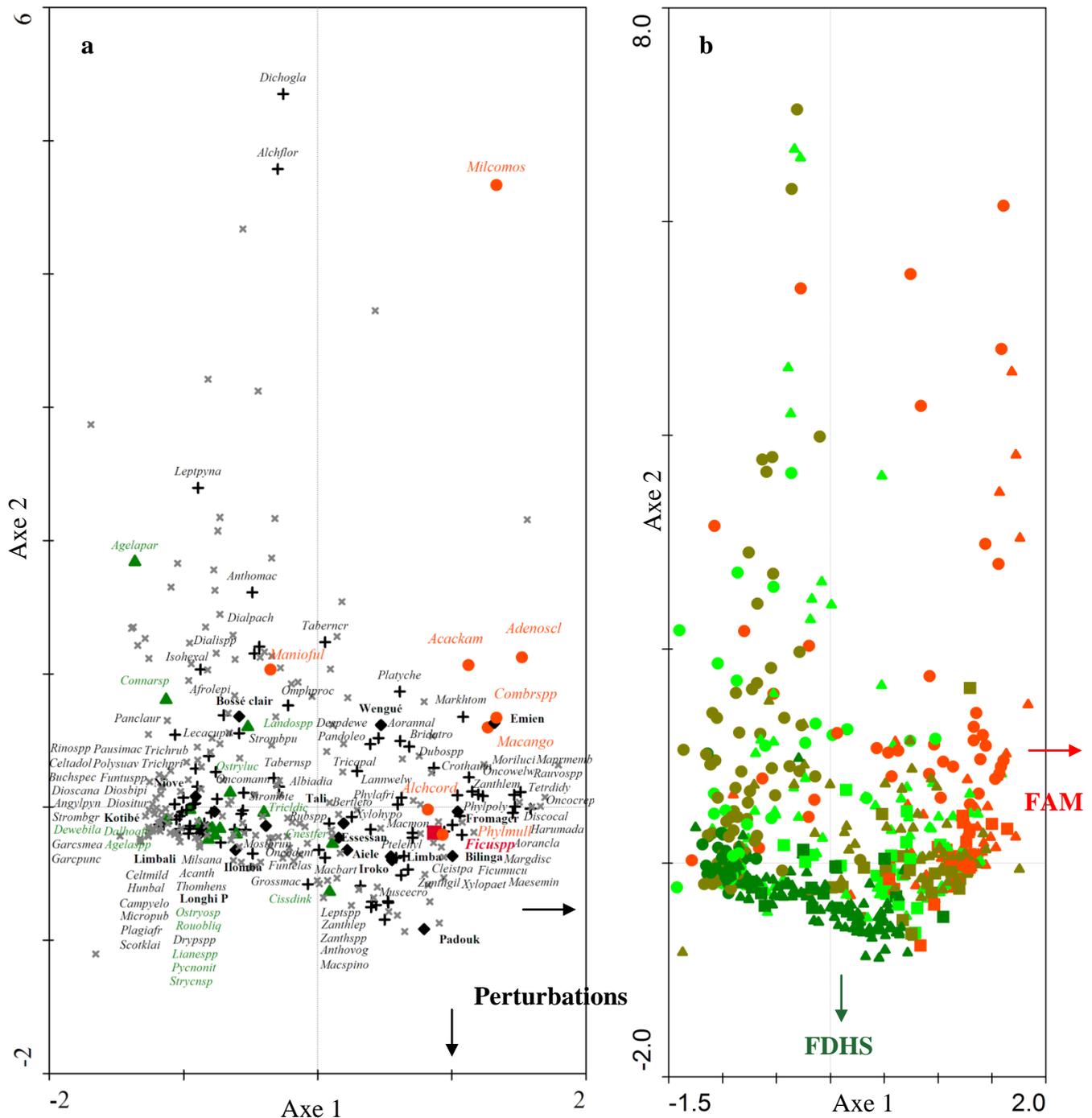


Figure 47 : Diagramme d'ordination AC dans le plan factoriel des axes 1 et 2 pour les a) densités [tiges/100 m²] des 316 taxons de la régénération ligneuse et pour les b) 629 placettes subdivisées en 12 groupes (4 végétations *3 milieux).

Figure 47a : Les 127 taxons à densité globale la plus élevée ($\geq 0,1$ tiges/100 m²) sont indiqués sur la figure 48a. Ils sont illustrés pour les lianescentes en fonction de la tendance observée (lianes typiques vs. lianes traçantes & étranglées), et pour les arborescentes, en fonction de leur intérêt commercial (essences commerciales vs. autres arborescentes), la liste des taxons correspondants est présentée à la page suivante pour chacune de ces 5 classes.

Figure 47b : Les 12 groupes sont représentés pour les trois milieux par des symboles : ● = **Témoign non exploité**, ▲ = **Trouée d'abattage** et ■ = **Chemin de débardage**, et pour les quatre formations végétales par un code de couleurs : orange = **Formations arborées à Marantaceae (FAM)**, vert clair = **Forêts clairsemées à Marantaceae (FCM)**, beige = **Forêts denses à Marantaceae (FDM)** et vert foncé = **Forêts denses humides semi-décidues (FDHS)**.

Figure 47a (suite) : Les espèces de chacun des cinq groupes sont classées par densité globale décroissante :

1 (♦) Essences commerciales (n = 16) : Limba = *Terminalia superba*, Bilinga = *Nauclea diderrichii*, Iroko = *Milicia excelsa*, Emien = *Alstonia boonei*, Niové = *Staudtia kamerunensis*, Ilomba = *Pycnanthus angolensis*, Fromager = *Ceiba pentandra*, Wengué = *Millettia laurentii*, Tali = *Erythrophleum suaveolens*, Bossé clair = *Guarea cedrata*, Kotibé = *Nesogordonia kabingaensis*, Aielé = *Canarium schweinfurthii*, Padouk = *Pterocarpus soyauxii*, Longhi P = *Chrysophyllum perpulchrum*, Essessang = *Ricinodendron heudelotii* et Limbali = *Gilbertiodendron dewevrei*.

2 (●) Lianes traçantes (n = 8) : Macango = *Macaranga angolensis*, Manioful = *Manniophyton fulvum*, Adenoscl = *Adenopodia scelerata*, Acackam = *Acacia kamerunensis*, Milcomos = *Millettia comosa*, Alchcord = *Alchornea cordifolia*, Phylmull = *Phyllanthus muellerianus* et Combrspp = *Combretum* spp.

3 (▲) Lianes typiques (n = 15) : Lianespp = Liane spp., Agelaspp = *Agelaea* spp., Rouobliq = *Rourea obliquifoliolata*, Pycnonit = *Pycnobotrya nitida*, Ostryluc = *Aganope lucida*, Strycnsp = *Strychnos* spp., Cissdink = *Cissus dinklagei*, Dalhoafr = *Dalhousiea africana*, Dewebila = *Dewevrea bilabiata*, Cnestfer = *Cnestis ferruginea*, Agelapar = *Agelaea paradoxa*, Connarsp = *Connaraceae* spp., Landospp = *Landolphia* spp., Tricldic = *Triclisia dictyophylla*, Ostryosp = *Aganope* spp.

4 (■) Etrangereurs (n = 1) : Ficuspp = *Ficus* spp.

5 (+) Autres arborescents (n = 87) : Acanth = *Acanthaceae* spp., Macbart = *Macaranga barteri*, Milsana = *Millettia sanagana*, Hunbal = *Hunteria ballayi*, Rinospp = *Rinorea* spp., Muscecro = *Musanga cecropioides*, Macmon = *Macaranga monandra*, Tetrdidy = *Tetrorchidium didymostenon*, Discocal = *Discoglypemma caloneura*, Margdisc = *Margaritaria discoidea*, Rubspp = *Rubiaceae* spp., Thomhens = *Thomandersia hensii*, Zanthlep = *Zanthoxylum leprieurii*, Polysuav = *Polyalthia suaveolens*, Macspino = *Macaranga spinosa*, Cleistpa = *Cleistopholis patens*, Aorancla = *Aoranche cladantha*, Drypspp = *Drypetes* spp., Micropub = *Microdesmis puberula*, Leptspp = *Leptactina* spp., Diosbipi = *Diospyros bipindensis*, Maprmemb = *Maprounea membranacea*, Zanthgil = *Zanthoxylum gillettii*, Oncowelw = *Oncoba welwitschii*, Xylopaet = *Xylopia aethiopica*, Afrolepi = *Afrostyrax lepidophyllus*, Tabernpe = *Tabernaemontana penduliflora*, Strombpu = *Strombosia pustulata*, Diositur = *Diospyros iturensis*, Dichogla = *Dichostemma glaucescens*, Dioscana = *Diospyros canaliculata*, Zanthssp = *Zanthoxylum* spp., Angylpyn = *Angylocalyx pynaertii*, Garcpunc = *Garcinia punctata*, Alchflor = *Alchornea floribunda*, Trichrube = *Trichilia rubescens*, Taberncr = *Tabernaemontana crassa*, Harumada = *Harungana madagascariensis*, Platyche = *Platysepalum chevalieri*, Plagiafr = *Plagiostyles africana*, Dubospp = *Duboscia* spp., Tabernsp = *Tabernaemontana* spp., Tricapal = *Tricalysia pallens*, Dialpach = *Dialium angolense* et/ou *polyanthum*, Anthovog = *Anthocleista vogelii*, Celtmild = *Celtis mildbraedii*, Pausimac = *Pausinystalia macroceras*, Markhtom = *Markhamia tomentosa*, Moriluci = *Morinda lucida*, Trichpri = *Trichilia prieuriana*, Despdewe = *Desplatsia dewevrei*, Strombte = *Strombosia tetrandra*, Funtelas = *Funtumia elastica*, Ptelehyl = *Pteleopsis hyloendron*, Xylohylo = *Xylopia hypolampra*, Grossmac = *Grossera macrantha*, Campyelo = *Campylospermum elongatum*, Crothaum = *Croton haumanianus*, Oncocrep = *Oncoba crepiniana*, Oncodent = *Oncoba dentata*, Anthomac = *Anthonotha macrophylla*, Strombgr = *Strombosia grandifolia*, Isohexal = *Isolona hexaloba*, Oncomann = *Oncoba mannii*, Rauvospp = *Rauvolfia* spp., Panclaur = *Pancovia laurentii*, Zanthlem = *Zanthoxylum lemairei*, Aorannal = *Aoranche nalaensis*, Funtuspp = *Funtumia* spp., Lannwelw = *Lannea welwitschii*, Celtadol = *Celtis adolphfi-friderici*, Bridatro = *Bridelia atroviridis*, Phylpoly = *Phyllanthus polyanthus*, Ficumucu = *Ficus mucoso*, Omphproc = *Omphalocarpum procerum*, Dialispp = *Dialium* spp., Garcsmea = *Garcinia smeathmannii*, Buchspec = *Buchnerodendron speciosum*, Scotklai = *Scottellia coriacea*, Albiadia = *Albizia adianthifolia*, Mostbrun = *Mostuea brunonis*, Phylafri = *Phyllocosmus africanus*, Pandoleo = *Panda oleosa*, Bertleto = *Bertiera letouzeyi*, Lecacupa = *Lecaniodiscus cupanioides*, Leptpyna = *Leptactina pynaertii* et Maesemin = *Maesopsis eminii*. Les 189 autres taxons à faible densité globale (< 0,1 tiges/100 m²) sont uniquement représentés par une croix (x).

L'axe 1 semble ordonner positivement la strate des lianes traçantes, les FAM, les essences commerciales héliophiles (*M. laurentii*, *A. boonei*, *C. pentandra*, *N. diderrichii*) et les perturbations. L'axe 2 tirerait négativement la strate des lianes typiques du sous-bois, les FDHS, les essences commerciales tolérantes à l'ombrage (*G. dewevrei*, *N. kabingaensis*, *C. perpulchrum*) et les perturbations. L'effet du débardage resterait donc indissociable de celui de la trouée.

Afin de confirmer ces tendances, la composition floristique est comparée en fonction de la formation et de la perturbation. Leurs coordonnées en fonction des deux axes de l'AC ont été utilisées comme variable d'une Anova à deux critères, fonction de la formation et de la perturbation. Les résultats sont présentés au Tableau 24.

Tableau 24 : Résultats de l'Anova à deux critères (formation et perturbation) sur les coordonnées des placettes de la précédente AC.

Effet / axe	Axe 1		Axe 2	
	F	P	F	p
Formation	207,87	*** (FAM>FCM, FDM & FDHS)	39,80	*** (FDHS<FAM, FCM & FDM)
Perturbation	165,57	*** (Trouées & Débardages>Témoin)	18,52	*** (Trouées & Débardages<Témoin)
Interaction	10,94	***	2,51	*

Les niveaux de significativité sont marqués *** à $p < 0,001$ et * à $p < 0,05$, FAM = Formations arborées à Marantaceae, FCM = Forêts clairsemées à Marantaceae, FDM = Forêts denses à Marantaceae et FDHS = Forêts denses humides semi-décidues.

La formation et la perturbation ont un effet très hautement significatif sur la répartition de la régénération ligneuse. Les trouées et débardages sont toutefois bien confondus en une même perturbation. La FAM et la perturbation se démarquent ainsi positivement le long de l'axe 1. L'interaction de ces deux critères influence tout particulièrement la répartition des espèces de la régénération. Alors que la FDHS et la perturbation s'individualisent nettement suivant le deuxième axe, leur interaction présente moins d'effet (test post-hoc de Newman-Keuls ; Tableau 24). La formation et la perturbation influencent donc bien la régénération des espèces (Figure 47).

Toutefois, la répartition de ces espèces, le positionnement des essences commerciales et la dualité observée entre les lianes traçantes des FAM et les lianes typiques des FDHS se doivent d'être clarifiés. Les espèces indicatrices sont recherchées pour les quatre formations, soit intactes, soit perturbées. Parmi les 316 taxons de la régénération (hauteur ≥ 50 cm, dhp < 5 cm), 117 espèces sont significativement indicatrices ($p < 0,05$). La répartition des 96 espèces indicatrices à densité globale la plus élevée ($\geq 0,1$ tiges/100 m²) est présentée au Tableau 25 en fonction des huit groupes ainsi constitués (4 formations perturbées ou non).

Tableau 25 : Répartition des espèces indicatrices de la régénération ligneuse perturbée ou non par l'exploitation forestière en fonction de la formation végétale.

Milieu / Végétation	Intact		Perturbé	
	Fréq.relative [%]	Espèce indicatrice (n = 44) (*)	Fréq.relative [%]	Espèce indicatrice (n = 52) (*)
FAM	3	<i>Macaranga angolensis</i> (5) <i>Acacia kamerunensis</i> (40) <i>Millettia comosa</i> (52)	6	<i>Adenopodia scelerata</i> (32) <i>Maprounea membranacea</i> (31) <i>Harungana madagascariensis</i> (55) <i>Markhamia tomentosa</i> (65) <i>Morinda lucida</i> (67)
FCM	3	<i>Manniophyton fulvum</i> (27)	6	<i>Oncoba welwitschii</i> (34) <i>Dichostemma glaucescens</i> (41) <i>Dialium angolense</i> et/ou <i>polyanthum</i> (62) <i>Croton haumaniamus</i> (76) <i>Aoranche nalaensis</i> (86) <i>Bridelia atroviridis</i> (89)
FDM	12	<i>Afrostryrax lepidophyllus</i> (36) <i>Strombosia pustulata</i> (38) <i>Isolona hexaloba</i> (80) <i>Omphalocarpum procerum</i> (91) <i>Lecaniodiscus cupanioides</i> (95) <i>Leptactina pynaertii</i> (97) <i>Aganope lucida</i> (30) <i>Agelaea paradoxa</i> (66)	14	<i>Nauclea diderrichii bilinga</i> (20) <i>Alstonia boonei émien</i> (46) <i>Ceiba pentandra fromager</i> (60) <i>Erythrophleum suaveolens Tali</i> (70) <i>Tetrorchidium didymostenon</i> (9) <i>Discoglyprena caloneura</i> (10) <i>Margaritaria discoidea</i> (12) <i>Rubiaceae</i> spp. (14) <i>Aoranche cladantha</i> (22) <i>Tabernaemontana crassa</i> (54) <i>Tricalysia pallens</i> (61) <i>Pteleopsis hylodendron</i> (72) <i>Xylopia hypolampra</i> (74) <i>Rauwolfia</i> spp. (82) <i>Phyllocosmus africanus</i> (93) <i>Panda oleosa</i> (94)
FDHS	32	<i>Staudtia kamerunensis niové</i> (58) <i>Guarea cedrata bossé clair</i> (73) <i>Chrysophyllum perpulchrum longhi perp</i> (84) <i>Acanthaceae</i> spp. (1) <i>Millettia sanagana</i> (3) <i>Hunteria ballayi</i> (4) <i>Rinorea</i> spp. (6) <i>Polyalthia suaveolens</i> (18) <i>Drypetes</i> spp. (23) <i>Microdesmis puberula</i> (25) <i>Diospyros bipindensis</i> (29) <i>Tabernaemontana penduliflora</i> (37) <i>Diospyros iturensis</i> (39) <i>Diospyros canaliculata</i> (43) <i>Angylocalyx pynaertii</i> (45) <i>Garcinia punctata</i> (49) <i>Trichilia rubescens</i> (53) <i>Plagiostyles africana</i> (56) <i>Celtis mildbraedii</i> (64) <i>Trichilia prieuriana</i> (68) <i>Strombosia grandifolia</i> (79) <i>Oncoba mannii</i> (81) <i>Pancovia laurentii</i> (83) <i>Funtumia</i> spp. (87) <i>Celtis adolphfi-friderici</i> (88) <i>Buchnerodendron speciosum</i> (92) <i>Liane</i> spp. (11) <i>Agelaea</i> spp. (13) <i>Rourea obliquifoliolata</i> (24) <i>Pycnobotrya nitida</i> (26) <i>Dalhousiea africana</i> (51) <i>Dewevrea bilabiata</i> (57)	24	<i>Alchornea cordifolia</i> (50) <i>Terminalia superba limba</i> (15) <i>Milicia excelsa iroko</i> (42) <i>Pycnanthus angolensis ilomba</i> (59) <i>Canarium schweinfurthii aiélé</i> (77) <i>Gilbertiodendron dewevrei limbali</i> (90) <i>Macaranga barteri</i> (2) <i>Musanga cecropioides</i> (7) <i>Macaranga monandra</i> (8) <i>Thomandersia hensii</i> (16) <i>Zanthoxylum leprieurii</i> (17) <i>Macaranga spinosa</i> (19) <i>Cleistopholis patens</i> (21) <i>Leptactina</i> spp. (28) <i>Zanthoxylum gillettii</i> (33) <i>Xylopia aethiopica</i> (35) <i>Zanthoxylum</i> spp. (44) <i>Anthocleista vogelii</i> (63) <i>Strombosiaopsis tetrandra</i> (69) <i>Funtumia elastica</i> (71) <i>Grossera macrantha</i> (75) <i>Oncoba dentata</i> (78) <i>Strychnos</i> spp. (47) <i>Cissus dinklagei</i> (48) <i>Aganope</i> spp. (85)

(*) : Seules les espèces indicatrices à densité globale $\geq 0,1$ tiges/100 m² sont mentionnées (76%). Le rang est indiqué entre parenthèses après le nom de l'espèce. Les lianes traçantes sont en rouge, les essences commerciales en gras, les autres arborescents en noir et les lianes typiques des forêts denses en vert. La fréquence relative des espèces indicatrices de la régénération en fonction de la formation perturbée ou non est aussi mentionnée.

La fréquence relative des espèces indicatrices est indépendante de la formation perturbée ou non (Test χ^2). Les fréquences relatives correspondantes sont mentionnées au Tableau 25 ($\chi^2 = 5,4$; ddl = 3 ; p = 0,147, H_0 acceptée). Deux grands gradients sont toutefois mis en évidence par l'analyse (Figure 47, Tableau 24 & Tableau 25). Le premier sépare les espèces tolérantes à l'ombrage du sous-bois des FDHS intactes (par exemple *Polyalthia suaveolens*, *Angylocalyx pynaertii*, *Diospyros* spp., *Garcinia punctata* pour les arbres et *Pycnobotrya nitida*, *Dalhousiea africana* pour les lianes typiques des forêts denses), des arbres héliophiles en FOM perturbées (FAM & FCM), avec notamment *Markhamia tomentosa* et *Croton haumanianus* (Tableau 25). Ce gradient de perturbation observé le long du premier axe de l'AC est donc lié à un changement de la composition floristique et à son affinité face à la lumière, tout en conservant un niveau élevé de régénération. Une diminution des densités de régénération est par contre observée le long du deuxième axe. L'abondante régénération arborescente héliophile des FDHS perturbées est remplacée en FOM intactes par quelques lianes traçantes, également héliophiles, telles que *Macaranga angolensis* et *Acacia kamerunensis* (Chapitre 3). Soulignons que les pistes de débardage, toutes formations confondues, s'éloignent rarement du premier axe où la régénération arborescente est la plus soutenue (Figure 47).

Parmi les essences potentiellement exploitables les mieux représentées dans la régénération ligneuse inventoriée (Figure 47 ; n = 16), 75% sont indicatrices (Tableau 25 ; n=12). Ces espèces indicatrices à caractère commercial sont absentes des FOM. Elles se répartissent toutes entre les forêts denses (FDM & FDHS) perturbées et les FDHS intactes (Tableau 25) : alors que trois espèces tolérantes à l'ombrage (*S. kamerunensis*, *G. cedrata* et *C. perpulchrum*) sont indicatrices des FDHS intactes, huit des neuf autres espèces commerciales sont héliophiles et se régénèrent abondamment dans les forêts denses perturbées. Ce sont *N. diderrichii*, *A. boonei*, *C. pentandra* et *E. suaveolens* en FDM et *T. superba*, *M. excelsa*, *P. angolensis* et *C. schweinfurthii* en FDHS. Finalement, la régénération de la dernière espèce, *G. dewevrei*, semble profiter de la perturbation en FDHS, alors qu'elle est réputée tolérante à l'ombrage (Tableau 25, Figure 47). Signalons finalement une densité des autres espèces d'intérêt commercial bien inférieure à la densité globale de 0,1 tiges/100 m² fixée comme seuil de nos investigations : alors que les jeunes tiges de *T. scleroxylon* et *P. bequaertii* sont absentes des inventaires de régénération, celles d'*Autranella congolensis*, *Afzelia bipindensis*, *Pouteria altissima*, *Khaya anthotheca*, *E. utile* et *E. cylindricum* sont rares et localisées.

Par ailleurs, les espèces de la régénération ligneuse les plus abondantes sont des tolérantes à l'ombrage de petite taille, caractérisant le sous-bois des FDHS intactes (Tableau 25 : rang) : le taxon le plus inventorié sont des suffrutex de la famille des Acanthaceae (rang de 1), avec essentiellement *Pseuderanthemum ludovicianum* et *Whitfieldia elongata*. Ensuite, se sont des arbustes : *Millettia sanagana* (3), *Hunteria ballayi* (4) et *Rinorea* spp. (6). A l'inverse, la majorité des autres espèces abondantes caractérise la régénération des arbres héliophiles stricts après le passage de l'exploitation forestière. La régénération de ces arbres pionniers, typiquement rare à absente en forêts intactes, est indicatrice des forêts denses perturbées (FDM & FDHS ; Tableau 25).

Ces espèces sont *Tetrorchidium didymostenon* (9), *Discoglyprena caloneura* (10), *Margaritaria discoidea* (12) et *N. diderrichii* (20) en FDM, mais aussi *Macaranga barteri* (2), *Musanga cecropioides* (7), *Macaranga monandra* (8), *T. superba* (15), *Zanthoxylum leprieurii* (17) et *Macaranga spinosa* (19) en FDHS.

Suite aux précédentes analyses, deux milieux perturbés par l'exploitation forestière semblent particulièrement propices à l'établissement de la régénération ligneuse par les héliophiles. Ce sont d'une part, les trouées en FDHS et d'autre part, les débardages en FOM. Dans les trouées en FDHS, la régénération arborée se développe en l'absence de forte concurrence. Au contraire des trouées en formations à Marantaceae, où le développement des espèces héliophiles d'herbacées géantes et/ou de lianes traçantes est catalysé par l'ouverture engendrée par l'abattage d'un grand arbre. Les pistes de débardage créent une brèche dans le tapis herbacé. Cette suppression temporaire du tapis inhibiteur déclenche la régénération des arbres héliophiles. Ce retour d'une dynamique forestière évolutive semble particulièrement déterminant en FOM. En effet, ailleurs en FOM, que ce soit en forêt intacte où dans les trouées, la régénération est souvent très rare, voire sans avenir. Cet effet positif des débardages dans les FOM, où la dynamique est habituellement bloquée, a été exploité pour tester une nouvelle technique sylvicole d'enrichissement, évaluée dans la suite du travail.

5.4.2 Essais sylvicoles

a) Description des poches enrichies

Le Tableau 26 synthétise par poche enrichie, les effectifs de plants dégagés et introduits le long des débardages, ainsi que la surface estimée de l'expérimentation. Les sept poches y sont présentées par ordre chronologique d'installation. Douze espèces ont été exploitées au sein des poches enrichies. Les quatre les plus abondantes sont *E. cylindricum* (36%), *G. cedrata* (19%), *E. suaveolens* (18%) et *T. scleroxylon* (12%).

Tableau 26 : Effectifs initiaux des plants dégagés et introduits et surface régénérée estimée pour les sept poches enrichies.

Nom de la poche	Superficie [ha] (*)	Nombre de plants dégagés	Nombre de plants introduits	Nombre total de plants	Nombre d'années de suivi	Date d'installation
Bomassa 1	100	307	342	649	2	Du 27/04/06 au 02/06/06
Ndoki 1	30	372	224	596	2	Du 08/06/06 au 28/07/06
Ndoki 2	40	272	272	544	2	Du 09/08/06 au 07/09/06
Ndoki 3	65	521	597	1118	2	Du 13/09/06 au 03/11/06
Ndoki 4	13	54	96	150	2	Du 31/10/06 au 09/11/06
Bomassa 2	300	359	1078	1437	1	Du 21/03/07 au 11/05/07
Ibamba	100	905	613	1518	1	Du 05/09/07 au 08/11/07
Total	648	2790	3222	6012		

(*) : La superficie de la poche est la surface de forêt estimée par le SIG où les débardages ont été systématiquement enrichis.

L'effectif initial de 6.012 plants se rapporte à l'ensemble des sept poches, dont la superficie totale est estimée à 648 ha (Tableau 26).

Les 6.012 plants se situent le long des pistes de débardage (n = 125). Comme un plant est présent environ tous les 4 m de débardage, la longueur totale des débardages enrichis est estimée à 24 km. En considérant une largeur moyenne de débardage de 5 m, 12 ha de débardage ont été enrichis, soit seulement 2% de la superficie totale des poches estimée par le SIG. L'action sylvicole privilégie largement les FCM avec 78% des plants de l'ensemble des sites présents dans cette formation. Les FCM sont en effet les types de FOM les plus largement distribuées dans notre zone d'étude.

b) Etat sanitaire des plants

La répartition des principaux dégâts occasionnés aux plants est exposée au Tableau 27 pour quatre groupes de poches enrichies, fonction de la durée du suivi (1 ou 2 ans) et du site (Bomassa, Ndoki et Ibamba).

Tableau 27 : Fréquences relatives de l'état sanitaire des plants en fonction de la durée du suivi et des poches enrichies (6012 plants).

Durée du suivi	2 ans		1 an	
	Bomassa 1	Ndoki 1 à 4	Bomassa 2	Ibamba
Fréquence [%] / Poche				
Mort	27	25	19	6
Malade	9	12	13	11
Dégâts d'animaux	15	15	20	3
Envahi par la végétation	3	2	7	1
Coupé par l'équipe	2	4	10	2
Perdu	3	1	1	1
Sain	41	41	30	76
<i>Résultats des tests d'indépendance χ^2</i>	$\chi^2 = 22,7$; ddl = 6 ; p < 0,001 (H ₀ est rejetée)		$\chi^2 = 728,5$; ddl = 6 ; p < 0,001 (H ₀ est rejetée)	

La répartition de l'état sanitaire des plants est dépendante du site (Test χ^2). La dernière poche enrichie d'Ibamba se démarque donc par le taux de réussite le plus élevé avec 76% de plants sains et seulement 6% de morts. Les trois premières poches affichent quant à elles des taux de mortalité élevés (19-27%) et un pourcentage de plants sains relativement faible (30-41%, Tableau 27). Il existe plusieurs pistes d'explication possibles à ces différences. Pour les deux poches âgées de 1 an, celle de Bomassa 2 comprend peu de régénération naturelle d'intérêt, la majorité des plants ont été introduits et ont subi une forte mortalité. Au contraire, à Ibamba, l'abondante régénération naturelle d'intérêt a conduit à moins planter, et l'ensemble a donné de meilleurs résultats (Tableau 26), mais la pression de la grande faune est également en cause (Gillet *et al.*, 2008). Les plants des trois premières poches ont en effet subi de gros dégâts d'animaux (15 à 20% contre 3% pour Ibamba), les plus importants étant relatifs à l'éléphant.

c) Croissance des plants

Les croissances en hauteur et en diamètre sont présentées au Tableau 28 pour les trois espèces dégagées et les trois introduites les plus largement représentées au sein des trois sites enrichis (Ndoki, Bomassa et Ibamba).

Tableau 28 : Comparaison des Accroissements Moyens Périodiques (AMP) en hauteur et en diamètre (\pm Intervalle de Confiance à 95%) des six espèces les plus abondantes, communes aux trois sites enrichis.

Site enrichi		Ndoki			Bomassa			Ibamba		
D/I	Espèce	effectif sain	AMP en hauteur [cm/an]	AMP en diamètre [cm/an]	effectif sain	AMP en hauteur [cm/an]	AMP en diamètre [cm/an]	effectif sain	AMP en hauteur [cm/an]	AMP en diamètre [cm/an]
Dégagé	<i>T. superba</i>	74	129d \pm 19	2,5c \pm 0,4	52	94d \pm 21	1,5c \pm 0,4	146	124d \pm 13	1,9d \pm 0,3
	<i>E. suaveolens</i>	138	42b \pm 6	0,5b \pm 0,1	98	39c \pm 7	0,5b \pm 0,1	93	68c \pm 11	0,7c \pm 0,1
	<i>G. cedrata</i>	130	11a \pm 2	0,2a \pm 0	25	11b \pm 3	0,2a \pm 0	26	17ab \pm 5	0,3b \pm 0,1
Introduit	<i>E. utile</i>	50	13a \pm 3	0,2a \pm 0	69	10b \pm 2	0,2a \pm 0	48	13a \pm 4	0,2a \pm 0
	<i>E. angolense</i>	43	11a \pm 4	0,2a \pm 0	54	7a \pm 3	0,2a \pm 0	49	18ab \pm 6	0,2a \pm 0,1
	<i>M. laurentii</i>	77	54c \pm 7	0,5b \pm 0,1	88	65d \pm 9	0,6b \pm 0,1	22	26b \pm 9	0,2a \pm 0,1
Total		512	43 \pm 5	0,7 \pm 0,1	386	41 \pm 5	0,6 \pm 0,1	384	70 \pm 7	1,0 \pm 0,1
<i>Résultats des tests de Kruskal-Wallis (p<0,001, k=6)</i>			H = 283,2	H = 222,8		H = 210,4	H = 166,9		H = 187,6	H = 203,7

Une même lettre associée à différents groupes indique des AMP statistiquement identiques au seuil de 5% (Test U de Mann-Whitney).

T. superba présente les AMP les plus élevés sur l'ensemble des sites, aussi bien en hauteur (94-129 cm/an) qu'en diamètre (1,5-2,5 cm/an). Les deux espèces à accroissements intéressants sont ensuite *E. suaveolens* et/ou *M. laurentii* en fonction du site. Finalement, les trois espèces restantes à faibles accroissements sont des Meliaceae commerciales, soit *G. cedrata*, *E. utile* et *E. angolense*. L'AMP en hauteur du site Ibamba semble particulièrement plus élevé que sur les deux autres sites (70 vs. 41-43 cm/an), de par notamment la présence de nombreux plants sains de *T. superba*.

Alors que les plants sains sont bien plus abondants sur le site Ibamba, leurs croissances ne se démarquent pas franchement des deux autres sites. De plus comme la comparaison entre les sites s'avère hasardeuse, seul le dernier site enrichi d'Ibamba, plus prometteur, sera analysé plus en détails.

d) Croissances et performances des espèces

Essentiellement en FCM (95%), les débardages enrichis sur le site Ibamba totalisent 1.518 plants de 25 espèces d'arbres potentiellement exploitables. Les effectifs des plants dégagés et introduits sont présentés au Tableau 29.

Tableau 29 : Répartition des effectifs de plants dégagés et introduits en fonction de l'espèce et de son tempérament face à la lumière (Ibamba).

Nom scientifique et commercial	Tempérament face à la lumière (*)	Effectif dégagé	Effectif introduit	Effectif total
<i>Nauclea diderrichii bilinga</i>	Héliophile stricte	207	22	229
<i>Terminalia superba limba</i>	Héliophile stricte	170	15	185
<i>Erythrophleum suaveolens tali</i>	Héliophile modérée	110	24	134
<i>Entandrophragma angolense tiana blanc</i>	Héliophile modérée	37	69	106
<i>Millettia laurentii wengué</i>	Héliophile contrariée	45	36	81
<i>E. utile sipo</i>	Héliophile modérée	7	73	80
<i>Milicia excelsa iroko</i>	Héliophile stricte	73		73
<i>Alstonia boonei émien</i>	Héliophile stricte	70		70
<i>E. cylindricum sapelli</i>	Héliophile modérée	4	56	60
<i>Guarea cedrata bossé clair</i>	Semi-héliophile	32	27	59
<i>T. scleroxylon ayous</i>	Héliophile stricte		54	54
<i>Ricinodendron heudelotii essessang</i>	Héliophile stricte	50		50
<i>Pterocarpus soyauxii padouk</i>	Héliophile modérée	9	38	47
<i>Autranella congolensis mukulungu</i>	Semi-héliophile	2	42	44
<i>Lophira alata azobé</i>	Héliophile modérée	5	37	42
<i>Canarium schweinfurthii aiélé</i>	Héliophile stricte	39		39
<i>Pericopsis elata afrormosia</i>	Héliophile stricte		37	37
<i>Pouteria altissima aniegré</i>	Semi-héliophile	1	28	29
<i>Detarium macrocarpum mambodé</i>	Héliophile modérée	8	18	26
<i>Eribroma oblongum éyong</i>	Semi-héliophile		24	24
<i>Amphimas pterocarpoides lati</i>	Héliophile modérée	18		18
<i>Lovoa trichilioides dibétou</i>	Semi-héliophile		13	13
<i>Nesogordonia kabingaensis kotibé</i>	Sciaphile modérée	10		10
<i>Staudtia kamerunensis niové</i>	Sciaphile modérée	7		7
<i>Chrysophyllum beguei longhi beg</i>	Sciaphile modérée	1		1
Total		905	613	1518

Seules les 17 premières espèces à effectifs les plus importants en gras seront étudiées dans la suite du travail. (*): Pour la définition des tempéraments se référer à l'annexe I.

N. diderrichii et *T. superba* sont toujours les deux espèces commerciales les plus abondantes de la régénération arborée héliophile succédant à l'exploitation forestière. D'autres espèces héliophiles sont également bien représentées, ce sont *E. suaveolens*, *M. excelsa*, *A. boonei*, *R. heudelotii* et *C. schweinfurthii*. Par ailleurs, mis à part *E. angolense* et *G. cedrata*, les autres grandes Meliaceae sont toujours très rares (*E. cylindricum*, *E. utile*) à absentes (*K. anthotheca*, *L. trichilioides*) au stade plantule. Il en est de même des grandes Sapotaceae (*A. congolensis*, *P. altissima*, *C. beguei*).

Les performances des plants ont été étudiées pour les 17 espèces présentant les effectifs les plus élevés, en gras au Tableau 29. Les taux de survie et les croissances sont exposés au Tableau 30.

Tableau 30 : Comparaison des Accroissements Moyens Périodiques (AMP) en hauteur et en diamètre des plants dégagés et/ou introduits pour les 17 espèces commerciales les plus abondantes (lbamba).

Espèce	Dégagé/ introduit	Taux de survie [%]	Effectif survivant	Hauteur moy. initiale, H0 [cm]	IC H0 à 95%	AMP en hauteur [cm/an]	IC AMP h. à 95%	AMP en diamètre [cm/an]	IC AMP d. à 95%
<i>C. schweinfurthii</i>	Dégagé	92	36	242	30	154f	28	2,4f	0,4
<i>T. superba</i>	Dégagé	83	141	192	14	130ef	12	2ef	0,3
<i>R. heudelotii</i>	Dégagé	82	41	355	51	125ef	20	3,4g	0,7
<i>N. diderrichii</i>	Dégagé	90	187	181	8	124e	9	1,6e	0,1
<i>T. scleroxylon</i>	Introduit	93	50	53	4	95d	17	0,7bc	0,2
<i>A. boonei</i>	Dégagé	69	48	113	15	94d	18	1,3d	0,2
<i>M. excelsa</i>	Dégagé	45	33	225	43	94d	21	1,3d	0,4
<i>M. laurentii</i>	Dégagé	87	39	96	13	69ed	14	0,7c	0,1
<i>E. suaveolens</i>	Dégagé	90	99	93	8	66d	10	0,7c	0,1
<i>P. soyauxii</i>	Introduit	76	29	48	8	54cd	14	0,3ab	0,1
<i>P. elata</i>	Introduit	86	32	35	4	48c	13	0,4b	0,1
<i>E. angolense</i>	Dégagé	81	30	53	28	41d	10	0,5c	0,1
<i>M. laurentii</i>	Introduit	67	24	37	3	28bcd	8	0,2a	0,1
<i>L. alata</i>	Introduit	78	29	23	3	27b	5	0,3a	0,1
<i>E. angolense</i>	Introduit	57	39	38	3	26a/b	6	0,3a	0,1
<i>E. utile</i>	Introduit	45	33	34	2	21a	5	0,2a	0,1
<i>A. congolensis</i>	Introduit	55	23	49	8	20a	5	0,2a	0,1
<i>G. cedrata</i>	Dégagé	75	24	38	9	18a	5	0,4b	0,1
<i>E. cylindricum</i>	Introduit	55	31	27	3	15a	3	0,2a	0
<i>G. cedrata</i>	Introduit	44	12	25	3	12a	2	0,1a	0,1
Total		75	980	127	7	85	4	1,1	0,1

Résultats des tests de Kruskal-Wallis ($p < 0,001$, $k = 20$)

H = 485,9

H = 517,7

Une même lettre associée à différents groupes indique des AMP statistiquement identiques au seuil de 5% (Test U de Mann-Whitney). IC = Intervalle de confiance. Les espèces dégagées et/ou introduites sont classées par ordre décroissant des AMP en hauteur, puis en diamètre.

La hauteur moyenne à la plantation se situe entre 23 et 53 cm. Les plants dégagés, deux ans après l'exploitation (temps zéro), ont une hauteur moyenne comprise entre 38 et 355 cm. Les AMP en hauteur fluctuent de 12 à 154 cm/an, alors que les AMP en diamètre sont compris entre 0,1 et 3,4 cm/an. Le taux de survie le plus élevé est observé pour *T. scleroxylon* introduit, avec 93%, alors que les plus faibles taux de survie (44-45%) sont relatifs aux Meliaceae introduites (*E. utile*, *G. cedrata*) et à *M. excelsa* dégagé.

Les six espèces se démarquant par de très forts accroissements (de 94 à 154 cm/an en hauteur et de 1,3 à 3,4 cm/an en diamètre) sont les héliophiles strictes dégagées (régénération naturelle) : *C. schweinfurthii*, *T. superba*, *R. heudelotii*, *N. diderrichii*, *A. boonei* et *M. excelsa*. *T. scleroxylon* est l'espèce introduite présentant les plus forts accroissements (95 cm/an en hauteur et 0,7 cm/an en diamètre). Les autres espèces se comportant relativement bien à la plantation sont des légumineuses toujours héliophiles, comme *P. soyauxii* et *P. elata*, ou *E. suaveolens* et *M. laurentii* pour les dégagés.

L. alata planté montre des résultats peu convaincants. Finalement, *E. angolense* semble être la Meliaceae la moins défavorable. *E. cylindricum*, *E. utile* et *G. cedrata* présentent les plus faibles accroissements, de même que la Sapotaceae *A. congolensis* (Tableau 30).

e) Estimation des coûts de l'action sylvicole

Les coûts de l'action sylvicole proposée sont estimés par kilomètre de piste de débardage enrichie. Rappelons que la densité linéaire moyenne est de 250 plants par kilomètre, et que le ratio des plants introduits et dégagés est proche de 1 (Tableau 26). Nous considérerons donc que la moitié des plants proviennent de la pépinière, soit 125 plants par kilomètre. L'équipe composée de quatre ouvriers et d'un chef d'équipe en plante 100 par jour (transport inclus) et dégage 100 autres de la régénération naturelle, soit 0,8 km. Pour le dégagement après un an, l'équipe avance à un rythme de 5 km/j. Le détail des coûts est présenté dans le Tableau 31.

Tableau 31 : Coûts (EUR) de l'action sylvicole pour un kilomètre de débardages enrichis

Poste	Coût unitaire	Coût par km	Commentaires
Production en pépinière	0,14	17,5	125 plants par km
Transport des plants	125	31,25	Environ 500 plants par transport
Equipe de quatre ouvriers/j	19,6	24,5	1 j ¼
Chef d'équipe/j	10	12,5	1 j ¼
Consommables	45	0,45	10 limes et 5 machettes (100 km)
Total sans dégagement		86,2 EUR	
<i>Coûts additionnels liés au dégagement</i>			
Equipe de quatre ouvriers/j	19,6	3,92	1/5 j
Chef d'équipe/j	10	2	1/5 j
Transport	125	1,25	pour un campement (100 km)
Consommables	45	0,45	
Total du dégagement		7,62 EUR	
Total avec 1 dégagement		93,82 EUR	

Le coût total pour enrichir un kilomètre de piste de débardage est estimé à 86,2 EUR. Le coût additionnel relatif au dégagement après un an est de 7,62 EUR. Avec cette opération supplémentaire, le coût total de l'action sylvicole s'élève à 93,82 EUR du kilomètre (Tableau 31). Ce qui correspond à un coût de 0,38 EUR par plant.

5.5 Discussion

5.5.1 Dynamique des arbres héliophiles sur les pistes de débardage

Les milieux ouverts par l'exploitation forestière sont colonisés par des espèces héliophiles strictes, souvent grégaires, à croissance rapide et donc très concurrentielles (Lebrun & Gilbert, 1954 ; Swaine & Agyeman, 2008). La fertilité des sols, moindre en FOM qu'en FDHS (Chapitre 4) devrait cependant jouer un rôle de sélection des espèces. En effet, les arbres héliophiles strictes à croissance rapide sont nitrophiles (Lebrun & Gilbert, 1954). De plus, la concurrence en FOM est beaucoup plus forte du fait du tapis dense d'herbacées géantes et de lianes traçantes. Un retour de la strate arborée héliophile est malgré tout possible le long des pistes de débardage en FOM, quoique de faible importance. Le niveau de décapage de l'horizon superficiel du sol semble déterminant. En effet, lorsque celui-ci est important, il détruit le système rhizomateux puissant des herbacées géantes. Au contraire, un décapage partiel sectionne seulement les rhizomes et active donc la propagation végétative des *Marantaceae* et des *Aframomum*. En FOM, les débardages sont toutefois vite recolonisés par les rhizomes et les flagelles du tapis herbacé limitrophe non perturbé (Figure 48a, Chapitre 2). L'exportation du tapis herbacé, système rhizomateux inclus, favorise toutefois une régénération arborée pionnière le long des débardages, en levant notamment la dormance des graines de la banque des sols (Swaine & Clarke, 2000). Pour espérer prospérer, la régénération s'installant devra rapidement surpasser le tapis herbacé avoisinant et tenter de freiner son développement par une fermeture optimale de la couverture arborée. La situation est tout autre sur les pistes de débardage en forêts denses (FDHS & FDM) car l'ouverture du couvert arboré n'est habituellement pas suffisante pour relancer la dynamique des héliophiles. Une régénération ligneuse plus tolérante à l'ombrage s'y installe, accompagnée de rejets de souche.

L'ouverture du couvert arboré à l'échelle de la trouée d'abattage est par contre favorable à la prolifération rapide des herbacées géantes héliophiles lorsqu'elles sont préexistantes dans le sous-bois environnant, au même titre que leur expansion dans les chablis naturels. Cet envahissement des trouées par multiplication végétative de la strate herbacée pérenne est le plus agressif dans les FOM et peut être accompagné de l'émergence de lianes traçantes.

La rare régénération ligneuse héliophile s'installant se voit donc confrontée à une compétition exacerbée, la rendant incertaine (Brncic, 2002). En FDHS où les herbacées géantes sont rares, les trouées sont habituellement peu envahies et une régénération arborescente héliophile souvent riche y prospère. Les deux espèces les plus abondantes de la régénération post-exploitation, *M. barteri* et *M. cecropioides*, présentent des densités plus importantes dans les trouées d'abattage en FDHS. Cette régénération est issue de la banque de graines des sols. Le parasolier ou *M. cecropioides* constitue l'espèce cicatricielle la plus efficace en forêt dense humide africaine. Il développe en 8 à 10 ans des peuplements purs équiens atteignant 20 m de hauteur. Le couvert élevé, diffus et monostrate de la parasoleraie favorise une régénération soutenue d'espèces longévives relativement héliophiles, qui assurera une dynamique forestière évolutive à la mort de la parasoleraie.

Le parasolier subsiste toutefois à l'état disséminé dans les vieilles forêts secondaires (Lebrun & Gilbert, 1954). Or, dans la plus grande poche de FOM, au sud-est du site d'étude (Chapitre 4), *M. cecropioides* est absent de la régénération post-exploitation. Après l'exploitation des FOM, des arbres généralement de plus petite taille colonisent le milieu, telles *Maprounea membranacea*, *Oncoba welwitschii*, *Dichostemma glaucescens*, *Harungana madagascariensis*, *Markhamia tomentosa*, *Morinda lucida* et *Croton haumanianus*. Comme elles sont moins grégaires, moins hautes et moins recouvrantes que la parasoleraie, ces espèces sont moins efficaces pour recréer une ambiance forestière favorisant la dynamique arborée. Cependant, le long d'anciens débardages (6 ans), une jeune forêt plus dense mélangée à des espèces longévives bien établies comme *P. soyauxii* s'élève et abrite une régénération tolérante à l'ombrage avec par exemple *S. kamerunensis* (Gillet, 2004). Le cas particulier de la régénération des essences commerciales après l'exploitation est abordé au point suivant.

5.5.2 Gestion du renouvellement des espèces commerciales

La jeune régénération de certaines espèces commerciales héliophiles est favorisée par le passage de l'exploitation (Swaine & Agyeman, 2008 ; Swaine & Clarke, 2000). L'ouverture du couvert végétal lève la dormance des graines présentes dans les sols (*N. diderrichii*, *E. suaveolens*, *M. excelsa*, *C. schweinfurthii*, *R. heudelotii*). Cette régénération est mélangée à celle issue de la pluie de graines d'autres héliophiles, notamment des arbres anémochores avoisinants (*T. superba*, *P. soyauxii*, *Entandrophragma* spp.). L'influence positive de la lumière se fait sentir dès le stade semis (Groulez & Wood, 1984).

Le long des chemins de débardage en FCM récemment exploitées, la régénération naturelle des espèces commerciales héliophiles est principalement composée de *T. superba*, *N. diderrichii*, *A. boonei*, *E. suaveolens*, *M. excelsa*, *R. heudelotii* et *C. schweinfurthii*. Toutefois leur avenir est incertain face à la forte concurrence exercée par les herbacées géantes et les autres arbres pionniers (*Maprounea*, *Harungana*, *Croton* & *Dichostemma*) ou lianes traçantes (*Adenopodia scelerata*, *M. angolensis*). Les principales espèces exploitées telles *E. cylindricum*, *E. utile*, *K. anthotheca*, *T. scleroxylon*, *P. bequaertii* et *A. congolensis* se régénèrent très peu dans ces milieux.

L'assistance de la régénération naturelle sur pistes de débardage a donné des résultats préliminaires intéressants pour certaines espèces commerciales héliophiles : *C. schweinfurthii*, *R. heudelotii*, *T. superba* et *N. diderrichii*, avec des accroissements en hauteur de 1,24 à 1,54 m/an, et en diamètre de 1,6 à 3,7 cm/an. A titre de comparaison, les plantations pures de ces espèces affichent après 14 ans des croissances en diamètre de 1,6 à 2,7 cm/an (Dupuy, 1997). *T. scleroxylon* est l'espèce à favoriser pour la plantation en plein découvert. *In situ*, c'est l'espèce introduite qui présente les accroissements les plus élevés avec 95 cm/an en hauteur et 7 mm/an en diamètre. La jeune régénération de *T. scleroxylon* semble moins affectée qu'escompté par la pauvreté en bases échangeables des sols des FCM (Chapitre 4). La principale contrainte pour la plantation de cette espèce est la faible disponibilité des graines (Palla & Louppe, 2002), mais cela peut être compensée par le bon comportement en bouturage (Nketiah *et al.*, 1998 ; obs. pers.).

D'autres espèces plantées montrent également des croissances initiales fortes, ce sont principalement des légumineuses comme *P. soyauxii*, *M. laurentii* et *P. elata*.

La fixation de l'azote atmosphérique par des bactéries semble les favoriser sur sols pauvres (Onguene Awana, 1998). Finalement, Les sols frais des formations à Marantaceae semblent convenir aux premiers stades de nombreuses essences comme *L. alata*, *N. diderrichii*, *P. soyauxii*, *E. suaveolens* et *M. laurentii* (Gillet, 2000 ; Tchinda, 2008, Chapitre 4).

Les autres espèces plantées présentent de moins bonnes performances. Moins héliophiles et plus exigeantes, elles montrent de faibles taux de reprise et accroissements. Pour les Meliaceae, *E. cylindricum* et *E. utile*, affichent des taux de survie et des croissances particulièrement faibles. D'après Kouadio (2009), le plant d'*E. utile* semble toutefois mieux se comporter que celui d'*E. cylindricum* en trouées d'abattage. Avec un léger ombrage, *E. angolense* est une essence intéressante à conserver et à planter. Sa croissance est généralement plus importante que celle des autres Meliaceae, *G. cedrata* compris. Pour les Sapotaceae, *A. congolensis* planté *in situ* affiche également de faibles croissances initiales avec un AMP en hauteur de 20 cm/an. Une autre grande Sapotaceae, *B. toxisperma*, plantée dans les trouées d'abattage révèle un AMP beaucoup plus élevé de 74,5 cm/an (Doucet *et al.*, 2009).

Pour améliorer la performance des plants introduits, il importe de sélectionner en pépinière les plus vigoureux, d'une hauteur minimale de 50 cm, pour la transplantation en milieu définitif. Les héliophiles strictes à croissance rapide sont généralement aptes à la plantation dès 6 mois, tandis que les espèces plus exigeantes, comme les grandes Meliaceae et Sapotaceae demandent un séjour minimum de 2 ans en pépinière (Gillet, 2007). Pour le dégagement de la régénération ligneuse, il est de même conseillé de se concentrer sur les plants héliophiles les plus grands et vigoureux.

5.5.3 Faisabilité de l'action sylvicole à grande échelle

La technique sylvicole initiée ici montre *a priori* des premiers résultats encourageants pour de nombreuses espèces héliophiles et en l'absence de pression trop importante de la grande faune herbivore. Le but poursuivi est de stimuler et d'enrichir la régénération des arbres héliophiles longévifs le long des pistes de débardage afin d'y reconstituer durablement le couvert arboré. Cette technique novatrice pourrait donc contribuer à augmenter la capacité de stockage du carbone atmosphérique. Il conviendrait toutefois d'installer des parcelles témoin afin d'objectiver davantage les résultats.

La jeune régénération s'installant sur les milieux exploités est particulièrement attrayante pour la faune herbivore. Après le passage de l'exploitation, cette faune emprunte habituellement le réseau de débardages. Ces nouvelles pistes praticables apportent en effet une ressource alimentaire particulièrement riche et appétante, composée d'une jeune régénération héliophile, ligneuse et herbacée. Les espèces commerciales les plus appétantes sont celles issues de la banque de graines, soit *N. diderrichii*, *M. excelsa*, *C. schweinfurthii* et *R. heudelotii*, *E. suaveolens* étant délaissé puisque toxique (obs. pers.).

L'éléphant cause le plus de dégâts aux plants. Il piétine notamment les plants (Vanleeuwe & Gautier-Hion, 1998), et casse nombre d'entre eux (Figure 48c). Les dégâts sur les jeunes tiges sont estimés à 30% dans certaines formations à Marantaceae (White, 1995).

Les Marantaceae, elles, semblent bénéficier du passage des éléphants, car leur croissance semble stimulée par l'arrachement et le piétinement des herbivores, même lorsque le système végétatif est fortement endommagé (Bullock, 1981 ; Brncic, 2002 ; Fay, 1997 ; White, 1992). Les deux premières poches enrichies à concentration élevée en grande faune, dont l'éléphant (Figure 23), ont subi de fortes pertes avec plus de 30% de plants morts. La dernière poche, caractérisée par de forts taux de réussite et une présence animale moindre est située à proximité du village Mbendjele d'Ibamba. La présence humaine aurait donc ici un effet indirect sur le succès de la reconstitution forestière des premiers stades, par limitation de la pression de la grande faune (Chapitre 4). Un suivi sur le plus long terme de la poche enrichie d'Ibamba est toutefois nécessaire pour valider l'expérimentation.

Si le suivi ultérieur du test confirmait les premières observations, l'organisation d'un enrichissement en routine pourrait se faire de la manière suivante. Les zones riches en faune devront être évitées pour cette activité. Mis à part cette contrainte, la sélection des poches de FCM à enrichir se fera au sein des AAC dont l'exploitation s'est achevée. Au sein de ces poches délimitées par le SIG, les débardages seront alors systématiquement enrichis comme proposé dans ce chapitre, tout en tenant compte des recommandations relatives à la sélection des espèces et des plants. Les coûts d'une telle action sylvicole sollicitant une équipe de terrain de cinq personnes, la production de plants à la pépinière et le transport, s'élèvent à 86,2 EUR par kilomètre de débardage enrichi, équivalant à 250 plants dont la moitié à été plantée. Lorsqu'on y ajoute les coûts relatifs au dégagement après un an, ce montant s'élève à 93,42 EUR. Ainsi, l'enrichissement sur débardages revient à 0,38 EUR/plant. La technique d'enrichissement des trouées en moabi, *B. toxisperma*, au Cameroun, coûte 7,48 EUR par trouée pour une moyenne de sept plants, soit 1,07 EUR/plant (Doucet *et al.*, 2009). Ces coûts sont bien moindres par rapport à ce qui est noté en forêt amazonienne par exemple : 28 à 378 \$US/ha (Lopes *et al.*, 2008 ; Schulze, 2008).

5.6 Conclusions

En FOM non exploitées et en trouées d'abattage, la régénération ligneuse est très pauvre voire sans avenir pour les cas les plus défavorables où la concurrence avec les herbacées géantes et les lianes traçantes tourne à l'avantage de ces dernières. Lorsque l'exploitation forestière ouvre des pistes secondaires ou de débardage, une régénération pionnière abondante composée d'arbres héliophiles peut toutefois se développer sur la bande de sol mise à nu, du fait de la brèche dans le système rhizomateux du tapis dense d'herbacées géantes. La dormance des graines des espèces pionnières est alors levée et les graines ailées des anémochores héliophiles peuvent aussi s'y installer, mais les chances de survie et de développement de cette jeune strate ligneuse sont inconnues.

Dans un contexte de gestion durable de la ressource en bois, les poches de FOM récemment exploitées se doivent d'être gérées par une action sylvicole qui vise à favoriser les espèces longévives d'arbres héliophiles. L'initiative sylvicole entreprise dans la présente étude est la seule de ce genre pour ce type de végétation. Le coût de l'opération est moindre par rapport aux estimations d'activités similaires dans d'autres contrées. Si le succès du test était confirmé sur le long terme, son application aux formations à Marantaceae devrait être généralisée.



Figure 48 : a) Dégagement de *M. macrostachyum* en bordure de débardage, lors de l'installation de la poche Ibamba, b) Acajou, *K. anthotheca*, introduit en bordure de débardage après 2 ans, poche Ndoki, c) Wengué *M. laurentii* introduit après 1,5 ans, cassé par un éléphant à 2 ans, poche Bomassa 1.

6. Discussion générale et perspectives

Le massif forestier semi-décidu du Congo septentrional, comprenant en son centre le site d'étude, est inclus dans l'Intervalle de la Rivière Sangha (IRS ; White, 1979b). Il se situe à la limite nord-ouest de la grande dépression continentale ou Cuvette Centrale congolaise. Cette dernière aurait joué un rôle de refuge forestier lors des péjorations climatiques passées qui avaient occasionné des réductions drastiques du couvert forestier (Colyn *et al.*, 1991 ; Gillet & Doucet, 2012).

Alors qu'on supposait que l'IRS recelait une flore plus pauvre que celle du voisinage (White, 1979b), cela s'avère finalement non fondé (Gillet & Doucet, 2012), bien qu'on y note par endroit un développement exceptionnel des formations à Marantaceae. Diverses hypothèses ont été émises sur l'origine et le maintien de ces formations riches en herbacées géantes. Ces hypothèses se réfèrent à l'influence du sol, aux perturbations climatiques passées, aux activités anthropiques et à l'action de la grande faune (éléphants notamment). Il est probable que tous ces facteurs contribuent à la pérennité de ces formations, mais certains constituent les précurseurs ou jouent des rôles bien plus importants que d'autres. Nous avons essayé de relativiser l'implication de chacun de ces facteurs dans la présente thèse. D'un point de vue fondamental, cela permet de comprendre le fonctionnement de l'écosystème, et d'un point de vue appliqué, d'en dégager des enseignements et stratégies dans le contexte de la gestion durable de cet écosystème.

6.1 Action des sols et de la topographie sur la diversité de la mosaïque forestière

Trois théories complémentaires interviennent pour expliquer la diversité et la distribution de la végétation des forêts tropicales, ainsi que l'illustrent nos résultats. (i) La théorie neutre (Hubbell, 2001) : les populations sont distribuées en fonction de leur potentiel de dispersion. Les forêts monodominantes à *G. dewevrei* (autochorie) illustrent cette situation. Il en est de même du tapis de Marantaceae, où les herbacées géantes se propagent par multiplication végétative. (2) La théorie de la niche (Hutchinson, 1961) : en l'occurrence, les sols et la position topographique constituent les facteurs abiotiques filtrants les plus déterminants. Ainsi les formations à canopée ouverte à Marantaceae (FOM) s'étendent préférentiellement sur les basses plaines à sols pauvres et constamment humides, en contact direct avec les zones marécageuses de la Cuvette (Likouala-aux-Herbes), tandis que les vieux peuplements à *T. scleroxylon* en FDHS affectionnent les plateaux périphériques mieux drainés et à sols plus riches en bases (interfluves Sangha-Ndoki). Le sol et la topographie influencent aussi les stratégies fonctionnelles. Ainsi, en FOM, le peuplement arboré est plus décidu et héliophile que dans les autres formations de terre ferme ou sur sols hydromorphes. Finalement, (3) la théorie de la perturbation intermédiaire (Connel, 1978) propose une richesse spécifique modelée par l'action différentielle de l'homme. Les formations très perturbées (FOM) dans le passé ou au contraire faiblement impactées (*G. dewevrei*) présentent une diversité botanique moindre que les FDHS qui ont subi au cours du temps des perturbations d'ordre moyen.

La forte hétérogénéité de la végétation forestière actuelle, organisée en mosaïque complexe, est donc en partie expliquée par les sols et la topographie (Gentry, 1998 ; John *et al.*, 2007). Au sein de cette mosaïque complexe de formations forestières de terre ferme, les relations entre les anciennes perturbations humaines, le drainage et la richesse des sols sont en effet déterminantes. Les forêts denses sur sols hydromorphes (pseudogleys à gleys) sont habituellement caractérisées par un cortège floristique original à Caesalpinioideae (*Guibourtia demeusei*) et/ou à Scytopetalaceae (*Scytopetalum pierreanum*). Ces forêts sempervirentes anciennes sont endémiques des grands cours d'eau et marécages de la Cuvette (Doucet, 2003a ; Gillet & Doucet, 2012 ; Harris, 2002 ; Lebrun & Gilbert, 1954 ; Letouzey & White, 1978 ; Lubini, 1985 ; Pitman *et al.*, 2001). D'autres formations sur sols hydromorphes s'avèrent plus perturbées comme notamment la forêt périodiquement inondée à *L. alata* et *M. purpurea* autour des clairières marécageuses éyangas (pseudogleys sur sols carbonatés). Elle serait entretenue par l'action des grands mammifères, avec un rôle *a priori* secondaire de l'homme, via entre autres l'exploitation des salines (Blake, 2002b ; Lewis, 2002). Ailleurs, *L. alata*, accompagné d'autres héliophiles, tel le palmier à huile, *E. guineensis*, témoigne d'une forte occupation humaine, se prolongeant de nos jours, comme sur les replats de terre ferme en bordure des grandes rivières, telle la Sangha (Aubréville, 1948 ; Letouzey, 1968).

G. dewevrei est une grande Caesalpinioideae fortement grégaire, sempervirente et tolérante à l'ombrage (Gibert, 1975, 1984). En l'absence de perturbations majeures, les forêts à *G. dewevrei* s'étendraient lentement de la forêt périodiquement inondée sur pseudogleys aux forêts mixtes de terre ferme limitrophes (Hart *et al.*, 1989 ; Lebrun & Gilbert, 1954). D'ailleurs, *G. dewevrei* s'épanouit davantage sur terre ferme où il atteint de plus gros diamètres. Les vieilles forêts à *G. dewevrei* de terre ferme seraient vieilles d'au moins 2.000 BP (identification et datation de charbon) et auraient subi peu de perturbations par la suite. Les artefacts y sont habituellement rares. D'autre part, la richesse du sol ne semble pas être un facteur limitant au maintien de l'espèce, qui semble créer un environnement favorable à son autorenouvellement comme en témoignent les charbons attribués à cette espèce trouvés uniquement dans les peuplements actuels de *G. dewevrei*.

Sous l'action de perturbations grandissantes, les FOM et autres fourrés semblent donc s'étendre au détriment des forêts denses (FDM, FDHS & FLTF) et des espèces longévives héliophiles et anémochore (*T. scleroxylon* et *P. elata*) ou tolérantes à l'ombrage et autochore (*G. dewevrei*) par envahissement du sous-bois par les herbacées géantes et lianes traçantes et inhibition de la régénération arborée. Au contraire, l'absence de perturbations favoriserait la progression lente de *G. dewevrei* alors que les vieux peuplements d'héliophiles anémochores disparaîtraient naturellement.

6.2 Vagues migratoires et péjorations climatiques

Dans le nord du site d'étude, la plus ancienne perturbation que nous ayons datée, vers 15.000 ans BP, correspondrait à un paléofeu contemporain de la phase sèche du Pléistocène récent (Maley, 1987). A cette époque, la forêt semble avoir persisté sous forme d'îlots relictuels ou refuges forestiers dispersés dans des formations savanicoles qui auraient fragmenté le massif forestier d'Afrique centrale au niveau de l'Intervalle de la Rivière Sangha (Mayr & O'Hara, 1986 ; Plana, 2004 ; White, 1979 ; Figure 1).

Aucune perturbation n'est ensuite relevée dans la zone d'étude, jusqu'il y a environ 2.500 ans BP où les incendies s'intensifient entre 2.330 et 1.330 *cal.* BP.

Ces perturbations débutent pendant la dernière grande phase aride de l'Holocène récent, *ca.* 2.500-2.000 BP, durant laquelle le massif forestier s'est fortement secondarisé (Ngomanda *et al.*, 2009), et se prolongent bien après. C'est à cette époque que les grandes étendues d'herbacées auraient prospéré au Nord-Congo.

Toutefois, quatre indicateurs vont dans le sens de l'absence d'ouverture d'un couloir savanicole à l'est de la rivière Sangha, comme l'auraient montré les études palynologiques de Brncic *et al.* (2007) au nord du site d'étude : (1) l'absence actuelle de savanes relictuelles et d'espèces savanicoles ; (2) une richesse actuellement élevée en ligneux forestiers, anciennement sous-estimée (White, 1979b), et dont les nouvelles composantes font finalement le lien entre les sous-centres d'endémisme congolais et guinéen inférieur (Gillet & Doucet, 2012 ; White, 1986) ; (3) toutes les identifications de charbons se rapportent à des arbres de forêts denses humides, aucun n'est savanicole ; (4) les grandes termitières fossiles dont la taille n'est jamais égalée en savanes sont ici probablement des vestiges d'anciennes secondarisations sur sols alluvionnaires, peut-être simultanées à la péjoration climatique et à l'arrivée des premiers essarteurs. La végétation, alors principalement composée de forêts denses anciennes aurait donc subi de fortes perturbations à partir de *ca.* 2.500 BP, enrichissant progressivement le massif forestier en espèces arborées héliophiles et plus localement en FOM. Par contre, s'il y a eu conversion du massif forestier en corridor de savanes durant cette péjoration climatique, celle-ci serait à rechercher de l'autre côté de la rivière Sangha, notamment vers le plus grand massif de FOM du Congo septentrional (Figure 8), encore actuellement en contact direct avec les formations savanicoles de la rivière Mambili, et où la pratique de la métallurgie à cette époque y a été récemment confirmée (projet CoForChange, obs. pers.).

La première grande vague migratoire des essarteurs se situe dans le prolongement de la péjoration climatique de 2.500-2.000 BP, puisqu'elle aurait débuté au sein du massif étudié à 1.700-1.550 *cal.* BP d'après la datation des abondantes poteries découvertes à l'interfluve Ndoki-Djaka. Les populations d'essarteurs provenant des savanes septentrionales de l'actuelle frontière nigéro-camerounaise semblent donc avoir bien pénétré le massif forestier d'Afrique centrale à partir de 2.500 BP, tel que déjà suggéré par Bouquiaux (1980) et Schwartz (1992). Cependant, la phase aride concomitante aurait été davantage un initiateur de déplacements des populations savanicoles vers la forêt, plutôt qu'un facilitateur de progression au sein même du massif forestier. Le décalage d'environ un millénaire entre le début de cette phase et les premières occupations des essarteurs observées dans le massif étudié en serait notamment le témoin. Ces essarteurs nouvellement arrivés maîtrisant la réduction du fer et la fabrication d'outils, ont modifié l'environnement par des défrichements et la pratique de l'agriculture itinérante sur brûlis (Bayon *et al.*, 2012 ; Carrière, 2002 ; Neumann *et al.*, 2012 ; Oslisly, 1995). La rivière Sangha, d'axe nord-sud, savane-forêt, s'avère avoir joué un rôle central pour leur progression et dispersion par voie fluviale (de Maret, 1985 ; Lanfranchi *et al.*, 1998). A l'opposé, les imposants marécages de la Cuvette représenteraient une barrière aux déplacements est-ouest des populations d'essarteurs.

Les semi-nomades Mbendjele connaissent quant à eux les couloirs praticables en saison sèche, même au sein des marécages de la Likouala-aux-Herbes (Laloué, 1949 ; Lewis, 2004). Les rares bandes de terre ferme en périphérie nord-ouest de la Cuvette ont donc été forcément empruntées et/ou occupées par les diverses populations nomades, favorisant les rencontres.

La propagation de la métallurgie du fer, de l'art céramique et de l'agriculture itinérante sur brûlis des savanes du nord vers la forêt du sud a donc été facilitée le long de la rivière Sangha vers 2.500-2.000 BP. A cette époque, les populations de la Likouala exploitaient déjà le palmier à huile, *E. guineensis* (2.150-1.990 BP), avec une utilisation apparemment secondaire de la poterie. Cette région, actuellement recouverte de FOM, est enclavée dans des zones marécageuses. Encore occupée par les Mbendjele, elle constitue un goulot de terre ferme, passage obligé, entre deux pôles actuels de populations d'essarteurs : les Bonguili de la Sangha (Ikelemba) et les terres de Kabounga (Figure 15).

La présence de l'homme est ensuite retrouvée à partir de *ca.* 600 ans BP jusqu'à *ca.* 200 ans BP. C'est aussi à cette époque que les dernières grandes vagues migratoires des essarteurs connues de traditions orales ont eu lieu (*cf.* 2.5.1). Ces nouveaux arrivants seraient principalement venus de l'est (Vennetier, 1963). Ce retour constaté des populations humaines dans le site d'étude semble synchrone à une péjoration climatique relativement sèche en Afrique centrale vers 550-200 ans BP (Russell & Johnson, 2007), concordant au petit âge glaciaire en Europe (Brncic *et al.*, 2007).

6.3 Du passé de la forêt à sa gestion actuelle et future

Les essarteurs pratiquant l'agriculture itinérante sur brûlis extensive ont donc favorisé au cours des derniers siècles le développement des peuplements d'arbres héliophiles, par exemple *T. scleroxylon*, dont les gros pieds ont habituellement été considérés comme des indicateurs de sols fertiles et conservés dans les champs (Carrière, 2002 ; Lebrun & Gilbert, 1954 ; van Gemerden, 2003). A partir de la colonisation occidentale, cette action des essarteurs généralisée à l'ensemble du massif forestier a été concentrée et sédentarisée aux abords des voies de communication. Cette sédentarisation, tout en conservant les mêmes pratiques agricoles, a entraîné une surexploitation du milieu environnant et un arrêt de la gestion indirecte des héliophiles anémochores au sein du massif. Or ce dernier, s'il n'est pas destiné à la conservation (Parc Nationaux), a été principalement attribué à la production de bois d'œuvre (Unités Forestières d'Aménagement). Les vieux peuplements d'origine anthropique sont actuellement recherchés par l'exploitation forestière. Après celle-ci, une abondante régénération arborescente apparaît habituellement sur les milieux récemment ouverts. En revanche, les espèces héliophiles commerciales favorisées (*T. superba*, *N. diderrichii* et *E. suaveolens* ; Kouadio, 2009) sont différentes de celles qui sont recherchées par l'exploitation (diverses Meliaceae, *T. scleroxylon*). De plus, les normes légales de taux minimum de reconstitution des populations exploitées, ou de durée de rotation ne permettent pas un renouvellement total des volumes exploités. Dans un tel contexte, l'assistance à la régénération des grandes espèces commerciales exploitées s'impose si l'on veut garantir la fonction économique – à portée internationale – de la forêt.

Lorsque les FOM sont exploitées, les grands arbres abattus créent des trouées dans le couvert végétal, favorisant l’envahissement du tapis herbacé, accompagné ou non de lianes traçantes. Or ces derniers freinent ou bloquent la régénération de la composante arborée. Outre cette concurrence physique, un effet d’allélopathie par la libération de toxines inhibitrices de croissance est fortement suspecté (Brncic, 2002 ; Toledo-Aceves & Swaine, 2008). D’autre part, on assiste, le long des pistes de débardage en FOM, suite au décapage des rhizomes par les engins lourds, à une reconstitution forestière par l’intermédiaire des arborescents pionniers souvent de petite taille, appartenant notamment aux genres *Maprounea*, *Oncoba*, *Dichostemma* et *Harungana*. L’exploitation forestière complexifie donc la dynamique de la mosaïque de forêts mixtes de terre ferme préexistante.

Il existe des techniques peu coûteuses d’enrichissement des trouées d’abattage (Doucet *et al.*, 2009 ; Kouadio, 2009) qui sont mises en œuvre en routine par un nombre croissant de sociétés forestières d’Afrique centrale. Le milieu choisi, approprié en forêts denses, se heurte en FOM au tapis envahissant d’herbacées géantes. Une technique similaire transposée le long des pistes de débardage semble donc être plus avantageuse. La méthode élaborée et testée dans le cadre de la présente étude constitue une initiative intéressante et prometteuse et devrait être suivie d’autres essais. Par ailleurs, dans un contexte de réchauffement climatique global et de pressions humaines grandissantes, les feux affectant et favorisant les grands massifs de FOM pourraient dans l’avenir devenir plus fréquents.

6.4 Recommandations et perspectives

Le gestionnaire des aires protégées devra être attentif lors des années particulièrement sèches aux démarrages de feux en FOM qui pourraient affecter la faune, et notamment les importantes populations de gorille de plaine qu’elles abritent. En plus de cette préoccupation concernant l’inflammabilité du tapis herbacé, l’aménagiste des forêts de production devra se soucier de la propagation des formations à Marantaceae dans ses concessions. Dans la mesure du possible, l’exploitation forestière à impact réduit devrait être adaptée : le tracé des pistes de débardage et autres axes secondaires d’évacuation des bois devraient préférentiellement traverser les FOM et préserver les formations plus denses et leur régénération, plutôt que de minimiser la distance parcourue tel que préconisé en forêts denses. Après l’exploitation, une action sylvicole devrait être appliquée le long des débardages en FOM. La technique proposée doit cependant être améliorée et suivie sur le plus long terme. Si elle s’avère efficace et rentable, elle pourrait alors être appliquée à grande échelle. Idéalement, de nouveaux essais devraient aussi être testés dans le plus grand massif de FOM du Nord-Congo, puisqu’*a priori*, le reboisement d’un tel massif dégradé semble bien plus ardu. Par ailleurs, l’inhibition physique et chimique de la régénération arborescente par les espèces concurrentes (herbacées géantes et lianes traçantes) en formations à Marantaceae pourrait être évaluée, notamment par l’étude de la banque de graines des sols avec ou sans l’influence du tapis d’herbacées géantes. L’avancée de ce dernier pourrait également être quantifiée avec ou en l’absence d’exploitation forestière.

La démarche *ad hoc* adoptée dans cette thèse novatrice présente ses limites par l'absence d'unité d'échantillonnage permanente (témoin et exploité), facilitant la comparaison de la dynamique forestière. Ce choix émanait notamment de la volonté de ne pas interférer sur le tapis herbacé par son dégagement et son piétinement régulier lié au suivi. Les zones témoins exemptes d'exploitation forestière deviennent par ailleurs de plus en plus rares. Soulignons également la grande difficulté d'isoler les trouées d'abattage en FOM, du fait de l'exubérance du tapis herbacé et la rareté de la strate arborescente de part et d'autre de la trouée, si ce n'est en suivant les rémanents de l'exploitation.

Si d'autres études multidisciplinaires similaires à la nôtre devraient être conduites, nous suggérerons de standardiser la taille des unités d'échantillonnages pour faciliter l'analyse statistique. Sur chaque site étudié incluant une végétation type dominante préalablement identifiée, les inventaires botaniques devraient se rapporter aux trois principales strates (peuplement, herbacée et régénération). Les sols seraient étudiés par des sondages à la tarière couplés à des fosses de référence. Les aspects anthracologiques (abondance, datation et détermination) et archéologiques (noix, poteries & scories de métallurgie) devraient être systématiquement pris en compte en plus de la physico-chimie et de la description des sols (horizons, couleur...). L'utilisation de l'antracomasse ou du dénombrement des charbons pourraient être plus objective que l'échelle d'abondance proposée (Carcaillet & Thinon, 2009 ; Chabal, 1994 ; Gorel, 2012 ; Morin-Rivat, 2009).

Une étude prenant simultanément en compte tous ces facteurs a d'ailleurs été menée dans le cadre du projet CoForChange (<http://www.coforchange.eu/>). Elle se rapporte à un grand gradient environnemental (400 km au Nord-Congo) au sein des forêts semi-décidues d'Afrique centrale. D'autres déterminants de la composition et de l'histoire de la végétation ont été considérés, comme la capacité de rétention en eau du sol, les profils delta C₁₃ et les phytolithes, ainsi que de nouveaux profils polliniques d'origine lacustre. Cet ensemble de données devrait permettre d'affiner notre connaissance de la dynamique passée de la végétation du nord de l'IRS. Enfin, un autre programme s'est aussi inspiré de la méthodologie proposée dans cette thèse, il s'agit du projet FRFC 2.4. 577.10.F (FNRS, 2009-2013) intitulé «Dynamique des peuplements d'arbres et d'herbacées des forêts denses d'Afrique centrale en relation avec les anciennes perturbations anthropique et climatique».

7. Références bibliographiques

- Aanen DK. & Eggleton P. 2005. Fungus-Growing Termites Originated in African Rain Forest. *Current Biology* **15**, 851-855
- Alexandre DY. 1982. Croissance et démographie des semis naturels en forêt de Taï. Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.
- Alvarez P. 1995. Evidence for a Neoproterozoic carbonate ramp on the northern edge of the Central African craton: relations with late Proterozoic intracratonic troughs. *Geologische Rundschau* **84** (3), 636-648
- Anhuf D., Ledru MP., Behling H., Da Cruz Jr. FW., Cordeirof RC., Van der Hammen T., Karmann I., Marengo JA., De Oliveira PE., Pessenda L., Siffedine A., Albuquerque AL. & Da Silva Dias PL. 2006. Paleo-environmental change in Amazonian and African rainforest during the LGM. *Palaeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **239**, 510-527
- Assoko Ndong A. 2002. Synthèse des données archéologiques récentes sur le peuplement de l'Holocène de la réserve de faune de la Lopé, Gabon. *L'Anthropologie* **106**, 135-158
- Ataga CD. & van der Vossen HAM. 2007. *Elaeis guineensis* Jacq. [Internet] Fiche de Protabase. HAM. van der Vossen & GS. Mkamilo (eds). PROTA (Plant Resources of Tropical Africa / Ressources végétales de l'Afrique tropicale), Wageningen, Netherlands. <<http://database.prota.org/recherche.htm>>. Visited aug.14 2008.
- ATIBT 1999. Atlas des bois tropicaux, Tome 1, Afrique. Association internationale technique des bois tropicaux.
- Aubert G. & Segalen P. 1966. Projet de classification des sols ferrallitiques. *Cah. Orstom, sér. Pédol. IV* **4**, 97-112
- Aubréville A. 1947a. Les brousses secondaires en Afrique équatoriale. *Bois et Forêts des Tropiques* **2**, 24-49
- Aubréville A. 1947b. A propos: "les pays tropicaux" de P. Gourou, le parasolier; la régénération naturelle et l'enrichissement de la forêt équatoriale. *Bois et Forêts des tropiques*, **4**, 20-30.
- Aubréville A. 1948. Richesses et misère des forêts de l'Afrique noire française – Mission forestière, AEF-Cameroun-AOF, Paris.
- Aubréville A. 1950. Flore Forestière Soudano-Guinéenne AOF - Cameroun - AEF. Société d'Editions Géographiques, Maritimes et Coloniales, Paris.
- Aubréville A. 1957. Accord à Yangambi sur la nomenclature des types africains de végétation. *Bois et Forêts des Tropiques* **51**, 23-27
- Aubréville A. 1959. Flore forestière de la Côte d'Ivoire, Vols. 1–3. 2nd Ed. Nogent-sur-Marne, Centre Technique Forestier Tropical.
- Aubréville A. 1968. Leguminosae-Caesalpinioideae. *Flore du Gabon*, vol. **15**. Museum National d'Histoire Naturelle, Paris.
- Aubréville A. 1971. La destruction des forêts et des sols en pays tropicaux. *Adansonia* **11** (1), 5-39.
- Aweke G. 2007. *Costus lucanusianus* J.Braun & K.Schum. [Internet] Fiche de Protabase. Schmelzer, G.H. & Gurib-Fakim, A. (Editeurs). PROTA (Plant Resources of Tropical Africa / Ressources végétales de l'Afrique tropicale), Wageningen, Pays Bas. <<http://database.prota.org/recherche.htm>>. Visité le 22 août 2008.
- Bahuchet S. 1991. Les pygmées d'aujourd'hui en Afrique Centrale. *Journal des africanistes* **61** (1), 5-35
- Bahuchet S. 1993. Dans la forêt d'Afrique Centrale : les pygmées Aka et Baka. Peeters (eds), Selaf, Paris.

Bahuchet S. 1996. Fragments pour une histoire de la forêt africaine et de son peuplement : les données linguistiques et culturelles. In CM. Hladik, A. Hladik, H. Pagezy, OF. Linares, GJA. Koppert & A. Froment (eds). *L'alimentation en forêt tropicale : interactions bioculturelles et perspectives de développement*. Éditions UNESCO, Paris, 97-119

Bahuchet S. et Guillaume H. 1979. Relation entre chasseurs-collecteurs pygmées et Agriculteurs de la Forêt du Nord-Ouest du Bassin Congolais. In S. Bahuchet (ed.), *Pygmées en Centrafrique : études ethnologiques, histoires et linguistiques sur les pygmées Ba-Mbenga, Aka/Baka du Nord-ouest du Bassin congolais*, Selif, Paris, 109-139

Balée W. 1989. The culture of Amazonian forests. *Advances in Economic Botany* **7**, 1-21

Barnerias C., Böhm F., Dubois S., Junod G., le Treis M. & Pousse JS. 2004. Effets de l'engorgement hydrique sur la couleur des sols et la distribution des espèces du BAFOG (Guyane Française). Ecole Nationale du Génie Rural des Eaux et Forêts.

Base de Données des Plantes Africaines (version 3.3.5). Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève and South African National Biodiversity Institute, Pretoria. Available from <http://www.ville-ge.ch/musinfo/bd/cjb/africa/index.php?langue=an> [accessed 10 Nov. 2011]

Bayon G., Dennielou B., Etoubleau J., Ponzevera E., Toucane S. & Bermell S. 2012. Intensifying weathering and land use in Iron Age Central Africa. *Science* **335**(6073),1219-1222

Bégué L. 1967. Chroniques phytogéographiques : les forêts du Nord de la République du Congo (Brazzaville). *Bois et Forêts des Tropiques* **111**, 63-76

Blake S. 2002a. The ecology of forest elephant distribution and its implications for conservation. *Unpublished PhD Thesis*, University of Edinburgh.

Blake S. 2002b. Forest buffalo prefer clearings to closed-canopy forest in the primary forest of northern Congo. *Oryx* **36**, 81-86

Batini C., Lopes J., Behar DM., Calafell F., Jorde LB., van der Veen, Quintana-Murci L., Spedini G., Destro-Bisol G. & Comas D. 2012. Insights into the Demographic History of African Pygmies from Complete Mitochondrial Genomes. *Molecular Biology and Evolution* **28**(2), 1099–1110

Bock L. 1984. L'intégration chromospatiale des accumulations calcaires – Approche morphopédologique et géochimique dans un paysage semi-aride de l'Atlas Tellien (Algérie). *Unpublished PhD Thesis*, Faculté Universitaire des Sciences Agronomiques de Gembloux.

Bonnier C. 1957. Symbiose Rhizobium-Légumineuses en région équatoriale. INEAC (Inst. Nat. Etude Agron. Congo) Ser. Sci. **72**, Brussel.

Bosch CH. 2011. *Acacia kamerunensis* Gand. [Internet] Fiche de Protabase. Brink M. & Achigan-Dako EG. (Eds). PROTA (Plant Resources of Tropical Africa / Ressources végétales de l'Afrique tropicale), Wageningen, Pays Bas. <<http://www.protabase.org/search.asp>>. Visité le 27 mars 2012 .

Bosu PP. & Krampah E. 2005. *Triplochiton scleroxylon* K.Schum. In D. Louppe (ed). *Prota 7: Timbers/Bois d'œuvre*. [CD-Rom]. PROTA, Wageningen, Pays Bas.

Boulvert Y. 1980. Végétation forestière des savanes centrafricaines. *Bois et Forêts des Tropiques*, **191**, 21-45

Boulvert Y. 1996. Etude géomorphologique de la République centrafricaine. Carte à 1 000 000 en deux feuilles ouest et est. Notice explicative 110 Orstom, Paris.

Bouquet A. 1966. Inventaire des plantes médicinales et toxiques du Congo-Brazzaville. Orstom, Paris.

Bouquiaux L. 1980. L'expansion bantoue. In LM. Hyman, J. Voorhoeve & L. Bouquiaux (eds.). *Colloques internationaux du CNRS, Viviers (France)*, 4-16 avril 1977. Les classes nominales dans le bantou des Grassfields. II. SELAF, Paris, 4-16

- Bourland N., Kouadio YL., Lejeune P., Sonké B., Philippart J., Daïnou K., Fétéké F. & Doucet JL. 2012. Ecology of *Pericopsis elata* (Fabaceae), an Endangered Timber Species in Southeastern Cameroon. *Biotropica* 44(6), 840-847
- Boyer P. 1982a. Quelques aspects de l'action des termites du sol sur les argiles. *Clay Minerals* 17, 453-462
- Boyer J. 1982b. Les sols ferrallitiques - Tome X - Facteurs de fertilité et utilisation des sols. Initiations-Documentations Techniques n° 52, ORSTOM, Paris.
- Bullock S. 1981. Dynamics of vegetative shoots of three species of *Aframomum* in Cameroon. *Adansonia* 20, 383-392
- Brauman A. 2000. Effect of gut transit and mound deposit on soil organic matter transformations in the soil feeding termite: A review. *Eur. J. Soil Biol.* 36, 117-125
- Brcic TM. 2002. Ecology and patch dynamics of *Megaphrynium macrostachyum* (Benth.) M. –Redh. (Marantaceae) in the south-west Central African Republic. *Unpublished PhD thesis*, Oxford Forestry Institute and Linacre College, Oxford.
- Brcic TM., Willis KJ., Harris DJ. & 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
- Brcic TM., Willis JK., Harris DJ., Telfer MW. & Bailey RM. 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
- Bronk Ramsey C. 2005. Improving the resolution of radiocarbon dating by statistical analysis, In T. E. Levy and T. F. G. Higham (eds.), *The Bible and Radiocarbon Dating: Archaeology, Text and Science*, Equinox, London, 57-64
- Brugière D., Bougras S & Gauthier-Hion A. 2000. *Dynamique forestière et processus de colonisation – extinction : Relation faune-flore dans les forêts à Marantaceae d'Odzala*. Programme ECOFAC II, Groupement AGRECO-GEIE – BDPA-SCETAGRI-SECA-CIRAD forêt.
- Brummitt RK. & Powell CE. 1992. Authors plant names: A list of authors of scientific names of plants with recommended standard forms of their names including abbreviations. Kew, Royal Botanic Gardens.
- Calvert JJ. 1985. Food selection by western gorillas (*G. g. gorilla*) in relation to food chemistry. *Oecologia* 65, 236-246.
- CARPE 2006. Zone trinitat Sangha + ZONE Lac Tele – Tumba. Central Africa Regional Program for the Environment, USAID, USA.
- Carroll RW. 1997 Feeding ecology of lowland gorillas (*Gorilla gorilla gorilla*) in the Dzanga-Sangha Dense Forest Reserve of the Central African Republic. *Unpublished PhD thesis*, New Haven, Connecticut, Yale University.
- Catinot R. 1984. Appui à la Sodefor pour l'implantation d'un programme de protection contre les incendies de forêts. FAO, Rome.
- Censier C. 1993. Dynamique sédimentaire de la charge de fond sableuse du cours moyen et inférieur de la Sangha (République du Congo). *Grands Bassins Fluviaux* 22-24, Paris, 229-238
- Censier C. & Lang J. 1999. Sedimentary processes in the Carnot Formation (Central African Republic) related to the palaeogeographic framework of Central Africa. *Sedimentary Geology* 127, 47-64
- Censier C., Pouyaud B., Laraque A. & Maziezoula B. 1993. Analyse sédimentologique de la charge de fond sableuse de la Likouala aux Herbes (République du Congo) : Mise en évidence d'une dérive occidentale du cours inférieur de la Sangha. In : *Colloque Grands Bassins Fluviaux Péri Atlantiques : Congo, Niger, Amazone*, ORSTOM, Paris, 45-48

Censier C. & Tourenq J. 1986. Mise en évidence d'une extension occidentale des grès de Carnot (République Centrafricaine) par analyses sédimentologiques comparées de gisements alluvionnaires diamantifères. *Géodynamique* **1**(1), 21-32

Cerisier F. 2009. Etude écologique et archéologique sur l'origine des peuplements de *Pericopsis elata* (Harms) Meeuwen (Assamela) des forêts semi-sempervirentes du sud-est du Cameroun. *Mémoire de fin d'études*, Faculté Universitaire des Sciences Agronomiques de Gembloux.

Chase JM. & Leibold MA. 2003. *Ecological niches: Linking classical and contemporary approaches*. University of Chicago Press, Illinois, USA.

Chesson P. 2000. Mechanisms of Maintenance of Species Diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* **31**, 343-358

Clark JS. & Patterson WAI. 1997. Background and local charcoal in sediments: scales of fire evidence in the paleorecord. In JS. Clark, H. Cachier, JG. Goldammer & B. Stocks (eds). *Sediment Records of Biomass Burning and Global Change*. Springer, Berlin, 23-48

Clist B. 1999. Traces de très anciennes occupations humaines de la forêt tropicale au Gabon. In K. Biesbrouck, S. Elders & G. Rossel (eds) *Central african hunter-gatherers in a multidisciplinary perspective: Challenging ellusiveness*. CNWS, University of Leiden, 75-88

Clist B. 2006a. Coexistences matérielles entre 6000 et 20 cal. BC en Afrique centrale : une mosaïque culturelle. In L. Astruc, F. Bon ; V. Lea, PY. Milcent & S. Phillibert (eds). *Normes techniques et pratiques sociales. De la simplicité des outillages pré- et protohistoriques*, XXVIe rencontres internationales d'archéologie et d'histoire d'Antibes, Editions APDCA, Antibes, 377-383

Clist B. 2006b. Mais où sont taillées nos pierres en Afrique Centrale entre 7.000 et 2.000 bp? In: HP. Wotzka (ed). *Grundllegungen: Beiträge zur europäischen und africanischen Archäologie für Manfred KH. Eggert*. Francke Attempto Verlag, Tübingen, 291-302

Coche AG. & Laughlin T. 1985. Soil and freshwater fish culture. Simple methods for aquaculture. *FAO Training Series 6*: FAO, Rome.

Colinet G. 2008. TROPDIV Analyse intégrée des facteurs déterministes et stochastiques responsables de la biodiversité inter et intra spécifique des forêts tropicales. Facteurs édaphiques. *Rapport provisoire*. Laboratoire de géopédologie, FSAGx, Gembloux, Belgique.

Colwell RK. 2006. EstimateS : Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 8. URL : <purl.oclc.org/estimates>.

Colwell RK. & Coddington JA. 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* **345**, 101-118

Colyn M., Gauthier-Hion A. & Verheyen W. 1991. A re-appraisal of palaeoenvironmental history in Central Africa: evidence of a major fluvial refuge in the Zaire basin. *Journal of Biogeography* **18**, 403-407

Connell JH. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* **199**, 1302-1310

Connell JH. 1979. Intermediate-disturbance hypothesis. *Science* **204**, 1345-1345

Dadet P. 1969. Notice explicative de la carte géologique de la République du Congo, au 1/500.000^{ème}. Mémoire BRGM 70.

Dansereau P. & Lems K. 1957. *The grading of dispersal types in plant communities and their ecological significance*. Institut botanique de l'Université de Montréal.

Davies RG., Eggleton P., Jones DT., Gathorne-Hardy FJ. & Hernández LM. 2003. Evolution of termite functional diversity: analysis and synthesis of local ecological and regional influences on local species richness. *Journal of Biogeography* **30**, 847-877

- de Foresta H. 1990. Origine et évolution des savanes intramayombiennes (R.P. du Congo). II. Apports de la botanique forestière. In R. Lanfranchi & D. Schwartz (eds). ORSTOM, Paris, 326-335
- Delecour F. & Kindermans M. 1980. *Manuel de description des sols*. Service de la Science du Sol, Faculté Universitaire des Sciences Agronomiques de Gembloux, Belgique.
- de Maret P. 1985. Le contexte archéologique de l'expansion Bantu en Afrique centrale. In : T. Obenga (ed). Les peuples Bantu, migrations, expansion et identité culturelle, Actes du Colloque International Libreville, L'Harmattan, Paris, Tome 1, 118-138
- de Maret P. 2003. Synthèse des données archéologiques récentes sur l'Afrique centrale forestière : des mosaïques dans la quatrième dimension. In A. Froment & J. Guffroy (eds). *Peuplements anciens et actuels des forêts tropicales*, Actes du séminaire Orléans, IRD, Paris, 169-179
- de Namur C. 1990. Aperçu sur la végétation de l'Afrique centrale atlantique. In R. Lanfranchi & D. Schwartz (eds). *Paysages quaternaires de l'Afrique centrale atlantique*. ORSTOM, Paris, 60-67
- Denslow JS. 1987. Tropical Rainforest Gaps and Tree Species Diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* **18**, 431-451
- de Saint-Aubin G. 1948. Reconnaissance de la forêt de la Sangha. *Rapport annuel des services forestiers*.
- De Wasseige C., De Marcken P., Bayol N., Hiol Hiol F., Mayaux P., Desclée B., Billand A. & Nasi R. 2012. *The forests of the Congo Basin: State of the forest 2010*. Office of the European Union, Luxembourg.
- Dhetchuvi MM. 1993. Biologie et usage de quelques espèces de Marantaceae au Zaïre. *Belg. Journ. Bot.* **126** (2), 209-216
- Dhetchuvi MM. 1994. Rapport de la deuxième mission d'étude sur la régénération des zones perturbées : cas de la forêt des abeilles aux environs de Makandé (Gabon). *Rapport interne*, Université Libre de Bruxelles, 5p.
- Doucet JL. 2003a. L'alliance délicate de la gestion forestière et de la biodiversité dans les forêts du centre du Gabon. *Unpublished PhD Thesis*, Faculté Universitaire des Sciences Agronomiques de Gembloux.
- Doucet JL. 2003b. *Programme d'intervention pour les études complémentaires en dynamique forestière et régénération naturelle dans les UFA de la CIB (République du Congo)*. Nature +/FUSAGx.
- Doucet JL., Kouadio YL., Monticelli D. & Lejeune P. 2009. Enrichment of logging gaps with moabi (*Baillonella toxisperma* Pierre) in a Central African rain forest. *Forest Ecology and Management* **258**, 2407-2415
- Dounias E. 1995. Comment les Pygmies du Sud Cameroun forestier modèlent la forêt à l'usage de leur vie nomade. *Le Flamboyant* **36**, 28-30
- Dounias E. 2003. L'exploitation méconnue d'une ressource connue : la collecte des larves comestibles de charançons dans les palmiers-raphia au sud du Cameroun. In E. Motte-Florac & JMC. Thomas (eds). Les insectes dans la tradition orale - insects in oral literature and traditions, SELAF 407. Peeters, Paris-Louvain, 257-278
- Dowsett-Lemaire F. 1996. Composition et évolution de la végétation forestière au Parc National d'Odzala, Congo. *Bull. Jard. Bot. Nat. Belg.* **65**, 253-285
- Dufrêne M. & Legendre P. 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs* **67**, 345-366
- Duivenvoorden JF., Svenning JC. & Wright SJ. 2002. Beta diversity in tropical forests. *Science* **295**, 636-637
- Dupuy B. 1998. *Bases pour une sylviculture en forêt dense humide africaine*. Série Forafri 1998, document 4. CIRAD-Forêt, Montpellier.
- Eggert MKH. 1987. Imbonga and Batalimo: ceramic evidence for early settlement of the equatorial rain forest. *The African Archaeological Review* **5**, 129-145

- Eggert MKH. 1992. The Central African rain forest: historical speculation and archaeological facts. *World Archaeology* **24**(1), 1-24
- Eggert MKH., Höhn A., Kahlheber S, Meister C., Neumann K. & Schweizer A. 2006. Pits, graves and grains: archaeological and archaeobotanical research in southern Cameroon. *Journal of African Archaeology* **4**, 273-298
- Eggert MKH. & Kanimba M. 1987. Recherches archéologiques et ethnographiques dans la Région de l'Equateur (Zaire), de la Cuvette, de la Sangha et de la Likouala (Congo) : rapport préliminaire. *Annales Aequatoria* **8**, 481-487
- Eidt RC. 1977. Detection and examination of anthrosols by phosphate analysis. *Science* **197**, 1327-1333
- Elenga H., Schwartz D. & Vincens. A. 1992. Changements climatiques et action anthropique sur le littoral congolais au cours de l'Holocène. *Bulletin de la Société Géologique de France* **163**, 83-90
- Elkan P. & Clark C. 2004. *Recommandations pour la protection et la gestion des clairières dans les concessions au Nord Congo*. Polytechna, Prague.
- Emphoux JP. 1982. Archéologie du Sud de la République Populaire du Congo. *Unpublished PhD Thesis*, 3^{ème} cycle en préhistoire, Université de Paris I.
- Ergo AB. 1997. Nouvelle évidence de l'origine africaine de l'*Elaeis guineensis* Jacq. par la découverte de graines fossiles en Uganda. *Annales de Gembloux* **102**, 191-201
- Evrard C. 1968. Recherche écologique sur le peuplement forestier des sols hydromorphes de la Cuvette centrale congolaise. *Publ. INEAC*, série scientifique **110**, INEAC, Bruxelles.
- Eyi Ndong HC. 2009. Etude des champignons de la forêt dense humide consommés par les populations du nord du Gabon. *Unpublished PhD thesis*, Free University of Brussel.
- Fayolle A., Engelbrecht B., Freycon V., Mortier F., Swaine M., Réjou-Méchain M., Doucet JL., Fauvet N., Cornu G. & Gourlet-Fleury S. 2012. Geological Substrates Shape Tree Species and Trait Distributions in African Moist Forests. *Plos One* **7**(8), 1-10
- Fay JM. 1997. The ecology, social organization, populations, habitat and history of the western lowland gorilla (*Gorilla gorilla gorilla* Savage and Wyman 1847). *Unpublished PhD thesis*. University of Washington.
- Flore du Gabon (1961-1992) Vols. 1-33. Paris, Muséum National d'Histoire Naturelle.
- Flore du Congo belge et Ruanda-Urundi (1948-1963) Spermatophytes. Vols. 1-10. Bruxelles, INEAC.
- Fontaine B., Janicot S. & Moron V. 1995. Rainfall anomaly patterns and wind field signals over West Africa in August (1958-1989). *J Climate* **8**. 1503-1510
- Forni E. 1997. Type de forêts dans l'Est du Cameroun et étude de la structure diamétrique de quelques essences. *Mémoire de DEA*, Faculté Universitaire des Sciences Agronomiques de Gembloux.
- Fortin P. 1996. *Méthode de datation par le carbone 14*. Centre de Datation par le Radiocarbone, Université Claude Bernard Lyon 1, villeurbanne. www.carbon14.univ-lyon1.fr/
- FSC 1996. FSC International Standard – FSC Principles and Criteria for Forest Stewardship. www.fsc.org
- Gami N. 2002. Instrumentalisation du concept ethnique par l'homme politique Congolais. Conflits ethno-politiques, guerres civiles à répétition... Situation en 2000, 2001 et perspectives d'avenir, projet Forafri, Libreville.
- Gauch HG. Jr. 1982. *Multivariate Analysis in Community Structure*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Gentry AH., 1988. Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **75**, 1-34
- Gérard P. 1959. Etude écologique de la forêt à *Gilbertiodendron dewevrei* aux Uélés. *Unpublished PhD Thesis*, Faculté Universitaire des Sciences Agronomiques de Gembloux.

- Gérard P. 1960. Etude écologique de la forêt à *Gilbertiodendron dewevrei* dans la région de l'Uele. *Publ. INEAC*, série scientifique **67**, INEAC, Bruxelles.
- Gibert G. 1975. Limbali. *Bois et Forêts des Tropiques*, **164**, 49-62
- Gibert G. 1984. La masse forestière congolaise – Son implantation, ses divers faciès. *Bois et Forêts des Tropiques* **204**, 3-19
- Gillet JF. 2000. Etude de l'écologie de deux Rubiaceae exploitées par la société forestière gabonaise S.H.M. : *Hallea ciliata* Aubr. & Pellegr. (le bahia) et *Nauclea diderrichii* (De Wild.) Merr. (le bilinga) pour une gestion plus appropriée. *Rapport de stage*. «Projet pilote de recherche appliquée et d'assistance technique aux exploitants forestiers dans le cadre de la gestion durable des forêts d'Afrique Centrale» Neda WW113427. WWF/FUSAGx.
- Gillet JF. 2002. Etude des zones humides en forêt tropicale gabonaise, impact de l'homme et valorisation. Le cas d'une société forestière : la SHM. *Mémoire de fin d'études*, Institut Supérieur Industriel de Huy.
- Gillet JF. 2004. Dynamique forestière et régénération naturelle en essences commerciales et espèces concurrentes au sein des formations végétales à Marantaceae intactes et exploitées - Programme d'intervention sylvicole de l'ayous *Triplochiton scleroxylon* K.Schum. (Sterculiaceae). *Rapport interne*. Congolaise Industrielle des Bois/Office Allemand de la Coopération Technique/Nature +.
- Gillet JF. 2006. Formations végétales, régénération et impact de l'exploitation forestière en forêt mixte de terre ferme au nord de la République du Congo. Le cas d'une société forestière : La Congolaise Industrielle des Bois (CIB). *Mémoire de DEA*, Faculté Universitaire des Sciences Agronomiques de Gembloux.
- Gillet JF. 2007. Protocole n°2 : Conception et application d'une technique d'enrichissement dans les forêts dégradées. *Rapport interne*. CIB & FFEM, Pokola, République du Congo.
- Gillet JF. 2012. Paleofires. *CoForChange Newsletter* **6**, 24
- Gillet JF. & Doucet JL. 2012. A commented checklist of woody plants in the Northern Republic of Congo. *Plant Ecology and Evolution* **145**(2), 258-271
- Gillet JF. & Doucet JL. 2013. The abundance of charcoal fragments emphasizes the assumption of huge palaeofires in the mixed moist semi-evergreen rainforest of the Northern Republic of Congo. In F. Damblon (ed.), Proceedings of the Fourth International Meeting of Anthracology, *Archaeopress BAR International Series* **2486**, 113-120
- Gillet JF., Doucet JL., Boubady AG. & Ntchandi-Otimbo PA. 2003. Evaluation des zones d'intérêt biologique et délimitation de la série de conservation – Compagnie des Bois du Gabon CBG, UFA Mayumba. *Rapport interne*, Nature +/TWE, Gembloux.
- Gillet JF, Ngalouo B. & Missamba-Lola AP. 2008. *Rapport d'Analyse – Volet dynamique forestière*. CIB/FFEM/Nature +, Pokola, République du Congo.
- Gloriod G. 1974. La forêt de l'Est du Gabon. *Bois et Forêts des Tropiques* **155**, 35-57
- Greig-Smith P. 1983. *Quantitative Plant Ecology*. Third Edition. Studies in Ecology, volume 9. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Groulez J. & Wood PJ. 1984. *Terminalia superba – monographie*. CTFT & Commonwealth Forestry Institute of Oxford.
- Gruslin D. 2009. L'origine des forêts au Nord de la République du Congo : une contribution archéopédologique. *Mémoire de fin d'études*, Faculté Universitaire des Sciences Agronomiques de Gembloux.
- Guillaumet JL. 1967. Recherches sur la flore et la végétation du Bas-Cavally (Côte-d'Ivoire), Orstom, Paris.
- Guillaumet JL. 1998. Migration et transport de plantes : Histoire et botanique. In Karthala et Cra (eds.). *Plantes et paysages d'Afrique – Une histoire à explorer*, **1**. Centre de Recherches Africaines, Paris, 31-44

- Guillot B. 1982. Rendements de la cacaoculture et formations végétales – Essais d'écologie pratique des forêts de la Sangha (Congo) et du Sud-Est du Cameroun. *Cah. Orstom, sér. Sci. Hum.* **18**, 63-106
- Hall JB. & Swaine MD. 1981. Distribution and ecology of vascular plants in a tropical rain forest: forest vegetation in Ghana. The Hague, Boston, London, Junk.
- Hardin R., Rupp S. & Eves HE. 1998. Introduction. In H. Eves, R. Hardin & S. Rupp (eds.). *Resource Use in the Tri-National Sangha River Region of Equatorial Africa: Histories, Knowledge Forms, and Institutions*. Bulletin 102, Yale University, 9-32
- Harris DJ. 2002. The vascular plants of the Dzanga-Sangha Reserve, Central African Republic. *Scripta Botanica Belgica* **23**, 1-274
- Hart, TB. 1985. The ecology of a single-species-dominant forest and of a mixed forest in Zaire, Africa. *Unpublished Ph.D thesis*, Michigan State University, East Lansing.
- Hart TB. 1995. Seed, seedling, and sub-canopy survival in monodominant and mixed forests of the Ituri Forest, Africa. *J. Trop. Ecol.* **11**, 443-459
- Hart TB., Hart JA. & Murphy PG. 1989. Monodominant and species-rich forests of the humid tropics : Causes for their co-occurrence. *The American Naturalist* **133** (5), 613-633
- Hart TB., Dechamps R., Fournier M. & Ataholo M. 1996. Changes in forest composition over the last 4000 years in the Ituri Basin, Zaire. In L.J.G. van der Maesen, XM. van der Burgt & JM. van Medenbach de Rooy (eds.). *The biodiversity of African plants. Proceedings XIVth AETFAT Congress*. Kluwer Academic, Dordrecht, The Netherlands, 545-563.
- Hauman L., Cronquist A., Léonard J., Schubert B., Duvigneaud P. & Dewit J. 1954. Papilionaceae (deuxième partie). Flore du Congo belge et du Ruanda-Urundi. Spermatophytes. vol. **5**. Institut National pour l'Étude Agronomique du Congo belge, Bruxelles.
- Hawthorne WD. 1994. *Fire Damage and forest regeneration in Ghana*. ODA. Forestry series 4, Natural Resources Institute, UK, 53 p.
- Hawthorne WD. 1995. Ecological profiles of ghanaiian forest trees. Tropical Forestry Papers 29, University of Oxford.
- Hecketsweiller P., Doumenge C. & Mokoko Ikonga J. 1991. *Le Parc National d'Odzala, Congo*. Union Mondiale pour la Nature, Programme de Conservation des Forêts.
- Höhn A. 2008. Archaeological charcoal from the african rain forest meeting the challenge. In F. Damblon & M. Court-Picon (eds.), *4th International Meeting of Anthracology*, **77**. Brussels, Royal Belgian Institute of Natural Sciences.
- Hubbell SP. 2001. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton Monographs in Population Biology. Princeton University Press, New Jersey.
- Hunter ML. & Gibbs JP. 2007. *Fundamentals of Conservation Biology*. (Third Edition), Blackwell Publishing, Massachusetts.
- Huntington TG. 2006. Available water capacity and soil organic matter. In R. Lal (ed), *Encyclopedia of soil science, volume 1*, 139-143
- Hutchinson G. 1961. The paradox of the plankton. *The American Naturalist* **95**, 137-145
- IGN 1963. Carte d'Afrique Centrale au 1/200 000, République du Congo. & Institut Géographique National, Paris.
- IGN 1993. Congo - Carte générale au 1 : 1 000 000. CERGEC & Institut Géographique National, Paris.
- Jaguar 2006. Les atlas de l'Afrique - Congo. In JA (ed.), Paris.

- John R., Dalling JW., Harms KE., Yavitt JB., Stallard RF., Mirabello M., Hubbell SP., Valencia R., Navarrete H., Vallejo M. & Foster RB. 2007. Soil nutrients influence spatial distributions of tropical tree species. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **104**(3), 864-869
- Jolyet A. 1916. *Traité pratique de Sylviculture* J-B. Baillière et fils, Paris.
- Jones EW. 1955. Ecological studies of the rain forest of southern Nigeria IV. The plateau forest of the Okomu Forest Reserve, part 1. The environment, the vegetation types of the forest and the horizontal distribution of species. *J. Ecol.* **43**, 564-594
- Jouquet P., Mamou L., Lepage M. & Velde B. 2002. Effect of termites on clay minerals in tropical soils : fungus-growing termites as weathering agents. *European Journ. of Soil Science* **53**, 521-527
- Katz E. 1998. Plantes américaines au Sud Congo. In Karthala & Cra (eds.). *Plantes et paysages d'Afrique - Une histoire à explorer*, **10**. Centre de Recherches Africaines, Paris, 283-315
- Kent M. & Cocker P. 1992. *Vegetation description and analysis; a practical approach*, 1st edn. Belhaven, London.
- Koechlin J. 1964. Scitaminales : Musacées, Strélitziacées, Zingiberacées, Cannacées, Marantaceae. *Flore du Gabon*, **9**. Museum National d'Histoire Naturelle, Paris.
- Kouadio YL. 2009. Mesures sylvicoles en vue d'améliorer la gestion des populations d'essences forestières commerciales de l'Est du Cameroun. *Unpublished PhD thesis*, Faculté Universitaire des Sciences Agronomiques de Gembloux.
- Kouka LA. 2000. Recherches sur la flore, la structure et la dynamique des forêts du Parc National d'Odzala (Congo-Brazzaville). *Unpublished PhD thesis*, Université libre de Bruxelles.
- Kraft NJB., Valencia R. & Ackerly DD. 2008. Functional traits and niche-based tree community assembly in an Amazonian forest. *Science* **322**, 580-582
- Lamb D. 1990. *Exploiting the tropical Rain Forest*. M.A.B./UNESCO, Book Series.
- Lanfranchi R., Ndanga J. & Zana H. 1998. New carbon 14C datings of iron metallurgy in the central African dense forest. In Eves *et al.* (eds.), *Resource use in the Trinational Sangha river region of Equatorial Africa: histories, knowledge forms, and institutions*, Yale School of Forestry & Environmental Studies, New Haven **102**, 41-50
- Lanfranchi R. & Schwartz D. 1991. Les remaniements de sols pendant le Quaternaire supérieur au Congo – Evolution des paysages dans la région de la Sangha. *Cah. ORSTOM, sér. Pédol.* **26**, 11-24
- Laporte N. & Lin T. 2004. *Utilisation de la télédétection pour le développement des plans d'aménagement et le suivi de l'exploitation forestière au Nord Congo*. Woods Hole Research Center/WCS/CIB.
- Laraque A., Mahé G., Orange D. & Marieu B. 2001. Spatiotemporal variations in hydrological regimes within Central Africa during XXth Century. *J. Hydrol.* **245**, 104–117.
- Laraque A., Pouyaud B., Chaffaut I., Moutsambote JM., Maziezoula B., Censier C., Albouy Y., Elenga H., Etcheber H., Delaune M., Sondag F. & Gasse F. 1997. Reconnaissance scientifique du lac Télé (Nord-Congo) – Premiers résultats et interprétations. C.R. Acad. Sci. Paris, *Sciences de la terre et des planètes* **325**, 49-56
- Lebrun J. & Gilbert G. 1954. Une classification écologique des forêts du Congo. *Publication INEAC série scientifique* **63**, INEAC, Bruxelles.
- Lejju BJ, Robertshaw P. et Taylor D. 2006. Africa's earliest bananas ? *Journ. of Archaeological Science* **33**(1), 102-113
- Lejoly J. 1993. *Méthodologie pour les inventaires forestiers (partie flore et végétation)*. AGRECO-CTFT, Bruxelles.
- Lejoly J. 1996. *Biodiversité végétale dans le Parc National d'Odzala (Congo)*. Projet ECOFAC-Composante Congo AGRECO-CTFT, ULB, Bruxelles.

- Léonard J. 1947. Contribution à l'étude des formations ripicoles arbustives et arborescentes de la région d'Eala. *Publ. INEAC (hors série)*, C.R. Semaine Agric. Yangambi. 863-877
- Léonard J. & Mullenders W. 1950. *Clef pratique des Marantacées Congolaises*. *Bull. Soc. Roy. Bota. Belg.* **83**
- Le Ray J. 1962. La mise en valeur des forêts du Nord Congo. *Bois et Forêts des Tropiques* **84**, 27-44
- Le Testu G. 1938. Note sur la végétation dans le bassin de la Nyanga et de la Ngounie au Gabon. *Mem. Soc. Linn. Normandie, Nvelle série, Botanique* **1**, 83-108.
- Letouzey R. 1957. La forêt à *Lophira alata* de la zone littorale camerounaise. *Bois et Forêts des Tropiques* **53**, 9-20
- Letouzey R. 1968. *Etude phytogéographique du Cameroun*. Ed. Paul Lechevalier, Paris.
- Letouzey R. 1983. Manuel de botanique forestière – Afrique Tropicale, 3 tomes, CTFT, Nogent-sur-Marne.
- Letouzey R. & White F. 1978. Chrysobalanaceae et Scytometalaceae. *Flore du Gabon* **24**, Museum d'Histoire Naturelle, Paris.
- Lévêque A. 1966. Etude des principaux critères de la classification des sols ferrallitiques de Guyane française. *Cahiers ORSTOM, Série pédologique* **4**(4), 61-74
- Lewis J. 2002. Forest hunter-gatherers and their word : A study of the Mbendjele Yaka Pygmies of Congo-Brazzaville and their secular and religious activities and representations. *Unpublished PhD thesis*, University of London.
- Linder HP. 2001. Plant diversity and endemism in sub-Saharan tropical Africa. *Journal of Biogeography* **28**, 169-182
- Livingstone Smith A. 2007. Histoire du décor à la roulette en Afrique subsaharienne. *Journal of African Archaeology* **5** (2), 189-216
- Lopes J., Jennings SB. & Matni NM. 2008. Planting mahogany in canopy gaps created by commercial harvesting. *Forest Ecology and Management* **255**, 300-307
- Lubini A. 1985. La forêt marécageuse à *Mitragyna stipulosa* et *Pycnanthus marchalianus* dans la région de Kisangani (Haut-Zaïre). *Bull. Jard. Bot. Nat. Belg.* **55**, 393-420
- Lubini A. 1986. Végétation adventice et postculturale de Kisangani et de la Tshopo (Haut-Zaïre). *Bull. Jard. Bot. Nat. Belg.* **56**, 315-348.
- Lubini A. & Mandango A. 1981. Etude phytosociologique et écologique des forêts à *Uapaca guineensis* dans le nord-est du district forestier central (Zaïre). *Bull. Jard. Bot. Nat. Belg.* **51**, 231-254
- Lubini A. & Kusehuluka K. 1991. La forêt ombrophile semi-sempervirente à *Celtis mildbraedii* et *Gambeya lacourtiana* dans la région de Kikwit (Zaïre). *Bull. Jard. Bot. Nat. Belg.* **61**, 305-334
- MacGregor WD. 1937. Forest types and succession in Nigeria. *Emp. Forestry Journal* **16**, 234-242
- Maisels F. 1996. Synthesis of information concerning the Parc National d'Odzala, Congo. Projet ECOFAC Composante Congo.
- Malaisse F. 1997. Se nourrir en forêt claire africaine - Approche écologique et nutritionnelle. CTA & Presses Agronomiques de Gembloux, Belgique.
- Maley J. 1987. Fragmentation de la forêt dense humide africaine et extension des biotopes montagnards au quaternaire récent : nouvelles données polliniques et chronologiques. Implications paléoclimatiques et biogéographiques. *Palaeography of Africa and the surrounding islands* **18**, 307-334
- Maley J. 1990. L'histoire récente de la forêt dense humide africaine : essai sur le dynamisme de quelques formations forestières. In R. Lanfranchi & D. Schwartz (eds). *Paysages quaternaires de l'Afrique centrale atlantique*. ORSTOM, Paris, 367-389

- Maley J. 2002. A catastrophic destruction of African forests about 2,500 years ago still exerts a major influence on present vegetation formations. *Bulletin Inst. Development Studies* **33**, 13-30
- Maley J. 2003. Synthèse sur l'histoire de la végétation et du climat en Afrique central au cours du Quaternaire récent. In A. Froment & J. Guffroy (eds.). *Peuplements anciens et actuels des forêts tropicales : actes du séminaire-atelier*. Paris, IRD, 53-75
- Maley J. & Brenac P. 1998. Vegetation dynamics, palaeoenvironments and climatic changes in the forests of western Cameroon during the last 28,000 years B.P. *Review of Palaeobotany and Palynology* **99**, 157-187
- Maley J. & Chepstow-Lusty A. 2001. *Elaeis guineensis* Jacq. (oil palm) fluctuations in central Africa during the late Holocene; climate or human driving forces for this pioneering species ? *Vegetation History and Archaeobotany* **10**, 117-120
- Maley J. & Willis K. 2010. *Did a savanna corridor cross the forests of central Africa 2500 years ago ?* www.coforchange.eu/
- Mampouya M. 2001. *Communication Nationale Initiale*. République du Congo – Brazzaville. Projet PRC 98/G31 Habilitation du Congo et Inventaire des Gaz à Effet de Serre.
- Mavar-Manga H., Lejoly J., Quetin-Leclercq J. & Schmelzer GH. 2007. *Alchornea cordifolia* (Schumach. & Thonn.) Müll.Arg. [Internet] Fiche de Protabase. In GH. Schmelzer & A. Gurib-Fakim (eds.). PROTA (Plant Resources of Tropical Africa / Ressources végétales de l'Afrique tropicale), Wageningen, Pays Bas. <<http://database.prota.org/recherche.htm>>. Visité le 25 octobre 2011.
- Mayr E. & O'Hara R. 1986. The biogeographic evidence supporting the Pleistocene forest refuge hypothesis. *Evolution* **40**(1), 55-67
- Mbida Mindzie C., Doutrelepont H., Vrydaghs L., Swennen RL., Swennen RJ., Beeckman H., de Langhe E. & de Maret P. 2001 First archaeological evidence of banana cultivation in central Africa during the third millennium before present. *Vegetation History and Archaeobotany* **10**, 1-6
- MEFE 2006. *Programme d'action national de lutte contre la désertification*. Convention des Nations Unies sur la Lutte contre la Désertification. Ministère des Eaux, des Forêts et de l'Environnement, Brazzaville.
- Meister C. & Eggert MKH. 2008. On the Early Iron Age in Southern Cameroon: the sites of Akonétye. *Journal of African Archaeology* **6**(2), 183-202
- Mensbrug G. (de La), 1962. La lutte contre les feux de brousse. *Rapport interne*. CTFT, Abidjan.
- Meoli M. 2005. Impact de l'exploitation sur l'écosystème forestier dans les concessions de la Congolaise Industrielle des Bois (CIB). *Rapport de stage*. Laboratoire de gestion des écosystèmes, Ecole Polytechnique Fédérale de Lausanne.
- Miezan KKA. 1993. Etude de la régénération naturelle en forêt semi-décidue de Téné. Côte d'Ivoire. *Rapport interne*, ENSA/IDEFOR.
- Mildbraed J. 1922. Wissenschaftliche Ergebnisse der Zweiten Deutschen Zentral - Afrika – Expedition 1910 - 1911 unter der Führung Adol Friedrichs, Herzogs zu Mecklenburg. Band II. Botanik. Leipzig.
- Monnier Y. 1990. La poussière et la cendre. Paysages, dynamique des formations végétales et stratégies des sociétés en Afrique de l'Ouest. Paris, France, Ministère de la Coopération.
- Morin-Rivat J. 2012. Anthracology: past disturbances and vegetation evolution. *CoForChange Newsletter* **6**, 2
- Morley RJ. *Origin and Evolution of Tropical Rain Forests*. John Wiley & Sons, Chichester.
- Motte E. 1980. Les plantes chez les pygmées Aka et les Monzombo de la Lobaye (Centrafrique) : Contribution à une étude ethnobotanique comparative chez des chasseurs-cueilleurs ... dans un même milieu végétal (Etudes pygmées). SELAF - AGECOP, Paris.
- Mountanda A., Ombi A., Taty P. & Kaya JAP. 2005. Les unités pilotes de reboisement et d'agroforesterie : nouvelle approche de gestion durable des forêts congolaises. *Bois et Forêts des Tropiques* **285**(3), 25-34

- Mullenders W. 1954. La végétation de Kaniama (entre Lubishi-Lubilash, Congo Belge), Publication de l'INEAC.
- Neumann K., Bostoen K., Höhn A., Kahlheber S., Ngomanda A. & Tchiengué B. 2012. First farmers in the Central African rainforest: A view from southern Cameroon. *Quaternary International* **249**, 53-62
- Ndjele M. 1988. Principales distributions obtenues par l'analyse factorielle des éléments phytogéographiques présumés endémiques dans la flore du Zaïre. *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden* **25**, 631-638
- N'gasse G. 1998. La chenille *Imbrasia oyemensis* (Mboyoy) un des produits secondaires de la forêt de Ngotto apprécié par les Centrafricains. In *Séminaire FORAFRI*, Libreville, Gabon.
- Nguenang GM., Nkongmeneck BA., Gillet JF., Vermeulen C., Dupain J. & Doucet JL. 2011. Etat actuel de la secondarisation de la forêt en périphérie nord de la Réserve de biosphère du Dja (Sud-est Cameroun): influences des facteurs anthropiques passés et des éléphants. *Int. J. Biol. Chem. Sci*
- Ngomanda A., Neumann K., Schweizer A. & Maley J. 2009. Seasonality change and the third millennium BP rainforest crisis in southern Cameroon (Central Africa). *Quaternary Research* **71**(3), 307-318
- Nicholson SE. 2001. Climatic and environmental change in Africa during the last two centuries. *Clim. Res.* **17**, 123-144
- Nkeoua G., Mingui JM. & Bantsimba J. 1995. Congo : Rapport de pays pour la conférence technique internationale de la FAO sur les ressources phytogénétiques (Leipzig, 1996). Brazzaville.
- Nketiah T., Newton AC & Leakey RRB. 1998. Vegetative propagation of *Triplochiton scleroxylon* K. Schum in Ghana. *Forest Ecology and Management* **105**, 99-105
- Ofori DA. 2007. *Milicia excelsa* (Welw.) C.C.Berg. [Internet] Fiche de Protabase. Louppe, D., Oteng-Amoako, A.A. & Brink, M. (Eds). PROTA (Plant Resources of Tropical Africa / Ressources végétales de l'Afrique tropicale), Wageningen, Pays Bas. <<http://database.prota.org/recherche.htm>>. Visité le 14 août 2008.
- Oldeman RAA. & Van Dijk J. 1991. Diagnosis of the temperament of rain forest tree. In Gomez-Pompa A., Whitmore TC., Hadley M. (eds.), *Rain forest regeneration and management*, Paris, MAB, UNESCO, 21-65
- Onguene Awana N. 1998. Abondance et distribution des associations mycorhiziennes en forêt tropicale humide du sud Cameroun. In *Séminaire FORAFRI*, Libreville.
- Oslisly R. 1992. Préhistoire de la moyenne vallée de l'Ogooué (Gabon). *Unpublished PhD thesis*. Université Paris I.
- Oslisly R. 1995. The middle Ogooué valley: cultural changes and palaeoclimatic implications of the last four millennia. *Azonia* **24-25**, 324-331
- Oslisly R. 1998. L'influence de l'homme sur son milieu naturel: préhistoire et environnement à la Lopé, au Gabon. *Canopée* **11**, 10-11
- Oslisly R. 2001. The history of human settlement in the Middle Ogooué Valley (Gabon): implications for the environment. In W. Weber *et al.* (eds), *African rain forest ecology and conservation*.
- Oslisly R. & Peyrot B. 1992. Un gisement du paléolithique inférieur: la haute terrasse d'Elarmekora-Moyenne vallée de l'Ogooué (Gabon). Problèmes chronologiques et paléographiques. *Comptes rendus de l'Académie des Sciences de Paris, Série II* **414**, 309-312.
- Palla F. & Louppe D. 2002. Obeché. FORAFRI, CIFOR et CIRAD, Montpellier, France.
- Palla F., Louppe D. & Forni E. 2002a. Sapelli. FORAFRI/CIFOR/CIRAD, Montpellier, France.
- Paget D. & Desmet O. 2003. Inventaire des ressources forestières de l'Unité Forestière d'Aménagement de Pokola (Congo). GTZ et TWE, Congolaise Industrielle des Bois. *Rapport interne*, Pokola, République du Congo.

- Paget D. & Desmet O. 2004. Inventaire des ressources forestières de l'Unité Forestière d'Aménagement de Kabo (Congo). GTZ/TWE/Congolaise Industrielle des Bois. *Rapport interne*, Pokola, République du Congo.
- Paget D. & Desmet O. 2006. *Plan d'Aménagement de l'Unité Forestière d'Aménagement de Kabo (2005-2034)*. Congolaise Industrielle des Bois, Pokola, République du Congo.
- Park A., Justiniano MJ. & Fredericksen TS. 2005. Natural regeneration and environmental relationships of tree species in logging gaps in Bolivian tropical forest. *Forest Ecology and Management* **217**, 147-157
- Parmentier I., Malhi Y., Senterre B. et al. 2007. The odd man out? Might climate explain the lower tree α -diversity of African rain forests relative to Amazonian rain forests? *J. Ecol.* **95**, 1058-1071
- Paz-Rivera C. & Putz FE. 2009. Anthropogenic Soils and Tree Distributions in a Lowland Forest in Bolivia. *Biotropica* **41**(6), 665-675
- Plana V. 2004. Mechanisms and tempo of evolution in the African Guineo-Congolian rainforest. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* **359**, 1585-1594
- Pitman NCA., Terborgh JW., Silman MR, Percy Núñez V, Neill DA., Cerón CE., Palacios WA., & Aulestia M. 2001. Dominance and distribution of tree species in upper Amazonia terra firme forests. *Ecology* **82**, 2101-2117
- Porteres R. 1962. Berceux agricoles primaires sur le continent africain. *The Journal of African History* **3**(2), 195-210
- PROTA (Plant Resources of Tropical Africa/Ressources végétales de l'Afrique tropicale), Wageningen, Pays Bas. www.database.prota.org/recherche.htm
- Puig H. 2001. *La forêt tropicale humide*, Bellin, Paris.
- Rat Patron P. 1993. L'Histoire du Congo lue dans les cartes géographiques. ORSTOM, Pointe-Noire.
- Reimer PJ., Baillie MGL., Bard E., Bayliss A., Beck JW., Bertrand C., Blackwell PG., Buck CE., Burr G., Cutler KB., Damon PE., Edwards RL., Fairbanks RG., Friedrich M., Guilderson TP., Hughen KA., Kromer B., McCormac FG., Manning S., Bronk Ramsey C., Reimer RW., Remmele S., Southon JR., Stuiver M., Talamo S., Taylor FW., van der Plicht J. & Weyhenmeyer CE. 2004. IntCal04 terrestrial radiocarbon age calibration, 0-26 cal kyr BP. *Radiocarbon* **46**(3), 1029-1058
- Reitsma JM. 1988. *Végétation forestière du Gabon. Forest Vegetation of Gabon*. Tropenbos Technical Series 1, Ede.
- Réjou-Méchain M., Flores O., Bourland N., Doucet JL., Fétéké RF, Pasquier A. & Hardy OJ. 2011. Spatial aggregation of tropical trees at multiple spatial scales. *Journal of Ecology* **99**(6), 1373-1381
- Robbrecht E. 1996. Geography of African Rubiaceae with reference to glacial rain forest refuges. *In Proceedings XIVth AETFAT Congress*, 564-580
- Rodriguez E., Morris CS., Belz JE., Chapin EC., Martin JM., Daffer W. & Hensley S. 2005. An assessment of the SRTM topographic products, Technical Report JPL D-31639, Jet Propulsion Laboratory, Pasadena, California.
- Rogers ME. & Williamson EA. 1987. Density of herbaceous plants eaten by gorillas in Gabon: some preliminary data. *Biotropica* **19**, 278-281
- Rollet B. 1963. Introduction à l'inventaire forestier du Nord-Congo. *Rapport FAO 1782*, 2 vol.
- Rollet B. 1974. *L'architecture des forêts denses humides sempervirentes de plaine*. CTFT, Nogent-sur-Marne.
- Rollet B. 1983. La régénération naturelle dans les trouées - Un processus général de la dynamique des forêts tropicales. *Bois et Forêts des Tropiques* **201**, 3-34.
- Samba G., Nganga D. & Mpounza M. 2008. Rainfall and temperature variations over Congo-Brazzaville between 1950 and 1998. *Théor. Appl. Climatol.* **91**, 85-97

- Sanchez PA. 1976. Properties and management of soils in the tropics. Wiley, New York.
- SCETAGRI 1983. Carte des potentialités et des ressources en sols; République Populaire du Congo. *Rapport explicatif*, Vol. 1 : 111 p et tableaux, 3 feuilles à l'échelle 1/500000.
- Schnell R. 1976. *La flore et la végétation de l'Afrique tropicale* **1**, Bordas, Paris.
- Schulze M. 2008. Technical and financial analysis of enrichment planting in logging gaps as a potential component of forest management in the eastern Amazon. *Forest Ecology and Management* **255**, 866-879
- Schwartz D. 1987. Paléoclimats et pédogénèse au Congo. *Rapport provisoire non publié*. Orstom.
- Schwartz D. 1992. Assèchement climatique vers 3,000 B.P. et expansion Bantu en Afrique centrale atlantique : quelques réflexions. *Bulletin de la Société Géologique de France* **3**, 353-361
- Schwartz D. 1996a. Archéologie préhistorique et processus de formation des stone-lines en Afrique Centrale (Congo Brazzaville et zones périphériques). *Géo-Eco-Trop* **20**(1-4), 15-38
- Schwartz D. 1996b. Les cycles de retombées foliaires en forêt dense, une réponse adaptative au type de saison sèche. In: *Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux*, Actes du Symposium Ecofit, Orstom-CNRS, Bondy, France, 85-87
- Schwartz D., Dechamps R., Elenga H., Mariotti A. & Vincens A. 1996a. Les savanes d'Afrique centrale: Des écosystèmes à origine complexe, spécifiques de l'Holocène supérieur. In *Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux*, Actes du Symposium Ecofit, Orstom-CNRS, Bondy, France, 179-182
- Schwartz D. & Lanfranchi R 1991. Les paysages de l'Afrique centrale pendant le Quaternaire. In R. Lanfranchi & B. Clist (eds). *Aux origines de l'Afrique centrale*. Centre Culturel Français d'Afrique centrale, Libreville, 41-45
- Schwartz D. & Lanfranchi R. 1993. Les cadres paléoenvironnementaux de l'évolution humaine en Afrique Centrale Atlantique. *L'Anthropologie* **97**, 17-50.
- Schwartz D., Mariotti A., de Namur C. & de Foresta H. 1996b. Une évaluation de la vitesse de progression des lisières forestières sur les savanes: trois études de cas au Congo. In: *Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux*, Actes du Symposium Ecofit, Orstom-CNRS, Bondy, France, 183-185
- Scott AC. 2000. The Pre-Quaternary history of fire. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, palaeoecology* **164**, 281-329
- Scott AC., Cripps JA., Collinson JE. & Nichols GJ. 2000. The taphonomy of charcoal following a recent heathland fire and some implications for the interpretation of fossil charcoal deposits. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **164**, 1-31
- Scott AC. & Glasspool IJ. 2007. Observations and experiments on the origin and formation of inertinite group macerals. *International Journal of Coal Geology* **70**, 53-66
- Segalen P. 1964. Le fer dans les sols. IDT 4, Orstom, Paris.
- Senterre B. 2005. Recherches méthodologiques pour la typologie de la végétation et la phytogéographie des forêts denses d'Afrique tropicale. *Unpublished PhD thesis*, Université Libre de Bruxelles.
- Shlisky A., Alencar A., Manta M. & Curran LM. 2009. Overview: Global fire regime conditions, threats, and opportunities for fire management in the tropics. In MA. Cochrane (ed.) *Tropical Fire Ecology. Climate Change, Land Use and Ecosystem Dynamics*. Springer & Praxis, Chichester, UK.
- Shono K. Cadaweng EA. & Durst PB. 2007. Application of Assisted Natural Regeneration to Restore Degraded Tropical Forestlands. *Restoration Ecology* **15**(4), 620-626
- Sist P. 1998. Directives pour l'application des techniques d'Exploitation à Faible Impact (EFI) au Gabon : objectifs, principes et enjeux. Séminaire FORAFRI de Libreville - Session 4 : exploitation, aménagement, gestion.

- Sita P. & Moutsambote JM. 1988. *Catalogue des Plantes Vasculaires du Congo*. Ministère de la Recherche Scientifique et de l'Environnement, CERVE/ORSTOM, Brazzaville.
- Soper R. 1985. Roulette decoration on African pottery: technical considerations, dating, and distribution. *The African Archeological Review* **3**, 29-51
- Sosef MSM. 1996. Begonias and African rain forest refuges : general aspects and recent progress. In van der Maesen LJG., van der Burgt XM., van Medenbach de Rooy JM. (eds). *The Biodiversity of African Plants*. Kluwer Academic Publishers, Netherlands, 602-611
- Sowunmi MA. 1999. The significance of the oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) in the late Holocene environments of West and west central Africa; a further consideration. *Vegetation History and Archaeobotany* **8**, 199-210
- StatSoft 2004. STATISTICA (data analysis software system), version 6. www.statsoft.com
- Svenning JC. 1999. Microhabitat specialization in a species-rich palm community in Amazonian Ecuador. *Journal of Ecology* **84**, 419-428
- Swaine MD. 1992. Characteristics of dry forest in West Africa and the influence of fire. *Journal of Vegetation Science* **3**, 365-374
- Swaine MD. 1996. Rainfall and soil fertility as factors limiting forest species distributions in Ghana. *Journal of Ecology* **84**, 419-428
- Swaine MD. & Agyeman VK. 2008. Enhanced tree recruitment following logging in two Forest Reserves in Ghana. *Biotropica* **40**(3), 370-374
- Swaine MD. & Clarke EK. 2000. *Tree seedling demography following selective logging in a tropical rain forest. Does logging enhance tree regeneration?* British Ecological Society.
- Swaine MD. & Hall JB. 1988. The mosaic theory of forest regeneration and determination of forest composition in Ghana. *J. Trop. Ecol.* **4**, 253-269
- Swaine MD. & Whitmore TC. 1980. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Vegetatio* **75**, 81-86
- Tano Y. & Lepage M. 1990. Les termites : dynamique des nids épigés et interactions avec les composantes du milieu. In Structure et fonctionnement d'un petit bassin versant de savane humide, ORSTOM, Paris, 105-116
- Tardy C. 1996. Indicateurs paléocologiques/marqueurs d'anciennes perturbations liées au feu: Les charbons de bois fossiles de la région de Nouragues-Guyane Française. In *Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux*, Actes du Symposium Ecofit, Orstom-CNRS, Bondy, France, 265-267
- Tardy C., Solari ME., Vernet JL., Wengler L. & Scheel R. 1996. Feux, sols et écosystèmes forestiers tropicaux. In: *Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux*, Actes du Symposium Ecofit, Orstom-CNRS, Bondy, France, 101-103
- Taylor CJ. 1960. Synecology and silviculture in Ghana. In: Nelson T. (ed), Edinburgh.
- Tchinda AT. 2008. *Millettia laurentii* De Wild. [Internet] Fiche de Protabase. Louppe, D., Oteng-Amoako, A.A. & Brink, M. (Editeurs). PROTA (Plant Resources of Tropical Africa / Ressources végétales de l'Afrique tropicale), Wageningen, Pays Bas. <<http://database.prota.org/recherche.htm>>. Visité le 22 août 2008.
- Tchouto MGP., de Wilde JJFE., de Boer WF., van der Maesen LJG. & Cleef AM.. 2009. Bio-indicator species and Central African rain forest refuges in the Campo-Ma'an area, Cameroon. *Systematics and Biodiversity* **7**(1), 21-31
- ter Braak CJF. & Smilauer P. 2002. CANOCO Reference Manual and CanoDraw for Windows User's guide: Software for Canonical Community Ordination (version 4.5), Microcomputer Power, Ithaca, New York.
- Toledo-Aceves T. & Swaine MD. 2008. Effect of lianas on tree regeneration in gaps and forest understorey in a tropical forest in Ghana. *Journal of Vegetation Science* **19**(5), 717-728

- Tuomisto H, Ruokolainen K. & Yli-Halla M. 2003. Dispersal, Environment, and floristic variation of Western Amazonian forests. *Science* **299**, 241-244
- USDA, 1951. *Soil Survey Manual*. U.S. Department of Agriculture, Handbook 18, Washington DC.
- van Gemerden BS., Olff H., Parren MPE. & Bongers F. 2003. The pristine rain forest? Remnants of historical human impacts on current tree species composition and diversity. *Journal of Biogeography* **30**, 1381-1390
- Van Der Burgt XM. 1997. Explosive Seed Dispersal of the Rainforest Tree *Tetraberlinia moreliana* (Leguminosae -Caesalpinioideae) in Gabon. *Journal of Tropical Ecology* **13**(1), 145-151
- Vandeweghe JP. 2004. Forêts d'Afrique Centrale, la nature et l'homme. ECOFAC, Edts Lannoo, Tielt.
- van Loon T. 2009. Projet - Régénération ligneuse dans les forêts claires à Marantacées. *Rapport interne*. Industrie Forestière d'Ouessou, République du Congo.
- Vautravers E. 2008. La pêche dans les concessions CIB et la commercialisation du poisson de rivière comme alternative à la chasse et complément à l'importation de protéines domestiques pour la société forestière. *Rapport interne*, CIB/dhl.
- Vautravers E. & Gillet JF. 2009. La pêche en zone forestière: entre conservation et sécurité alimentaire (première partie). *Parcs et Réserves* **64**(2), 17-23
- Vennetier P. 1963. Les Hommes et leurs Activités dans le Nord du Congo-Brazzaville. *Unpublished PhD thesis*, University of Bordeaux.
- Vennetier P. 1977. *Atlas de la République Populaire du Congo*. Jeune Afrique, Paris.
- Verdu P., Austerlitz F., Estoup A., Vitalis R., Georges M., Théry S., Froment A., Le Bomin S., Gessain A., Hombert JM., Van der Veen L., Quintana-Murci L., Bahuchet S. & Evelyne Heyer E. 2009. Origins and Genetic Diversity of Pygmy Hunter-Gatherers from Western Central Africa. *Current Biology* **19**, 312-318
- Vicat JP., Moloto-A-Kenguemba G. & Pouclet A. 2001. Les granitoïdes de la couverture protérozoïque de la bordure nord du craton du Congo (Sud-Est du Cameroun et Sud-Ouest de la République centrafricaine), témoins d'une activité magmatique post-kibarienne à pré-panafricaine. *Earth and Planetary Sciences* **332**, 235-242
- Vincens A., Alexandre A., Bertaux J., Dechamps R., Elenga H., Maley J., Mariotti A., Meunier JD., Nguetsop F., Reynaud-Farrera I., Schwartz D. & Servant-Vildary S. 1996. Evolution de la forêt tropicale en Afrique Equatoriale Atlantique durant les 4 000 dernières années et héritage sur les paysages végétaux actuels. *In Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux*, Actes du Symposium Ecofit, Orstom-CNRS, Bondy, France, 287-289
- Walter C. 2004. La morphologie des sols. Agrocampus (Institut national d'enseignement supérieur et de recherche agronomique et agroalimentaire) de Rennes.
www.agrocampusrennes.fr/Appli_Saisie/1_Rubrique/cours/sc_sol_2004-05/totalcours/chapitre1.html
- Wannes H. 2009. Preliminary identification of charcoal fragments from Mindourou (Cameroon) and the Sangha Valley (Congo Brazzaville) - Results. *Interval Report*. Universiteit Gent, MRAC Tervuren and GxABT.
- Ward JH. 1963. Hierarchical Grouping to optimize an objective function. *Journal of American Statistical Association* **58**, 236-244.
- White RE. 1979a. *Introduction to the Principles and Practice of Soil Science*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- White F. 1979b. The Guineo-Congolian Region and its relationships to other phytocoria. *Bull. Jard. Bot. Nat. Belg.* **49**, 11-55
- White F. 1983. *The vegetation of Africa*, Paris, Unesco.
- White F. 1986. *La végétation de l'Afrique. Mémoire accompagnant la carte de végétation de l'Afrique*. Unesco/AETFAT/UNSO. Paris, Orstom and Unesco.

- White F. 1990. *Ptaeroxylon obliquum* (Ptaeroxylaceae), some other disjuncts, and the Quaternary History of african vegetation. *Adansonia* **12**, 139-185
- White LJT. 1992. Vegetation history and logging disturbance: effects of rain forest mammals in the Lope Reserve, Gabon (with special emphasis on elephants and apes). *Unpublished PhD thesis*, University of Edinburgh.
- White LJT. 1995. Réserve de la Lopé : étude de la Végétation. *Rapport final*. AGRECO-CTFT, Bruxelles.
- White LJT. & Abernethy K. 1996. *Guide de la Végétation de la Réserve de la Lopé*. ECOFAC.
- White LJT. & Edwards A. 2000. *Conservation research in the African rain forests: a technical handbook*. The Wildlife Conservation Society, New York.
- White LJT. & Oates JF. 1999. New data on the history of the plateau forest of Okomu, southern Nigeria: an insight into how human disturbance has shaped the African rain forest. *Global Ecology and biogeography* **8**, 355-361
- White LJT., Rogers ME., Tutin CEG., Williamson EA. & Fernandez M. 1995. Herbaceous vegetation in different forest types in the Lopé Reserve, Gabon : implications for keystone food availability. *African Journal of Ecology*, **33**(2), 124–141
- Whitmore TC. 1997. Tropical rainforest disturbance disappearance and species loss, In WF. Laurance & RO. Bierregaard Jr. (eds.), *Tropical forest remnants: Ecology management and conservation of fragmented communities*. Chicago, University of Chicago Press, 3-12
- Whittaker RH. 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* **21**, 213-251
- Wieringa JJ. 1999. *Monopetalanthus* exit. A systematic study of *Aphanocalyx*, *Bikinia*, *Icuria*, *Michelsonia* and *Tetraberlinia* (Leguminosae, Caesalpinioideae). Unpublished PhD thesis, Wageningen University, Wageningen.
- Wilks C. 2002. Un regard extérieur sur l'inventaire d'aménagement forestier de la CIB au nord Congo. CIB/WCS, Libreville.
- Wilks C. 2003. The CIB Forest Management Inventory Revisited. CIB/WCS, Libreville.
- Worbes M., Staschel R., Roloff A. & Junk WJ. 2003. Tree ring analysis reveals age structure dynamics and wood production of natural forest stand in Cameroon. *Forest Ecology and Management* **173**, 105-123
- World Conservation Monitoring Centre 1992. *Global Biodiversity: Status of the Earth's living resources*. Chapman & Hall, London.
- Wotzka HP. 1995. Studien zur Archäologie des zentralafrika-nischen Regenwaldes: Die Keramik des inneren Zaïre-Beck-ens und ihre Stellung im Kontext der Bantu-Expansion. *Africa Praehistorica* **6**. Heinrich-Barth-Institut, Köln.
- Zanne AE., Lopez-Gonzalez G., Coomes DA., Ilic J., Jansen S., Lewis SL., Miller RB., Swenson NG., Wiemann MC. & Chave J. 2009. Global wood density database. Dryad.
- Zimmerman BL. & Kormos CF. 2012. Prospects for Sustainable Logging in Tropical Forests. *BioScience* **62**(5), 479-487

Annexe I : Définition des traits de vie des espèces ligneuses

Le type végétal

Les types végétaux ligneux ont été classés en cinq principales catégories (d'après Letouzey 1983) : (1) **Grand arbre** : espèce arborescente dont le pied mature peut dépasser 1,5-2 m de diamètre dhp. Ce sont des arbres émergents qui dominent la canopée à une hauteur de 30-40 m. La majorité des essences commerciales appartiennent à cette catégorie, (2) **Arbre moyen** : espèce arborescente dont le pied atteint de 60 cm à 1 m de dhp. Ce sont des espèces qui referment la canopée à 20-30 m de hauteur, (3) **Petit arbre** : espèce arborescente dont le pied atteint de 10 à 30 cm de dhp et 10-20 m de hauteur, (4) **Arbuste** : espèce arborescente dont le pied atteint de 5 à 10 cm de dhp et 5-10 m de hauteur, (5) **Liane** : espèce lianescente de minimum 5 cm de dhp. Les *Ficus* étrangleurs, rarement inventoriés, ont également été rattachés à cette dernière classe.

Le tempérament face à la lumière

L'exigence en lumière d'une espèce varie en fonction de son stade de développement (Hawthorne, 1995). A travers le tempérament s'exprime la longévité, la croissance, le gréganisme, le mode et la stratégie de dissémination (Puig, 2001), la structure de populations (Forni, 1997 ; Rollet, 1974) et le comportement du feuillage (Lebrun & Gilbert, 1954). Le comportement vis-à-vis de la lumière est également lié à d'autres conditions du milieu comme l'humidité et la température (Jolyet, 1916), soit le type de végétation. La Figure 49 illustre les six tempéraments principalement rencontrés (Doucet, 2003a ; Oldeman & Van Dijk, 1991).

Gradient d'ouverture du couvert

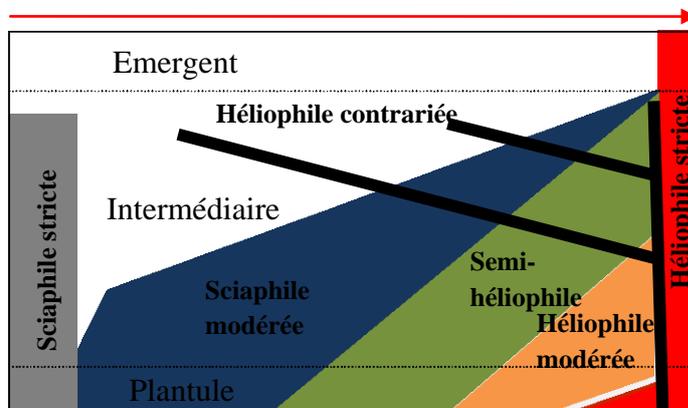


Figure 49 : Schéma de l'évolution des tempéraments en fonction de l'éclairement et du stade de développement des principales espèces forestières (d'après Oldeman & Van Dijk, 1991 ; Doucet, 2003a). Les plages des six tempéraments se chevauchent, celles des héliophiles contrariées sont diminuées pour une meilleure lisibilité.

Les sciaphiles strictes restent dans la pénombre toute leur vie sans atteindre le stade émergent. Les héliophiles contrariées se régénèrent en plein découvert pour ensuite être généralement surcimées. Les quatre autres tempéraments (héliophile stricte, modérée, semi-héliophile et sciaphile modérée) convergent plus ou moins rapidement vers une luminosité optimale, au plus tard au stade émergent pour les sciaphiles modérées (Figure 49). (1) **Héliophile stricte** (Alexandre, 1982 ; Doucet, 2003a) : espèce demandant un fort éclairement dès le semis et à tous les stades de développement. La croissance initiale est forte. La régénération très rare en forêt mature se traduit par une distribution du peuplement en forme de cloche.

Cette catégorie inclut les espèces pionnières (Hawthorne, 1995 ; Lebrun & Gilbert, 1954 ; Swaine & Whitmore, 1988). *Ex.* : le parasolier *M. cecropioides*, l'okala *Xylopia aethiopica*, *Trema* sp. (Lebrun & Gibert, 1954), l'ayous *T. scleroxylon* (Worbes *et al.*, 2003), le bilinga *Nauclea diderrichii*, l'iroko *Milicia excelsa* (Swaine & Hall, 1988), l'aiélé *Canarium schweinfurthii*, l'émien *Alstonia boonei* et le fromager *Ceiba pentandra* (Doucet, 2003a). **(2) Héliophile modérée** (Doucet, 2003a) : la plantule préfère un ombrage léger, mais requiert une ouverture du couvert pour continuer son développement, la régénération est relativement rare en forêt peu perturbée. *Ex.* : les acajous *Khaya* spp. (Alexandre, 1982), le sipo *E. utile*, l'azobé *L. alata*, l'essia *Petersianthus macrocarpus* et le dabéma *Piptadeniastrum africanum* (Doucet, 2003a). **(3) Semi-héliophile** (Doucet, 2003a) : l'espèce peut se développer jusqu'au stade gaulis (une dizaine de cm dhp) sous couvert végétal. La tige reste ensuite dans l'attente d'une ouverture du couvert végétal pour reprendre sa croissance. La régénération en forêt mature se déroulerait par l'intermédiaire de la dynamique des chablis. La courbe de distribution en fonction du diamètre est généralement décroissante et étalée. Les semi-héliophiles et les héliophiles modérées sont regroupées dans la classification de Hawthorne (1995) en héliophiles non pionnières. *Ex.* : le bossé clair *Guarea cedrata* et le doussié *Azelia bipindensis* (Doucet, 2003a). **(4) Sciaphile modérée** (Doucet, 2003a) : espèce prospérant en ambiance forestière jusqu'au stade émergent. La régénération est donc généralement soutenue en forêt dense non récemment perturbée et la croissance est lente. *Ex.* : le niové *Staudtia kamerunensis*, le limbali *G. dewevrei* et *Santiria trimera* (Doucet, 2003a). **(5) Sciaphile stricte** (Doucet, 2003a) : espèce cloisonnée aux petits diamètres dans le sous-bois ou de la strate moyenne, est surcimée à tous les stades. La régénération est généralement soutenue en forêt dense non récemment perturbée. *Ex.* : les genres *Diospyros*, *Garcinia* et *Strombosia* (Doucet, 2003a). **(6) Héliophile contrariée** : espèce se régénérant à la faveur d'une ouverture de couvert (héliophile) et pouvant par la suite être surcimée à un stade plus ou moins avancé de son développement et continuer à prospérer. Ce sont les « gamblers » d'Oldeman & Van Dijk (1991) ou les « cryptic pionniers » de Hawthorne (1995). *Ex.* : *Tabernaemontana crassa*, *Myrianthus arboreus*, *Millettia laurentii* et *Pentaclethra eetveldeana* (Hawthorne, 1995 ; obs. pers.).

Le mode de dispersion

Le mode de dispersion a été attribué aux espèces par l'intermédiaire des six principaux types de diaspore retrouvés sur le terrain (Dansereau & Lems, 1957 ; Doucet, 2003a ; Gillet, 2006) : **(1) Sarcochore** : diaspore avec une enveloppe tendre et charnue, **(2) Ballochore** : diaspore éjectée directement par la plante, **(3) Sclérochore** : diaspore sans caractères particuliers et dont la masse est inférieure à un gramme, **(4) Ptérochore** : diaspore avec appendices ailés, **(5) Pogonochore** : diaspore avec appendices plumeux, soyeux ou des aigrettes et **(6) Pléochore** : diaspore munie d'un système de flottaison.

A chaque type de diaspore correspond un ou deux modes de dispersion (Doucet, 2003a). Quatre modes de dispersion distincts ont été relevés : **(1) Autochore** : aucun agent extérieur à la plante ne semble intervenir lors de la dissémination (ballochore & sclérochore), **(2) Zoochore** : dissémination par les animaux (sarcochore), **(3) Anémochore** : dissémination par le vent (ptérochore & pogonochore) et **(4) Hydrochore** : dissémination par l'eau (pléochore).

La chorologie et l'endémisme

La chorologie étudie la manière dont les êtres vivants sont répartis sur la Terre. Les aires de répartition des espèces végétales de la forêt dense humide africaine sont généralement exprimées en fonction du centre d'endémisme régional guinéo-congolais et de ses trois sous-centres : guinéen supérieur, guinéen inférieur et congolais (Doucet, 2003a ; White, 1979b, 1986 ; Figure 50).

Les espèces ont été classées en trois grands groupes en fonction de l'étendue de leur aire de distribution :

(1) Vaste : (1) Pantropicale : espèce présente en Afrique, Amérique et Asie tropicales. (2) Afro-asiatique : espèce présente en Afrique et Asie tropicales. (3) Afro-américaine : espèce présente en Afrique et Amérique tropicales. (4) Afro-malgache : espèce répandue en Afrique continentale et sur les îles de la région malgache et principalement l'île de Madagascar. (5) Panafricaine : espèce présente dans toute l'Afrique tropicale. (6) Liaison : espèces faisant la liaison entre plusieurs centres d'endémisme.

(2) Guinéo-congolaise : (7) Sub-guinéo-congolaise : omni-guinéo-congolaise (Figure 50 : 1, 2 & 3) et zones de transition périphériques, (8) Omni-guinéo-congolaise (1, 2 & 3), (9) Centro-guinéo-congolaise (2 & 3) et (10) Guinéenne supérieure et inférieure (Figure 50 : 1 & 2).

(3) Guinéenne inférieure : (11) Guinéenne inférieure (Figure 50 : 2), (12) Camerouno-gabono-congolaise, (13) Camerouno-congolaise et (14) Congolaise.

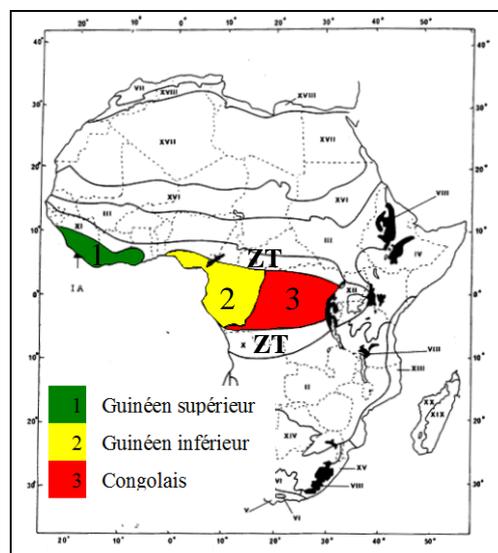


Figure 50 : Centres d'endémismes de la végétation forestière d'Afrique (D'après White 1979b, 1986), ZT : zones de transition périphériques.

La phénologie foliaire

La phénologie du feuillage adulte, décidue ou sempervirente, a été recherchée, essentiellement pour les espèces d'arbre les plus abondantes. Un feuillage caducifolié consiste en l'ablation périodique plus ou moins simultanée et complète des feuilles, la différenciation et la protection typique des bourgeons, et la production de pousses raméales saisonnières (Lebrun & Gilbert, 1954).

Annexe II : Espèces ligneuses du peuplement et leurs traits de vie

(1) : Les tempéraments sont : Hélio = héliophile stricte ; Mod = héliophile modérée ; Semi = semi-héliophile ; SciaphM = sciaphile modérées ; SciaphS = sciaphile stricte & Contr = héliophile contrariée.

(2) : Les distributions sont : V = vaste ; GC = Guinéo-congolaise & GI = Guinéenne inférieure.

Famille	Genre	Espèce	Type végétal	Tempérament (1)	Mode de dispersion	Distribution (2)	Phénologie
Acanthaceae	<i>Justicia</i>	<i>baronii</i>	Arbuste	Contr	Auto	GC	Semper
Acanthaceae	<i>Thomandersia</i>	<i>hensii</i>	Arbuste	Contr	Auto	GC	Semper
Anacardiaceae	<i>Antrocaryon</i>	<i>micraster</i>	Arbre moyen	Mod	Zoo	GC	Décidu
Anacardiaceae	<i>Lansea</i>	<i>welwitschii</i>	Arbre moyen	Hélio	Zoo	GC	Décidu
Anacardiaceae	<i>Pseudospondias</i>	<i>microcarpa</i>	Arbre moyen	Mod	Zoo	V	Semper
Anacardiaceae	<i>Sorindeia</i>	<i>africana</i>	Petit arbre	Mod	Zoo	GC	Semper
Anacardiaceae	<i>Trichoscypha</i>	<i>abut</i>	Arbuste	Contr	Zoo	GI	Semper
Anacardiaceae	<i>Trichoscypha</i>	<i>acuminata</i>	Arbuste	Contr	Zoo	GC	Semper
Anacardiaceae	<i>Trichoscypha</i>	<i>cf. lucens</i>	Petit arbre	Contr	Zoo	V	Semper
Annonaceae	<i>Anonidium</i>	<i>mannii</i>	Arbre moyen	SciaphS	Zoo	GC	Semper
Annonaceae	<i>Artabotrys</i>	<i>thomsonii</i>	Liane	ND	Zoo	GC	ND
Annonaceae	<i>Cleistopholis</i>	<i>patens</i>	Arbre moyen	Hélio	Zoo	GC	Semper
Annonaceae	<i>Duguetia</i>	<i>staudtii</i>	Arbre moyen	Mod	Zoo	GC	Semper
Annonaceae	<i>Enanthis</i>	<i>chlorantha</i>	Arbuste	Contr	Zoo	GI	Semper
Annonaceae	<i>Hexalobus</i>	<i>crispiflorus</i>	Petit arbre	SciaphS	Zoo	V	Semper
Annonaceae	<i>Isolona</i>	<i>hexaloba</i>	Arbuste	SciaphS	Zoo	V	Semper
Annonaceae	<i>Monodora</i>	<i>myristica</i>	Arbre moyen	SciaphS	Zoo	V	Semper
Annonaceae	<i>Polyalthia</i>	<i>suaveolens</i>	Petit arbre	SciaphS	Zoo	GC	Semper
Annonaceae	<i>Polyceratocarpus</i>	<i>gossweileri</i>	petit arbre	ND	Zoo	GC	ND
Annonaceae	<i>Uvariastrum</i>	<i>pierreanum</i>	Petit arbre	SciaphS	Zoo	GC	Semper
Annonaceae	<i>Xylopia</i>	<i>aethiopica</i>	Arbre moyen	Hélio	Zoo	V	Semper
Annonaceae	<i>Xylopia</i>	<i>chrysophylla</i>	Petit arbre	ND	Zoo	GC	Semper
Annonaceae	<i>Xylopia</i>	<i>hypolampra</i>	Arbre moyen	Hélio	Zoo	GC	Semper
Annonaceae	<i>Xylopia</i>	<i>parvifolia</i>	Petit arbre	ND	Zoo	V	Semper
Annonaceae	<i>Xylopia</i>	<i>phloiodora</i>	Arbre moyen	Mod	Zoo	GC	Semper
Annonaceae	<i>Xylopia</i>	<i>pynaertii</i>	Petit arbre	Mod	Zoo	GC	Semper
Apocynaceae	<i>Alstonia</i>	<i>boonei</i>	Arbre moyen	Hélio	Anémo	V	Décidu
Apocynaceae	<i>Funtumia</i>	<i>elastica</i>	Arbre moyen	Hélio	Anémo	GC	Semper
Apocynaceae	<i>Hunteria</i>	<i>ballayi</i>	Arbuste	SciaphS	Zoo	GI	Semper
Apocynaceae	<i>Landolphia</i>	spp.	Liane	ND	Zoo	ND	Semper
Apocynaceae	<i>Picralima</i>	<i>nitida</i>	petit arbre	Semi	Zoo	GC	Semper
Apocynaceae	<i>Pycnobotrya</i>	<i>nitida</i>	Liane	ND	Anémo	GC	Semper
Apocynaceae	<i>Rauvolfia</i>	<i>vomitorea</i>	Petit arbre	Hélio	Zoo	V	Semper
Apocynaceae	<i>Strophantus</i>	<i>cf. sarmentosus</i>	Liane	ND	Anémo	GC	ND
Apocynaceae	<i>Tabernaemontana</i>	<i>crassa</i>	Petit arbre	Contr	Zoo	GC	Semper
Apocynaceae	<i>Tabernaemontana</i>	<i>penduliflora</i>	Petit arbre	Contr	Zoo	GC	Semper
Asteraceae	<i>Vernonia</i>	<i>conferta</i>	Arbuste	Hélio	Anémo	V	Semper
Bignoniaceae	<i>Kigelia</i>	<i>africana</i>	Arbuste	Mod	Zoo	V	ND

Bignoniaceae	<i>Markhamia</i>	<i>tomentosa</i>	Petit arbre	Hélio	Anémo	GC	Décidu
Bombacaceae	<i>Ceiba</i>	<i>pentandra</i>	Grand arbre	Hélio	Anémo	V	Décidu
Boraginaceae	<i>Cordia</i>	<i>aurantiaca</i>	Petit arbre	Hélio	Zoo	GC	ND
Burseraceae	<i>Canarium</i>	<i>schweinfurthii</i>	Grand arbre	Hélio	Zoo	V	Décidu
Burseraceae	<i>Dacryodes</i>	<i>edulis</i>	Petit arbre	Semi	Zoo	GC	Semper
Burseraceae	<i>Santiria</i>	<i>trimera</i>	Petit arbre	SciaphM	Zoo	GC	Semper
Clusiaceae	<i>Allanblackia</i>	<i>floribunda</i>	Arbre moyen	Mod	Zoo	GC	Semper
Clusiaceae	<i>Endodesmia</i>	<i>calophylloides</i>	Arbuste	SciaphS	Zoo	GC	Semper
Clusiaceae	<i>Garcinia</i>	<i>epunctata</i>	Petit arbre	SciaphS	Zoo	GC	Semper
Clusiaceae	<i>Garcinia</i>	<i>kola</i>	Petit arbre	SciaphS	Zoo	GC	Semper
Clusiaceae	<i>Garcinia</i>	<i>ovalifolia</i>	Petit arbre	Contr	Zoo	GC	Semper
Clusiaceae	<i>Garcinia</i>	<i>punctata</i>	Petit arbre	SciaphS	Zoo	GC	Semper
Clusiaceae	<i>Garcinia</i>	<i>smeathmannii</i>	Petit arbre	SciaphS	Zoo	GC	Semper
Clusiaceae	<i>Symphonia</i>	<i>globulifera</i>	Arbre moyen	ND	Zoo	V	Semper
Combretaceae	<i>Combretum</i>	<i>comosum</i>	Liane	Hélio	Anémo	GC	ND
Combretaceae	<i>Pteleopsis</i>	<i>hylo dendron</i>	Arbre moyen	Hélio	Anémo	GC	Décidu
Combretaceae	<i>Terminalia</i>	<i>superba</i>	Arbre moyen	Hélio	Anémo	GC	Décidu
Connaraceae	<i>Cnestis</i>	<i>ferruginea</i>	Liane	Hélio	Zoo	GC	ND
Dichapetalaceae	<i>Dichapetalum</i>	<i>cf. madagascariense</i>	Arbuste	ND	Zoo	V	ND
Dilleniaceae	<i>Tetracera</i>	<i>rosiflora</i>	Liane	Mod	Zoo	GC	Semper
Dilleniaceae	<i>Tetracera</i>	<i>stuhlmanniana</i>	Liane	ND	Zoo	GC	Semper
Ebenaceae	<i>Diospyros</i>	<i>bipindensis</i>	Arbuste	SciaphS	Zoo	V	Semper
Ebenaceae	<i>Diospyros</i>	<i>canaliculata</i>	Petit arbre	SciaphS	Zoo	V	Semper
Ebenaceae	<i>Diospyros</i>	<i>crassiflora</i>	Arbre moyen	SciaphS	Zoo	GC	Semper
Ebenaceae	<i>Diospyros</i>	<i>ferrea</i>	Arbuste	SciaphS	Zoo	V	Semper
Ebenaceae	<i>Diospyros</i>	<i>gilletii</i>	Petit arbre	SciaphS	Zoo	GC	Semper
Ebenaceae	<i>Diospyros</i>	<i>iturensis</i>	Arbuste	SciaphS	Zoo	GC	Semper
Ebenaceae	<i>Diospyros</i>	<i>mannii</i>	Arbre moyen	SciaphS	Zoo	GC	Semper
Ebenaceae	<i>Diospyros</i>	<i>pseudomespilus</i>	Petit arbre	ND	Zoo	GC	ND
Ebenaceae	<i>Diospyros</i>	<i>whitei</i>	Arbre moyen	Mod	Zoo	GI	Décidu
Euphorbiaceae	<i>Antidesma</i>	<i>vogelianum</i>	Arbuste	Contr	Zoo	V	Décidu
Euphorbiaceae	<i>Bridelia</i>	<i>atroviridis</i>	Arbuste	Hélio	Zoo	V	Décidu
Euphorbiaceae	<i>Cleistanthus</i>	<i>inundatum</i>	Petit arbre	Contr	Auto	GC	Semper
Euphorbiaceae	<i>Cleistanthus</i>	<i>mildbraedii</i>	Arbre moyen	Contr	Auto	GC	Semper
Euphorbiaceae	<i>Croton</i>	<i>haumaniamus</i>	Petit arbre	Hélio	Zoo	GC	Décidu
Euphorbiaceae	<i>Crotonogyne</i>	<i>giorgii</i>	Arbuste	Contr	Auto	GC	Semper
Euphorbiaceae	<i>Dichostemma</i>	<i>glaucescens</i>	Petit arbre	Mod	Auto	GC	Semper
Euphorbiaceae	<i>Discoglyprena</i>	<i>caloneura</i>	Arbre moyen	Hélio	Zoo	GC	Décidu
Euphorbiaceae	<i>Drypetes</i>	<i>capillipes</i>	Arbuste	SciaphS	Zoo	GC	Semper
Euphorbiaceae	<i>Drypetes</i>	<i>cf. principum</i>	Petit arbre	SciaphS	Zoo	GC	Semper
Euphorbiaceae	<i>Drypetes</i>	<i>cinnabarina</i>	Arbuste	SciaphS	Zoo	GC	Semper
Euphorbiaceae	<i>Drypetes</i>	<i>gossweileri</i>	Arbre moyen	Mod	Zoo	GC	Décidu
Euphorbiaceae	<i>Drypetes</i>	<i>ituriensis</i>	Petit arbre	SciaphS	Zoo	GC	Semper
Euphorbiaceae	<i>Drypetes</i>	<i>laciniata</i>	Petit arbre	SciaphS	Zoo	GI	Semper
Euphorbiaceae	<i>Grossera</i>	<i>macrantha</i>	Petit arbre	Contr	Auto	GC	Semper
Euphorbiaceae	<i>Macaranga</i>	<i>angolensis</i>	Arbuste	Hélio	Auto	GC	Semper
Euphorbiaceae	<i>Macaranga</i>	<i>assas</i>	Petit arbre	Hélio	Auto	GC	Semper
Euphorbiaceae	<i>Macaranga</i>	<i>barteri</i>	Arbre moyen	Hélio	Auto	GC	Semper
Euphorbiaceae	<i>Macaranga</i>	<i>monandra</i>	Arbre moyen	Hélio	Auto	GC	Semper
Euphorbiaceae	<i>Macaranga</i>	<i>spinosa</i>	Petit arbre	Hélio	Auto	GC	Semper
Euphorbiaceae	<i>Maesobotrya</i>	<i>longipes</i>	Arbuste	Contr	Auto	GC	Semper
Euphorbiaceae	<i>Mallotus</i>	<i>oppositifolius</i>	Arbuste	Hélio	Auto	V	ND

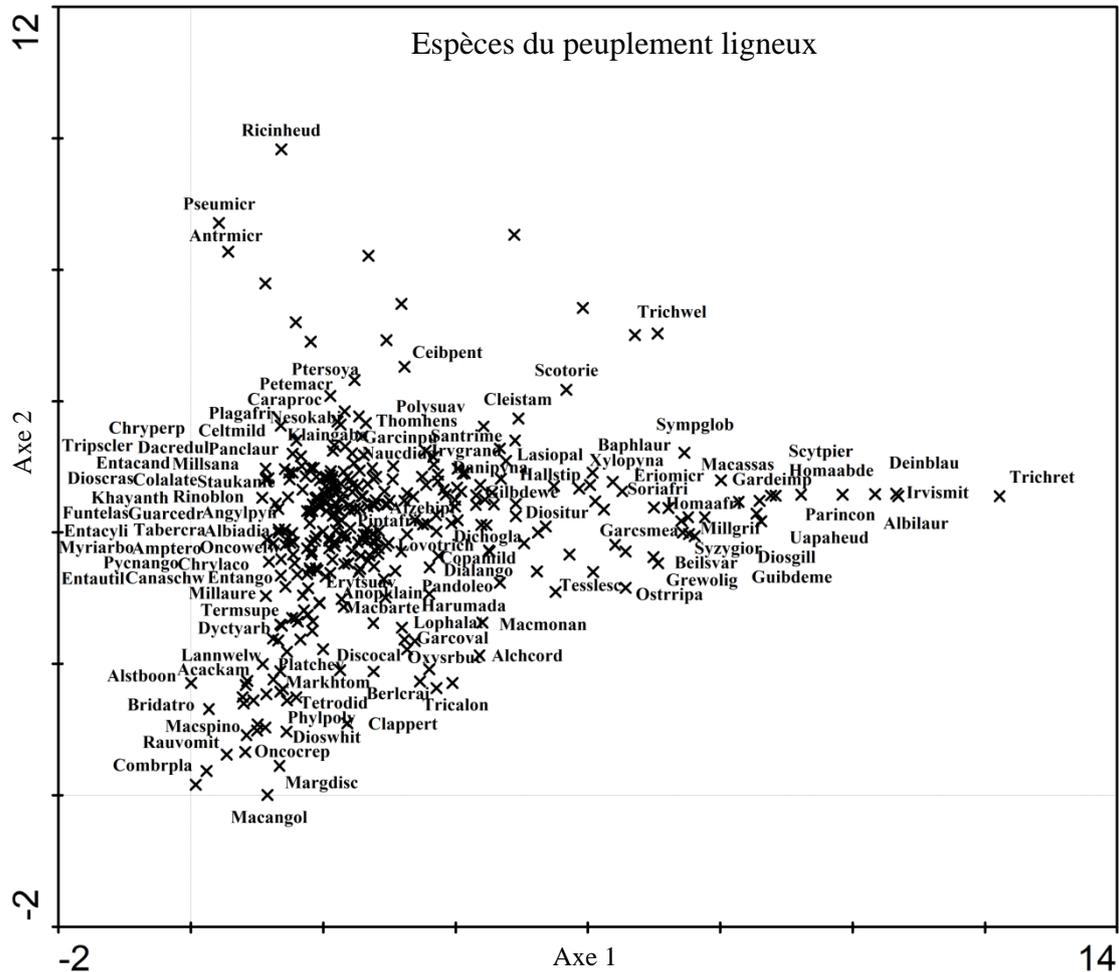
Euphorbiaceae	<i>Manniophyton</i>	<i>fulvum</i>	Liane	Hélio	Auto	GC	ND
Euphorbiaceae	<i>Maprounea</i>	<i>membranacea</i>	Petit arbre	Hélio	Auto	GC	Semper
Euphorbiaceae	<i>Margaritaria</i>	<i>discoidea</i>	Arbre moyen	Hélio	Auto	V	Décidu
Euphorbiaceae	<i>Phyllanthus</i>	<i>polyanthus</i>	Arbre moyen	Hélio	Zoo	GC	Décidu
Euphorbiaceae	<i>Plagiostyles</i>	<i>africana</i>	Arbre moyen	Semi	Zoo	GC	Semper
Euphorbiaceae	<i>Ricinodendron</i>	<i>heudelotii</i>	Arbre moyen	Hélio	Zoo	GC	Décidu
Euphorbiaceae	<i>Sclerocroton</i>	<i>cornutus</i>	Petit arbre	ND	Zoo	GC	Semper
Euphorbiaceae	<i>Tetracarpidium</i>	<i>conophorum</i>	Liane	ND	Zoo	GC	Semper
Euphorbiaceae	<i>Tetrorchidium</i>	<i>didymostenon</i>	Petit arbre	Hélio	Auto	GC	Semper
Fab.-Caesalpinioideae	<i>Afzelia</i>	<i>bipindensis</i>	Grand arbre	Mod	Zoo	GC	Décidu
Fab.-Caesalpinioideae	<i>Amphimas</i>	<i>pterocarpoides</i>	Grand arbre	Mod	Anémo	GC	Décidu
Fab.-Caesalpinioideae	<i>Anthoantha</i>	<i>macrophylla</i>	Arbre moyen	SciaphS	Auto	GC	Semper
Fab.-Caesalpinioideae	<i>Berlinia</i>	<i>cf. grandiflora</i>	petit arbre	Mod	Auto	GC	Semper
Fab.-Caesalpinioideae	<i>Berlinia</i>	<i>craibiana</i>	Petit arbre	Mod	Auto	GC	Semper
Fab.-Caesalpinioideae	<i>Copaifera</i>	<i>mildbraedii</i>	Grand arbre	Semi	Zoo	GC	Décidu
Fab.-Caesalpinioideae	<i>Detarium</i>	<i>macrocarpum</i>	Grand arbre	Mod	Zoo	GI	Décidu
Fab.-Caesalpinioideae	<i>Dialium</i>	<i>angolense et/ou polyanthum</i>	Arbre moyen	Semi	Zoo	GI	Semper
Fab.-Caesalpinioideae	<i>Dialium</i>	<i>bipindense</i>	Petit arbre	Semi	Zoo	GI	Semper
Fab.-Caesalpinioideae	<i>Dialium</i>	<i>dinklagei</i>	Arbre moyen	Mod	Zoo	GC	Semper
Fab.-Caesalpinioideae	<i>Dialium</i>	<i>zenkeri</i>	Arbre moyen	Mod	Zoo	GC	Semper
Fab.-Caesalpinioideae	<i>Erythrophleum</i>	<i>suaveolens</i>	Grand arbre	Mod	Auto	GC	Décidu
Fab.-Caesalpinioideae	<i>Gilbertiodendron</i>	<i>dewevrei</i>	Grand arbre	SciaphM	Auto	GC	Semper
Fab.-Caesalpinioideae	<i>Guibourtia</i>	<i>demeusei</i>	Arbre moyen	Semi	Auto	GC	Semper
Fab.-Caesalpinioideae	<i>Stemonocoleus</i>	<i>micranthus</i>	Arbre moyen	Semi	Anémo	GC	Décidu
Fab.-Caesalpinioideae	<i>Tessmannia</i>	<i>africana</i>	Grand arbre	Mod	Auto	GC	Semper
Fab.-Caesalpinioideae	<i>Tessmannia</i>	<i>lescrauwaetii</i>	Grand arbre	Semi	Auto	GC	Semper
Fab.-Mimosoideae	<i>Acacia</i>	<i>kamerunensis</i>	Liane	Hélio	Auto	GC	ND
Fab.-Mimosoideae	<i>Acacia</i>	<i>pentagona</i>	Liane	Hélio	Auto	V	ND
Fab.-Mimosoideae	<i>Albizia</i>	<i>adianthifolia</i>	Arbre moyen	Hélio	Anémo	V	Décidu
Fab.-Mimosoideae	<i>Pentaclethra</i>	<i>eetveldeana</i>	Arbre moyen	Contr	Auto	GC	Semper
Fab.-Mimosoideae	<i>Pentaclethra</i>	<i>macrophylla</i>	Arbre moyen	Semi	Auto	GC	Semper
Fab.-Mimosoideae	<i>Piptadeniastrum</i>	<i>africanum</i>	Grand arbre	Mod	Anémo	GC	Décidu
Fab.-Mimosoideae	<i>Tetrapleura</i>	<i>tetraptera</i>	Arbre moyen	Mod	Zoo	V	Semper
Fab.-Papilionoideae	<i>Aganope</i>	<i>impressa</i>	Liane	Semi	Anémo	GC	ND
Fab.-Papilionoideae	<i>Aganope</i>	<i>lucida</i>	Liane	Semi	Anémo	GC	Semper
Fab.-Papilionoideae	<i>Angylocalyx</i>	<i>pynaertii</i>	Arbre moyen	Contr	Zoo	GC	Semper
Fab.-Papilionoideae	<i>Baphia</i>	<i>laurifolia</i>	Petit arbre	Mod	Auto	GC	Semper
Fab.-Papilionoideae	<i>Dalbergia</i>	spp.	Liane	ND	Auto	ND	ND
Fab.-Papilionoideae	<i>Dalhousiea</i>	<i>africana</i>	Liane	SciaphS	Anémo	GC	Semper
Fab.-Papilionoideae	<i>Dewevrea</i>	<i>bilabiata</i>	Liane	SciaphS	Auto	GC	Semper
Fab.-Papilionoideae	<i>Millettia</i>	<i>drastica</i>	Arbre moyen	ND	Auto	V	ND
Fab.-Papilionoideae	<i>Millettia</i>	<i>laurentii</i>	Grand arbre	Contr	Auto	GC	Décidu
Fab.-Papilionoideae	<i>Millettia</i>	<i>sanagana</i>	Arbuste	Contr	Auto	GI	Semper
Fab.-Papilionoideae	<i>Millettia</i>	<i>vermoesenii</i>	Liane	Hélio	Auto	GC	ND
Fab.-Papilionoideae	<i>Ostryocarpus</i>	<i>riparius</i>	Liane	ND	Anémo	GC	ND
Fab.-Papilionoideae	<i>Platysepalum</i>	<i>chevalieri</i>	petit arbre	Mod	Auto	GC	ND
Fab.-Papilionoideae	<i>Pterocarpus</i>	<i>soyauxii</i>	Grand arbre	Mod	Anémo	GC	Décidu
Flacourtiaceae	<i>Buchnerodendron</i>	<i>speciosum</i>	Arbuste	Contr	Zoo	GC	Semper
Flacourtiaceae	<i>Casearia</i>	<i>barteri</i>	Petit arbre	Mod	Zoo	GC	ND
Flacourtiaceae	<i>Dasylepis</i>	<i>seretii</i>	Petit arbre	ND	Zoo	GC	ND
Flacourtiaceae	<i>Homalium</i>	<i>africanum</i>	Petit arbre	Semi	Auto	GC	Semper

Flacourtiaceae	<i>Homalium</i>	<i>letestui</i>	Arbre moyen	Semi	Auto	GC	Semper
Flacourtiaceae	<i>Oncoba</i>	<i>crepiniana</i>	petit arbre	Hélio	Zoo	GC	Semper
Flacourtiaceae	<i>Oncoba</i>	<i>dentata</i>	petit arbre	Hélio	Auto	GC	Semper
Flacourtiaceae	<i>Oncoba</i>	<i>glauca</i>	petit arbre	Hélio	Zoo	GC	Semper
Flacourtiaceae	<i>Oncoba</i>	<i>mannii</i>	petit arbre	Hélio	Zoo	GC	Semper
Flacourtiaceae	<i>Oncoba</i>	<i>welwitschii</i>	Arbuste	Hélio	Zoo	V	Semper
Flacourtiaceae	<i>Scottellia</i>	<i>coriacea</i>	Arbre moyen	Contr	Zoo	GC	Semper
Hippocrataceae	<i>Cuervea</i>	<i>isangiensis</i>	Liane	ND	Anémo	GC	ND
Hippocrataceae	<i>Loeseneriella</i>	<i>clematiodes</i>	Liane	ND	Anémo	V	ND
Hippocrataceae	<i>Pristimera</i>	<i>andongensis</i>	Liane	ND	Anémo	V	ND
Hypericaceae	<i>Harungana</i>	<i>madagascariensis</i>	Petit arbre	Hélio	Zoo	V	Semper
Irvingiaceae	<i>Irvingia</i>	<i>grandifolia</i>	Grand arbre	Mod	Zoo	GC	Décidu
Irvingiaceae	<i>Irvingia</i>	<i>wombolu</i>	Arbre moyen	Mod	Zoo	GC	Semper
Irvingiaceae	<i>Klainedoxa</i>	<i>gabonensis</i>	Grand arbre	Mod	Zoo	GC	Décidu
Ixonanthaceae	<i>Phyllocosmus</i>	<i>africanus</i>	Arbre moyen	Mod	Zoo	GC	Semper
Lauraceae	<i>Beilschmiedia</i>	<i>cf obscura</i>	Grand arbre	ND	Zoo	GC	Semper
Lauraceae	<i>Beilschmiedia</i>	<i>congolana</i>	Arbre moyen	ND	Zoo	GC	Semper
Lauraceae	<i>Beilschmiedia</i>	<i>variabilis</i>	Petit arbre	ND	Zoo	GC	Semper
Lecythidaceae	<i>Petersianthus</i>	<i>macrocarpus</i>	Arbre moyen	Mod	Anémo	GC	Décidu
Lepidobotryaceae	<i>Lepidobotrys</i>	<i>staudtii</i>	Petit arbre	Semi	Zoo	GC	Semper
Meliaceae	<i>Carapa</i>	<i>procera</i>	Petit arbre	Semi	Zoo	V	Semper
Meliaceae	<i>Entandrophragma</i>	<i>angolense</i>	Arbre moyen	Semi	Anémo	GC	Décidu
Meliaceae	<i>Entandrophragma</i>	<i>candollei</i>	Grand arbre	Semi	Anémo	GC	Décidu
Meliaceae	<i>Entandrophragma</i>	<i>cylindricum</i>	Grand arbre	Mod	Anémo	GC	Décidu
Meliaceae	<i>Entandrophragma</i>	<i>utile</i>	Grand arbre	Mod	Anémo	GC	Décidu
Meliaceae	<i>Guarea</i>	<i>cedrata</i>	Grand arbre	Semi	Zoo	GC	Semper
Meliaceae	<i>Guarea</i>	<i>thompsonii</i>	Arbre moyen	Semi	Zoo	GC	Semper
Meliaceae	<i>Khaya</i>	<i>anthotheca</i>	Grand arbre	Mod	Anémo	V	Décidu
Meliaceae	<i>Lovoa</i>	<i>trichilioides</i>	Grand arbre	Semi	Anémo	GC	Décidu
Meliaceae	<i>Trichilia</i>	<i>prieuriana</i>	Petit arbre	Mod	Zoo	GC	Semper
Meliaceae	<i>Trichilia</i>	<i>rubescens</i>	Petit arbre	Mod	Zoo	GC	Semper
Meliaceae	<i>Trichilia</i>	<i>tessmannii</i>	Petit arbre	Semi	Zoo	GC	Semper
Meliaceae	<i>Trichilia</i>	<i>welwitschii</i>	Petit arbre	ND	Zoo	GC	Semper
Meliaceae	<i>Turraanthus</i>	<i>africanus</i>	Arbre moyen	Semi	Zoo	GC	Semper
Menispermaceae	<i>Tiliacora</i>	<i>cf. laurentii</i>	Liane	ND	Zoo	GC	ND
Menispermaceae	<i>Triclisia</i>	<i>dictyophylla</i>	Liane	SciaphM	Zoo	GC	Semper
Moraceae	<i>Ficus</i>	<i>ovata</i>	Liane	Hélio	Zoo	V	Décidu
Moraceae	<i>Ficus</i>	<i>recurvata</i>	Liane	Hélio	Zoo	GC	Décidu
Moraceae	<i>Ficus</i>	<i>thonningii</i>	Liane	Hélio	Zoo	V	Décidu
Moraceae	<i>Ficus</i>	<i>wildemaniana</i>	Liane	Hélio	Zoo	GC	Décidu
Moraceae	<i>Myrianthus</i>	<i>arboreus</i>	Arbre moyen	Contr	Zoo	V	Semper
Moraceae	<i>Treculia</i>	<i>africana</i>	Arbre moyen	Mod	Zoo	V	Semper
Moraceae	<i>Trilepisium</i>	<i>madagascariense</i>	Arbre moyen	Semi	Zoo	V	Semper
Myristicaceae	<i>Coelocaryon</i>	<i>preussi</i>	Arbre moyen	Semi	Zoo	GC	Semper
Myristicaceae	<i>Pycnanthus</i>	<i>angolensis</i>	Arbre moyen	Mod	Zoo	GC	Semper
Myristicaceae	<i>Staudtia</i>	<i>gabonensis</i>	Grand arbre	SciaphM	Zoo	GC	Semper
Myrtaceae	<i>Syzygium</i>	<i>giorgii</i>	Petit arbre	ND	Zoo	GC	Semper
Ochnaceae	<i>Campylospermum</i>	<i>cf. oliverianum</i>	Petit arbre	SciaphS	Zoo	GC	Semper
Ochnaceae	<i>Lophira</i>	<i>alata</i>	Grand arbre	Mod	Anémo	GC	Décidu
Ochnaceae	<i>Ochna</i>	<i>cf. afzelli</i>	petit arbre	Mod	Zoo	GC	Décidu
Ochnaceae	<i>Rhabdophyllum</i>	spp.	Arbuste	ND	Zoo	ND	Semper
Ochnaceae	<i>Rhabdophyllum</i>	<i>welwitschii</i>	Arbuste	ND	Zoo	V	Semper

Olacaceae	<i>Olax</i>	<i>gambecola</i>	Arbuste	ND	Zoo	V	Semper
Olacaceae	<i>Ongokea</i>	<i>gore</i>	Arbre moyen	Semi	Zoo	GC	Semper
Olacaceae	<i>Strombosia</i>	<i>grandifolia</i>	Arbre moyen	SciaphS	Zoo	GC	Semper
Olacaceae	<i>Strombosia</i>	<i>pustulata</i>	Arbre moyen	SciaphS	Zoo	GC	Semper
Olacaceae	<i>Strombosiopsis</i>	<i>tetrandra</i>	Arbre moyen	SciaphS	Zoo	GC	Semper
Pandaceae	<i>Microdesmis</i>	<i>puberula</i>	Arbuste	SciaphS	Zoo	GC	Semper
Pandaceae	<i>Panda</i>	<i>oleosa</i>	Arbre moyen	SciaphS	Zoo	GC	Semper
Passifloraceae	<i>Barteria</i>	<i>fistulosa</i>	Petit arbre	Hélio	Zoo	GC	Semper
Polygalaceae	<i>Carpolobia</i>	<i>alba</i>	Arbuste	Hélio	Zoo	GC	Semper
Rhizophoraceae	<i>Anopyxis</i>	<i>klaineana</i>	Arbre moyen	Semi	Anémo	GC	Semper
Rhizophoraceae	<i>Cassipourea</i>	sp. 1	Arbuste	SciaphS	Zoo	ND	Semper
Rubiaceae	<i>Aoranth</i>	<i>cladantha</i>	Petit arbre	Hélio	Zoo	GC	Semper
Rubiaceae	<i>Aoranth</i>	<i>nalaensis</i>	Arbuste	Hélio	Zoo	GC	Semper
Rubiaceae	<i>Brenania</i>	<i>brieyi</i>	Arbre moyen	Mod	Zoo	GC	ND
Rubiaceae	<i>Dictyandra</i>	<i>arborescens</i>	Petit arbre	Hélio	Zoo	GC	ND
Rubiaceae	<i>Gardenia</i>	<i>imperialis</i>	Petit arbre	Mod	Zoo	GC	Semper
Rubiaceae	<i>Massularia</i>	<i>acuminata</i>	Arbuste	Contr	Zoo	GC	Semper
Rubiaceae	<i>Morinda</i>	<i>lucida</i>	Petit arbre	Hélio	Zoo	GC	ND
Rubiaceae	<i>Mussaenda</i>	sp. 1	Arbuste	ND	Zoo	ND	ND
Rubiaceae	<i>Nauclea</i>	<i>diderrichii</i>	Arbre moyen	Hélio	Zoo	GC	Semper
Rubiaceae	<i>Pauridiantha</i>	<i>dewevrei</i>	Arbuste	Mod	Zoo	GC	Semper
Rubiaceae	<i>Pausinystalia</i>	<i>macroceras</i>	Arbre moyen	Semi	Zoo	GC	Semper
Rubiaceae	<i>Pavetta</i>	sp. 1	Petit arbre	ND	Zoo	ND	ND
Rubiaceae	<i>Psydrax</i>	sp. 1	Petit arbre	Hélio	Zoo	ND	ND
Rubiaceae	<i>Psydrax</i>	<i>subcordata</i>	petit arbre	Hélio	Zoo	GC	ND
Rubiaceae	<i>Rothmannia</i>	<i>libisa</i>	Arbuste	ND	Zoo	GC	ND
Rubiaceae	<i>Rothmannia</i>	<i>longiflora</i>	Petit arbre	ND	Zoo	V	Semper
Rubiaceae	<i>Rothmannia</i>	<i>macrocarpa</i>	Arbuste	ND	Zoo	GC	Semper
Rubiaceae	<i>Rytigynia</i>	<i>membranacea</i>	Arbuste	Hélio	Zoo	GI	ND
Rubiaceae	<i>Shumanniophyton</i>	<i>magnificum</i>	Arbuste	Contr	Zoo	GC	Semper
Rubiaceae	<i>Tarenna</i>	<i>pallidula</i>	Arbuste	ND	Zoo	GC	ND
Rubiaceae	<i>Tricalysia</i>	<i>elliottii</i>	Petit arbre	ND	Zoo	GC	Semper
Rubiaceae	<i>Tricalysia</i>	<i>pallens</i>	Arbuste	Contr	Zoo	GC	Semper
Rubiaceae	<i>Tricalysia</i>	<i>welwitschii</i>	Petit arbre	Contr	Zoo	GC	Semper
Rubiaceae	<i>Vangueriella</i>	<i>orthacantha</i>	Arbuste	Mod	Zoo	GC	ND
Rutaceae	<i>Vepris</i>	<i>cf. gabonensis</i>	Petit arbre	Mod	Zoo	GI	ND
Rutaceae	<i>Zanthoxylum</i>	<i>cf. rubescens</i>	Petit arbre	ND	Zoo	V	ND
Rutaceae	<i>Zanthoxylum</i>	<i>gilletii</i>	Arbre moyen	Hélio	Zoo	V	Décidu
Rutaceae	<i>Zanthoxylum</i>	<i>lemairei</i>	Petit arbre	Hélio	Zoo	V	Décidu
Rutaceae	<i>Zanthoxylum</i>	<i>leprieurii</i>	Petit arbre	Hélio	Zoo	V	Décidu
Sapindaceae	<i>Allophylus</i>	<i>africanus</i>	Arbuste	Hélio	Zoo	V	ND
Sapindaceae	<i>Blighia</i>	<i>welwitschii</i>	Grand arbre	Mod	Zoo	GC	Semper
Sapindaceae	<i>Chytranthus</i>	<i>macrobotrys</i>	Arbuste	Contr	Zoo	GC	Semper
Sapindaceae	<i>Chytranthus</i>	<i>mortehanii</i>	Arbuste	SciaphS	Zoo	GC	Semper
Sapindaceae	<i>Eriocoelum</i>	<i>dzangensis</i>	Arbuste	ND	Zoo	GI	ND
Sapindaceae	<i>Eriocoelum</i>	<i>microspermum</i>	Arbuste	ND	Zoo	GC	Semper
Sapindaceae	<i>Eriocoelum</i>	<i>paniculatum</i>	Arbre moyen	ND	Zoo	GI	ND
Sapindaceae	<i>Laccodiscus</i>	<i>pseudostipularis</i>	Petit arbre	Mod	Zoo	GC	Décidu
Sapindaceae	<i>Lecaniodiscus</i>	<i>cupanioides</i>	Arbre moyen	Mod	Zoo	GC	ND
Sapindaceae	<i>Majidea</i>	<i>fosteri</i>	Arbre moyen	Mod	Zoo	GC	Semper
Sapindaceae	<i>Pancovia</i>	<i>harmsiana</i>	petit arbre	Contr	Zoo	GC	Semper
Sapindaceae	<i>Pancovia</i>	<i>laurentii</i>	petit arbre	Contr	Zoo	GC	Semper

Sapindaceae	<i>Radlkofera</i>	<i>calodendron</i>	petit arbre	Semi	Zoo	GC	Semper
Sapotaceae	<i>Chrysophyllum</i>	<i>beguei</i>	Arbre moyen	Semi	Zoo	GC	Semper
Sapotaceae	<i>Chrysophyllum</i>	<i>boukokoense</i>	Arbre moyen	Semi	Zoo	GC	Semper
Sapotaceae	<i>Chrysophyllum</i>	<i>lacourtianum</i>	Grand arbre	Mod	Zoo	GC	Semper
Sapotaceae	<i>Chrysophyllum</i>	<i>perpulchrum</i>	Arbre moyen	Semi	Zoo	GC	Semper
Sapotaceae	<i>Donella</i>	<i>pruniformis</i>	Arbre moyen	SciaphM	Zoo	GC	Semper
Sapotaceae	<i>Englerophytum</i>	<i>iturense</i>	Arbuste	SciaphS	Zoo	GC	Semper
Sapotaceae	<i>Omphalocarpum</i>	<i>procerum</i>	Arbre moyen	Mod	Zoo	GC	Semper
Sapotaceae	<i>Pouteria</i>	<i>altissima</i>	Grand arbre	Mod	Zoo	GC	Décidu
Sapotaceae	<i>Synsepalum</i>	<i>longecuneatum</i>	Petit arbre	SciaphS	Zoo	GC	Semper
Sapotaceae	<i>Synsepalum</i>	<i>subcordatum</i>	Petit arbre	Semi	Zoo	GC	Semper
Sapotaceae	<i>Tridesmostenon</i>	<i>omphalocarpoïdes</i>	Arbre moyen	ND	Zoo	GC	Semper
Simaroubaceae	<i>Hannoa</i>	<i>klaineana</i>	Arbre moyen	ND	Zoo	GC	Semper
Sterculiaceae	<i>Chlamydocola</i>	<i>chlamydantha</i>	Arbuste	SciaphS	Zoo	GC	Semper
Sterculiaceae	<i>Cola</i>	<i>ballayi</i>	Arbre moyen	ND	Zoo	GC	Semper
Sterculiaceae	<i>Cola</i>	<i>gigantea</i>	Arbre moyen	Mod	Zoo	GC	Décidu
Sterculiaceae	<i>Cola</i>	<i>lateritia</i>	Arbre moyen	Mod	Zoo	GC	Décidu
Sterculiaceae	<i>Eribrroma</i>	<i>oblongum</i>	Grand arbre	Semi	Zoo	GC	Décidu
Sterculiaceae	<i>Nesogordonia</i>	<i>kabingaensis</i>	Arbre moyen	Semi	Anémo	GC	Semper
Sterculiaceae	<i>Sterculia</i>	<i>bequaertii</i>	Petit arbre	Mod	Auto	GC	Décidu
Sterculiaceae	<i>Sterculia</i>	<i>tragacantha</i>	Petit arbre	Mod	Auto	V	Semper
Sterculiaceae	<i>Triplochiton</i>	<i>scleroxylon</i>	Grand arbre	Hélio	Anémo	GC	Décidu
Strychnaceae	<i>Strychnos</i>	spp.	Liane	ND	Zoo	ND	ND
Styracaceae	<i>Afrostyrax</i>	<i>lepidophyllus</i>	Arbre moyen	SciaphS	Zoo	GC	Semper
Tiliaceae	<i>Desplatsia</i>	<i>chrysochlamys</i>	Petit arbre	Mod	Zoo	GC	Semper
Tiliaceae	<i>Desplatsia</i>	<i>dewevrei</i>	Petit arbre	Mod	Zoo	GC	Semper
Tiliaceae	<i>Duboscia</i>	<i>macrocarpa</i>	Arbre moyen	Semi	Zoo	GC	Semper
Tiliaceae	<i>Duboscia</i>	<i>viridiflora</i>	Arbre moyen	Semi	Zoo	GC	Semper
Tiliaceae	<i>Glyphaea</i>	<i>brevis</i>	Arbuste	Contr	Auto	V	Décidu
Tiliaceae	<i>Grewia</i>	<i>oligoneura</i>	Arbre moyen	ND	Zoo	GC	Semper
Tiliaceae	<i>Grewia</i>	<i>pinnatifida</i>	Arbuste	SciaphS	Zoo	GC	Semper
Ulmaceae	<i>Celtis</i>	<i>adolphi-friderici</i>	Arbre moyen	Semi	Zoo	GC	Semper
Ulmaceae	<i>Celtis</i>	<i>mildbraedii</i>	Arbre moyen	Mod	Zoo	V	Décidu
Ulmaceae	<i>Celtis</i>	<i>tessmannii</i>	Arbre moyen	Semi	Zoo	GC	Décidu
Urticaceae	<i>Urera</i>	<i>cameroonensis</i>	Liane	Hélio	Auto	V	Semper
Verbenaceae	<i>Vitex</i>	<i>cf. welwitschii</i>	Petit arbre	Mod	Zoo	GC	ND
Verbenaceae	<i>Vitex</i>	<i>doniana</i>	Petit arbre	Mod	Zoo	V	Décidu
Violaceae	<i>Rinorea</i>	<i>cf. subsessilis</i>	Arbuste	SciaphS	Auto	GC	Semper
Violaceae	<i>Rinorea</i>	<i>cf. welwitschii</i>	Arbuste	SciaphS	Auto	V	Semper
Violaceae	<i>Rinorea</i>	<i>oblongifolia</i>	Petit arbre	SciaphS	Auto	GC	Semper
Violaceae	<i>Rinorea</i>	<i>subsessilis</i>	Arbuste	SciaphS	Auto	GC	Semper
Vitaceae	<i>Cissus</i>	<i>dinklagei</i>	Liane	Hélio	Zoo	GC	ND

Annexe III : Diagramme d'ordination ACD des espèces du peuplement ligneux dans le plan factoriel des axes 1 et 2



Les 112 espèces légendées sont par ordre alphabétique des abréviations :

Acackam=*Acacia kamerunensis*, Afzebipi=*Azelia bipindensis*, Albiadia=*Albizia adianthifolia*, Albilaur=*A. laurentii*, Alchcord=*Alchornea cordifolia*, Alstboon=*Alstonia boonei*, Amptero=*Amphimas pterocarpoides*, Anglypyn=*Angylocalyx pynaertii*, Anopkplain=*Anopyxis klaineana*, Antrmicr=*Antrocaryon micraster*, Baphlaur=*Baphia laurifolia*, Beilsvar=*Beilschmiedia variabilis*, Berlcrai=*Berlinia craibiana*, Bridatro=*Bridelia atroviridis*, Canaschw=*Canarium schweinfurthii*, Caraproc=*Carapa procera*, Celtmild=*Celtis mildbraedii*, Ceibpent=*Ceiba pentandra*, Chrylaco=*Chrysophyllum lacourianum*, Chryperp=*C. perpulchrum*, Clappert=*Clappertonia ficifolia*, Cleistam=*Cleistanthus caudatus*, Colalate=*Cola lateritia*, Combrpla=*Combretum platypterum*, Copamild=*Copaifera mildbraedii*, Dacredul=*Dacryodes edulis*, Danipyna=*Daniellia pynaertii*, Deinblau=*Deinbollia laurentii*, Dialango=*Dialium angolense et/ou polyanthum*, Dichogla=*Dichostemma glaucescens*, Dioscras=*Diospyros crassiflora*, Diosgill=*D. gillettii*, Diositur=*D. iturensis*, Dioswhit=*D. whitei*, Discocal=*Discoglypemma caloneura*, Dyctyarb=*Dictyandra arborescens*, Entango=*Entandrophragma angolense*, Entacand=*E. candollei*, Entacyli=*E. cylindricum*, Entautil=*E. utile*, Eriomicr=*Eriocoelum microspermum*, Erytsuav=*Erythrophleum suaveolens*, Funtelas=*Funtumia elastica*, Garcinpun=*Garcinia punctata*, Garcoval=*G. ovalifolia*, Garcsmea=*G. smeathmannii*, Gardeimp=*Gardenia imperialis*, Gilbdewe=*Gilbertiodendron dewevrei*, Grewolig=*Grewia oligoneura*, Guarcedr=*Guarea cedrata*, Guibdeme=*Guibourtia demeusei*, Hallstip=*Hallea stipulosa*, Harumada=*Harungana madagascariensis*, Homaabde=*Homalium abdessammadii*, Homaafri=*H. africanum*, Irvgrand=*Irvingia grandifolia*, Irvsmit=*I. smithii*, Khayanth=*Khaya anthotheca*, Klaigabo=*Klainedoxa gabonensis*, Lannwelw=*Lannea welwitschii*, Lasiopalu=*Lasiodiscus palustris*, Lophalat=*Lophira alata*, Lovotrich=*Lovoa trichilioides*, Macangol=*Macaranga angolensis*, Macassas=*M. assas*, Macbarte=*M. barteri*, Macmonan=*M. monandra*, Macspino=*M. spinosa*, Margdisc=*Margaritaria discoidea*, Markhtom=*Markhamia tomentosa*, Milllaure=*Milletia laurentii*, Millgrif=*M. griffoniana*, Millsana=*M. sanagana*, Myriarbo=*Myrianthus arboreus*, Naucdide=*Nauclea diderrichii*, Nesokabi=*Nesogordonia kabingaensis*, Oncocrep=*Oncoba crepiniana*, Oncowelw=*O. welwitschii*, Oxysrbuc=*Prioria buchholzii*, Panclaur=*Pancovia laurentii*, Pandoleo=*Panda oleosa*, Parincon=*Parinconia mildbraedii*, Dacredul=*Dacryodes edulis*, Danipyna=*Daniellia pynaertii*, Phylpoly=*Phyllanthus polyanthus*, Piptafri=*Piptadeniastrum africanum*, Plagafric=*Plagiostyles africana*, Platchev=*Platysepalum chevalieri*, Polysuav=*Polyalthia suaveolens*, Pseumicro=*Pseudospondias microcarpa*, Ptersoya=*Pterocarpus soyauxii*, Pyncango=*Pyncanthus angolensis*, Rauvomit=*Rauvolfia vomitoria*, Ricinheud=*Ricinodendron heudelotii*, Rinoblon=*Rinorea oblongifolia*, Santrime=*Santiria trimera*, Scotorie=*Scottellia orientalis*, Scytpier=*Scytopetalum pierreanum*, Soriafri=*Sorindeia africana*, Staukam=*Staudtia kamerunensis*, Sympglob=*Symphonia globulifera*, Syzygior=*Syzygium giorgii*, Tabercra=*Tabernaemontana crassa*, Tesslesc=*Tessmannia lescrauwaetii*, Termsupe=*Terminalia superba*, Tetrodid=*Tetrorchidium didymostenon*, Thomhens=*Thomandersia hensii*, Tricalon=*Tricalysia longituba*, Trichretu=*Trichilia retusa*, Trichwel=*T. welwitschii*, Tripscler=*Triplochiton scleroxylon*, Uapaheud=*Uapaca heudelotii*, Xylopyna=*Xylopiya pynaertii*.

Annexe IV : Echelle des temps géologiques en million d'années

	Période	Epoque	MA	Apparitions	Grandes extinct°	
Phanérozoïque	Quaternaire	Holocène	0,01		7 ^{eme}	
		Pléistocène	1,75	<i>Homo sapiens</i>	6 ^{eme}	
	Tertiaire	Néogène	Pliocène	5,3		
			Miocène	23,5	<i>Hominidae, Manilkara, Pycnanthus</i>	
		Paléogène	Oligocène	37,5	<i>Azelia, Lovoia, Trichilia, Parinari Tetrupleura</i>	
			Eocène	58	<i>Acacia, Alchornea, Combretum, Terminalia</i>	
			Paléocène	65		
			Crétacé	135	Angiospermes	5 ^{eme}
	Secondaire Mésozoïque	Jurassique	203	Oiseaux		
		Trias	250	Mammifères Dinosaures	4 ^{eme}	
Permien		295		3 ^{eme}		
Primaire Paléozoïque	Carbonifère	355	Reptiles			
	Dévonien	410	Tétrapodes	2 ^{eme}		
	Silurien	435	Végétaux terrestres			
	Ordovicien	500	Mollusques	1 ^{ere}		
	Cambrien	545	Début des temps fossiles			
	Précambrien	4 550	Naissance de la terre			

D'après geology.com ; Musée national de géologie, Lausanne ; Encyclopaedia Britannica, 2005 ; Maley, 1996 & Vande weghe, 2004).

Annexe V : Mode opératoire de l'analyse physico-chimique des échantillons de sol

(1) *granulométrie* : Méthode par sédimentation – Méthode de la pipette dérivée de la norme NF-X 31-107. Les différentes fractions sont : les sables grossiers ($> 200 \mu\text{m}$), les sables fins (> 50 et $\leq 200 \mu\text{m}$), les limons grossiers (> 20 et $\leq 50 \mu\text{m}$), les limons fins (> 2 et $\leq 20 \mu\text{m}$) et les argiles ($< 2 \mu\text{m}$). Elles sont exprimées en pourcent de la terre sèche décarbonatée ;

(2) pH_{KCl} : Rapport volume/volume : 1/5 (mise en solution avec KCl 1N) – Détermination au pH-mètre ;

(3) pH_{H_2O} : Rapport volume/volume : 1/5 (solution d' H_2O déminéralisée) – Détermination au pH-mètre ;

(4) *carbone organique* : Dosage au carbone organique par combustion sèche (analyse élémentaire) après décarbonatation avec HCl des échantillons carbonatés ;

(5) *taux d'humus (%)* : Teneur en carbone organique (%) multiplié par deux ;

(6) *éléments échangeables* : Ca, Mg, K, Na : Extraction à l'acétate d'ammonium 0,5 N-EDTA 0,02 M, pH 4,65 (rapport poids/volume : 1/5). Dosage des éléments par spectrophotométrie d'absorption atomique dans la flamme air/acétylène ;

(7) *phosphore soluble dans l'eau* : Extraction à l'eau déminéralisée (rapport poids/volume : 1/5). Dosage du P au spectrophotomètre UV visible – Méthode colorimétrique au bleu de molybdène à la longueur d'onde λ de 888 nm ;

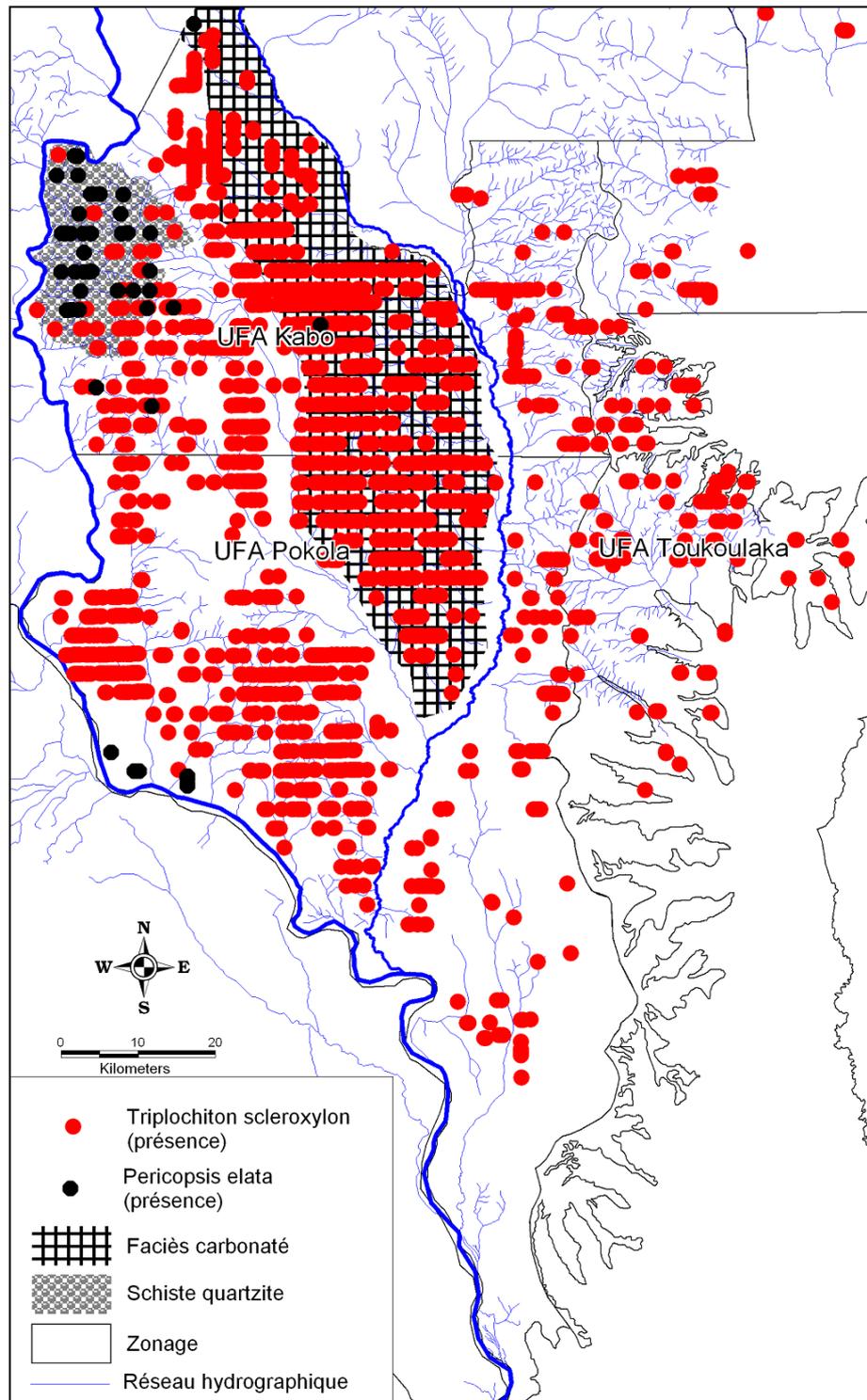
(8) *phosphore échangeable* : Extraction à l'acétate d'ammonium 0,5 N-EDTA 0,02 M, pH 4,65 (rapport poids/volume : 1/5). Dosage du P au spectrophotomètre UV visible – Méthode colorimétrique au bleu de molybdène à la longueur d'onde λ de 888 nm ;

(9) *oligo-éléments* : Cu, Fe, Mn, Zn : Extraction à l'acétate d'ammonium 0,5 N-EDTA 0,02 M, pH 4,65 (rapport poids/volume : 1/5). Dosage des éléments par spectrophotométrie d'absorption atomique dans la flamme air/acétylène ;

(10) *teneur totale en Azote* : Détermination de la teneur totale en Azote par combustion sèche (analyse élémentaire) ;

(11) *capacité d'échange cationique CEC* : Saturation du complexe argilo-humique du sol par l'ion NH_4^+ . Déplacement des ions adsorbés par des ions K^+ . Dosage des ions NH_4^+ par distillation suivie d'une titration acide-Méthode de Metson.

Annexe VI : Distribution de *T. scleroxylon* et *P. elata*, et substrats géologiques riches



D'après Cellule d'Aménagement-CIB, Dadet (1969) et Vicat & al. (2001).

Annexe VII : Matériel et méthode de la datation et de l'identification botanique des charbons de bois enfouis dans les sols

La datation

La radioactivité naturelle de certains éléments (isotopes radioactifs) dont la teneur varie avec le temps est utilisée afin de dater des événements préhistoriques. Cependant chaque isotope radioactif ne pourra être utilisé que dans une plage de temps bien définie, essentiellement en fonction de sa période de demi-vie et de sa concentration initiale. Le radiocarbone ou ^{14}C ou carbone 14, est l'un de ces éléments radioactifs. Bien qu'on ne le retrouve qu'en faible teneur dans la nature, sa découverte a été déterminante pour l'étude d'une période allant jusqu'aux 30 ou 40 derniers millénaires. Par convention internationale, sa période de demi-vie est de 5 568 ans (Fortin, 1996). Outre le charbon de bois, divers matériaux peuvent être datés via le dosage du ^{14}C : le bois, les graines, les os, les coquilles de mollusques, le sol, la tourbe, la boue des lacs et les sédiments. Toutefois, la précision et la fiabilité de mesure ainsi que la facilité de préparation de l'échantillon à analyser varient d'un matériel à un autre, le charbon de bois donnant les meilleurs résultats ⁽¹⁾, à l'opposé de la matière organique extraite des sols (Bock, 1984).

Deux méthodes sont principalement utilisées pour la datation du ^{14}C . La plus ancienne est la technique de comptage en scintillation liquide (Liquid Scintillation Counting ; LSC). Comme elle demande un échantillon de départ plus important, elle est actuellement supplantée par l'accélérateur de spectrométrie de masse ou AMS. Les dates brutes sont exprimées en BP (before present), soit par définition à partir de l'année 1950. Comme l'on observe une variation spatio-temporelle de la concentration en ^{14}C de l'atmosphère, ces dates brutes constituent davantage un temps de résilience moyen (Bock, 1984). Une courbe de calibration est nécessaire pour convertir les âges radiocarbone conventionnels en années réelles. Les dates calibrées sont exprimées en années réelles au travers d'un intervalle de dates avant (Cal BC) et/ou après l'an zéro/JC. (Cal AD) à 2 sigma (intervalle de confiance de 95,4% ; Fortin, 1996).

Les échantillons de charbon de bois ont été pris en charge par l'Institut Royal du Patrimoine Artistique (IRPA-KIK Belgique). Chaque charbon est traité et analysé séparément. Un prétraitement acide-base permet respectivement d'éliminer les carbonates, les acides humiques et de neutraliser l'échantillon. Entre chaque étape d'une heure, le fragment de charbon est rincé avec de l'eau Mq. La datation se fait par AMS (Leibniz-Laboratory for Radiometric Dating and Stable Isotope Research, University of Kiel, Germany). Les dates calibrées sont ensuite obtenues avec « References-Northern Hemisphere Atmospheric data from Reimer *et al.* (2004); OxCal v3.10 Bronk Ramsey (2005) ».

(1) : <http://www.radiocarbon.org>

L'identification botanique

Les identifications effectuées par Höhn (2008) sur des échantillons en provenance du Cameroun montrent l'extrême difficulté de la recherche anthracologique en Afrique centrale. Beaucoup d'espèces et même de nombreux genres ont une structure anatomique similaire. Certains fragments peuvent dès lors être déterminés jusqu'à l'espèce ou le genre, d'autres sont regroupés dans des types anatomiques se référant à plusieurs familles, d'autres encore ne pourront être rattachés à aucun groupe (Wannes, 2009). Les fragments de charbon ont été étudiés au laboratoire d'anatomie du bois du Musée Royal d'Afrique centrale MRAC de Tervuren (Belgique) à l'aide d'un microscope épiscopique/à lumière incidente, à grossissements de 25 à 500 x (Gruslin, 2009).

Les fragments ont préalablement été cassés selon les trois plans anatomiques : transversal, tangentiel et radial, et montés sur une lame anatomique à l'aide d'argile pour l'observation des tissus. Les fibres, les vaisseaux, le parenchyme axial et les rayons constituant les tissus fondamentaux ont été étudiés. Les ponctuations et les perforations ont notamment été prises en compte. Les caractéristiques anatomiques du charbon ont été indiquées à l'aide des codes de l'« International Association of Wood Anatomists » (IAWA, 1989). Les charbons à anatomie similaire ont été regroupés en types (Wannes, 2009).

Une requête par échantillon étudié a ensuite été produite en fonction des résultats obtenus sur la base de données de référence en anatomie du bois InsideWood. Cette dernière, libre d'accès sur Internet, est mise à jour régulièrement. Elle comprenait en mai 2009, sur base des critères IAWA, 7.384 descriptions d'espèces ligneuses dont 724 espèces originaires d'Afrique centrale. La base de données n'est donc pas exhaustive et comprendrait, d'après Wannes (2009), environ un tiers des espèces. Des caractéristiques microscopiques quantitatives sont modifiées durant la carbonisation, la comparaison directe de l'anatomie du charbon de bois à l'anatomie du bois sur InsideWood n'est donc pas la panacée (Wannes, 2009). Les espèces retenues dans InsideWood ont été recherchées dans des listes botaniques de la zone d'étude. Il convient par la suite de comparer l'anatomie du charbon avec celle des coupes de bois de toutes les espèces retenues. Ces coupes fines sont issues de la collection de référence du Xylarium du MRAC, deuxième plus grande au monde (Wannes, 2009). Il résulte de l'étude anthracologique, une identification préliminaire, où « *cf.* » est ajouté devant le ou les niveaux taxonomiques reconnus, postulant qu'une seule espèce, genre ou famille est retenu (Wannes, 2009).

Les charbons montés sur lame microscopique sont conservés au MRAC comme collection de référence. Les grands types anatomiques ont été photographiés à l'aide d'un microscope électronique à balayage (SEM, Scanning Electron Microscope). Les illustrations selon les trois plans anatomiques de chaque type constituent une référence lorsqu'elles sont publiées avec une description du taxon (Wannes, comm. pers.).

Annexe VIII : Résultats de l'analyse physico-chimique des deux horizons superficiels des sols de 20 sites

N° fosse/prélèvement	Toposéquence/dispositif	Formation végétale	Horizon pédologique	Argile < 0,002 mm %	Limons fin 0,002-0,02 mm %	Limons grossier 0,02-0,05 mm %	Sable fin 0,05-0,2 mm %	Sable grossier 0,2-2 mm %	P mg/100g	H ₂ O mg/100g	K mg/100g	Mg mg/100g	Na mg/100g	Ca mg/100g	Taux de saturation en base	Fe	Mn	Carbone organique g/kg	Humus en %	N tot %	C/N	NaCl mg/100g	[Sel] micro sim/cm	CEC mequ/100 g	pH KCl 1N	pH eau
1	L2	FAA1	1	21,8	2,3	0,8	12,5	62,7	1	0,1	13	5	2	21	34	246	22	20	3,9	0,17	12	6	108	5,5	3,7	4,4
1	L2	FAA2	2	34,9	0	1,9	17,4	47,7	1	0,1	6	2	2	7	19	234	4	13	2,6	0,11	11	4,8	68	4	3,7	4,2
2	L2	FDM1	1	17	1,1	0,4	13,2	68,3	1	0,1	8	6	3	27	40	237	21	18	3,7	0,14	13	5,4	76	5,4	3,8	4,6
2	L2	FDM2	2	30,6	1,4	0,4	15,7	51,9	1	0,3	4	1	2	2	14	149	2	6	1,1	0,06	10	16,6	81	2,7	3,7	4,2
3	L1	FAM1	1	21,4	1,9	2,6	29,5	44,6	1	0,1	10	3	2	14	20	362	24	22	4,4	0,19	11	5,2	112	6,5	3,3	3,9
3	L1	FAM2	2	21,9	2,2	2,2	30,3	43,3	1	0,1	4	1	3	2	13	294	2	7	1,4	0,07	10	5,4	65	3,3	3,5	3,9
4	L1	FM1	1	23,9	11,3	9,1	38,1	17,6	7	3,8	26	8	4	35	6	614	20	295	59	1,71	17	18,7	383	5,7	3,1	4,3
4	L1	FM2	2	6,5	2,5	2,9	29,8	58,3	1	0,1	2	1	3	1	23	6	1	0	0	0	14	5	28	1,4	3,9	4,4
5	L1	FLP1	1	13,7	5	4,6	26,8	49,9	4	1,3	19	5	3	10	6	259	5	106	21	0,81	13	12,1	369	26	3,4	4,6
5	L1	FLP2	2	9,8	3,3	3,6	31,2	52,1	1	0,1	2	1	3	1	18	5	1	6	1,1	0,04	13	5,3	32	1,8	4	4,4
6	L1	FLTF1	1	19	1,9	1,9	22,8	54,5	1	0,1	7	2	3	6	13	550	8	22	4,3	0,18	12	5,8	86	5,9	3,3	3,8
6	L1	FLTF2	2	21,6	1,8	1,8	21,1	53,6	1	0,1	2	1	2	1	10	266	2	6	1,2	0,05	11	4,9	47	2,8	3,6	4
7	L1	FCM1	1	17,8	1,8	1,5	16,1	63	1	0,1	6	3	3	10	20	346	12	16	3,2	0,13	12	6	92	5,1	3,4	4,1
7	L1	FCM2	2	18,4	2,2	1,4	18,7	59,2	1	0,1	4	1	1	1	10	270	2	7	1,4	0,06	12	5,7	62	2,8	3,6	3,9
8	L3	FCM1	1	18,2	1,1	1,1	27,7	51,9	1	0,3	7	4	3	20	25	319	23	23	4,6	0,19	12	5,7	92	6,5	3,4	4,1
8	L3	FCM2	2	29,1	0,4	1,5	23,8	45,3	1	0,1	3	1	3	1	15	119	2	0	0	0,05	10	5	52	2,3	3,8	4,1
9	L3	FDM1	1	16,4	0,7	1,1	23,4	58,4	1	0,1	3	3	2	10	20	356	13	18	3,6	0,14	13	4,9	61	4,6	3,5	4,2
9	L3	FDM2	2	25,8	1,1	0,4	24,2	48,5	1	0,1	2	1	3	1	15	150	1	0	0	0,05	10	5,4	40	2,1	3,7	4,1
10	L3	FDM1	1	12,4	1,1	0,7	27	58,7	1	0,1	4	3	3	17	53	147	40	11	2,2	0,1	11	5,6	70	2,5	3,9	4,7
10	L3	FDM2	2	22,8	1,1	0,7	22,2	53,2	1	0,1	2	1	3	4	26	62	4	0	0	0,04	9	6,1	44	1,8	3,9	4,3
11	L3	FAM1	1	24	1,1	1,1	22,6	51,2	1	0,1	3	2	3	21	27	212	6	23	4,5	0,15	15	6,3	81	5,3	3,5	4,1
11	L3	FAM2	2	23,8	0,7	0,7	22	52,8	1	0,1	1	1	1	2	13	125	1	6	1,3	0,06	11	5,8	41	2	3,7	4,2
12	L4	FDHSTs1	1	19,7	1,1	0,8	32,2	46,2	1	0,1	9	8	2	60	59	239	87	23	4,7	0,22	11	5,3	143	6,7	4,2	4,8
12	L4	FDHSTs2	2	28,2	0,7	1,1	36,2	33,8	1	0,1	1	2	2	6	20	68	3	6	1,2	0,05	11	3	46	2,9	3,9	4,5
13	1	FDHSTs1	1	11,4	1,5	2,2	22	63	1	0,3	8	13	2	85	92	124	158	18	3,5	0,18	10	2,3	88	6,1	5,1	5,8
13	1	FDHSTs2	2	13,7	1,4	1,8	20,7	62,4	1	0,2	2	4	1	13	45	58	46	0	0	0,05	9	5,6	112	2,4	4,2	5
14	2	FDHSTs1	1	16,8	2,1	4,3	17	59,8	1	0,1	7	8	2	43	58	113	100	15	3	0,14	10	3,4	62	5,3	4,3	5,2
14	2	FDHSTs2	2	17,2	1,8	2,6	11,1	67,3	1	0,1	2	1	2	5	17	89	18	0	0	0,06	9	3,6	30	2,7	3,8	4,4
15	3	FDHSTs1	1	9,1	1,1	1,8	9,7	78,3	1	0,1	4	3	2	25	43	141	140	13	2,6	0,11	12	2,1	67	3,9	4,1	5
15	3	FDHSTs2	2	16,3	1,5	0,4	16	65,9	1	0,1	2	1	1	5	17	99	20	0	0	0,04	10	2,5	30	2,5	3,8	4,4
16	4	FDHSTs1	1	31,8	0,7	1,4	8,3	57,7	1	0,1	3	4	2	13	33	141	10	8	1,5	0,08	10	4,8	44	3,5	3,8	4,4
16	4	FDHSTs2	2	31,6	1,1	1,1	8,8	57,4	1	0,1	4	2	2	7	25	97	4	0	0	0,05	10	4,6	36	2,8	3,9	4,4
17	5	FDHSangha1	1	14	1,5	2,3	28,9	53,3	2	0,2	6	4	2	38	31	428	37	27	5,4	0,18	15	3,7	97	8	3,4	4
17	5	FDHSangha2	2	18,5	1,5	2,2	33	44,9	1	0,1	2	1	1	3	13	133	21	6	1,1	0,04	13	4,3	45	2,5	3,9	4,3
18	6	FDHSangha1	1	18,9	1,9	2,3	27,7	49,1	1	0,1	7	5	2	27	17	504	15	40	8	0,34	12	1,8	117	12	3,2	3,8
18	6	FDHSangha2	2	19,2	1,1	1,4	23,7	54,5	1	0,1	2	1	1	1	7	210	1	7	1,4	0,06	11	2	39	3,3	3,7	4,1
19	7	Eyanga à L.alata1	1	15,2	2	3,9	30,8	48,1	3	2,2	25	4	1	16	6	262	11	153	31	0,87	17	4,4	141	32	2,7	3,6
19	7	Eyanga à L.alata2	2	11,4	0,7	1,5	28	58,4	1	0,1	2	1	2	1	8	68	1	6	1,2	0,05	13	3,5	36	3,3	3,8	4,2
20	8	FDHSTs1	1	13,3	0,4	1,2	8,2	77	1	0,2	6	6	2	50	58	187	301	22	4,3	0,21	10	3	99	5,6	4	4,6
20	8	FDHSTs2	2	14,5	1,1	0	7,2	77,2	1	0,1	2	1	1	2	8	90	1	0	0	0,04	9	2,5	26	3,3	3,8	4,4

Annexe IX : Liste prédéfinie des 45 essences principales à favoriser lors des interventions sylvicoles

D'après les inventaires d'aménagement (Paget & Desmet, 2003, 2004, 2006 ; Wilks, 2002, 2003).

1) Les huit **héliophiles strictes** sont l'afromosia *Pericopsis elata*, l'aiélé *Canarium schweinfurthii*, l'ayous *Triplochiton scleroxylon*, le bilinga *Nauclea diderrichii*, l'émien *Alstonia boonei*, l'essessang *Ricinodendron heudelotii*, l'iroko *Milicia excelsa* et le limba *Terminalia superba*.

2) Les 37 essences **moins héliophiles** sont l'acajou *Khaya anthotheca*, (l'agba *Prioria balsamifera*), l'ako *Antiaris toxicaria*, (les andoungs *Aphanocalyx* spp. & *Bikinia* spp.), l'aniegré *Pouteria altissima*, l'azobé *Lophira alata*, le bossé clair *Guarea cedrata*, (le bubinga *Guibourtia demeusei*), le dabéma *Piptadeniastrum africanum*, le diania PF *Celtis tessmannii*, le dibétou *Lovoa trichilioides*, (le difou *Morus mesozygia*), le doussié *Azelia bipindensis*, (l'ébiara *Berlinia* spp.), l'étimoé *Copaifera mildbraedii*, l'éyong *Eribroma oblongum*, l'iatandza *Albizia ferruginea*, le kosipo *Entandrophragma candollei*, le kotibé *Nesogordonia kabingaensis*, le koto *Pterygota bequaertii*, le lati *Amphimas pterocarpoides*, (le limbali *Gilbertiodendron dewevrei*), le longhi abam *Chrysophyllum lacourtianum*, le longhi beg *Chrysophyllum beguei*, le longhi perp *Chrysophyllum perpulchrum*, le mambodé *Detarium macrocarpum*, le mukulungu *Autranella congolensis*, le niové *Staudtia kamerunensis*, l'onzabili *Antrocaryon micraster* & *A. klaineanum*, le padouk *Pterocarpus soyauxii*, (le pao rosa *Bobgunnia fistuloides*), le sapelli *Entandrophragma cylindricum*, le sipo *Entandrophragma utile*, le tali *Erythrophleum suaveolens*, le tchitola *Prioria oxyphylla*, le tiama blanc *Entandrophragma angolense* et le wengué *Millettia laurentii* (*).

(*) : Les essences entre parenthèses semblent absentes de la zone d'étude (agba et andoungs), très rares et localisées (difou et pao rosa) ou liées à des forêts particulières, souvent sur sols hydromorphes (bubinga, ébiara et limbali).

8. Index des figures

Figure 1 : Carte de la végétation d'Afrique centrale (Mayaux et al., 2004), localisation des trois principaux refuges postulés au Pléistocène récent ca. 18.000 ans BP (Bahuchet, 1996 ; Colyn et al., 1991 ; Maley, 2002) et localisation de l'Intervalle de la Rivière Sangha à l'Holocène décrit par White (1979b) (Source : Gillet & Doucet, 2012).	15
Figure 2 : a) Localisation de la République du Congo au sein de l'Afrique, occupation du territoire et départements administratifs (Division Géographique du Ministère des Affaires Étrangères), b) Répartition des massifs forestiers, des savanes, des principales villes et emplacement des concessions de la société forestière comprenant le site d'étude (Cellule d'Aménagement-CIB).	20
Figure 3 : Les mouvements d'air en Afrique centrale a) lors de l'hiver austral (juillet), b) lors de l'été austral (décembre à février) (d'après Tschirhart in. Vennetier, 1963).	21
Figure 4 : Variation annuelle des précipitations sur neuf stations aux abords de la zone d'étude.	22
Figure 5 : Régime hydrologique de la rivière Sangha et précipitations à Ouessou (Source : Jaguar, 2006).	24
Figure 6 : a) Relief du Congo (altitudes ; Jaguar, 2006), b) Réseau hydrographique principal au Nord-est du Congo et marécages de la Likouala-aux-Herbes, d'après SCETAGRI (1983).	25
Figure 7 : Géologie du Nord-Congo, d'après Dadet (1969) in Jaguar (2006), SCETAGRI (1983) et Vicat et al. (2001).	27
Figure 8 : Localisation des grandes zones de formations à Marantaceae les plus ouvertes, d'après une image satellite du Congo, principaux cours d'eaux et zones marécageuses d'après SCETAGRI (1983).	28
Figure 9 : a) Expansion des rhizomes chez <i>Aframomum</i> sp., en bordure de débardage b) Emission de flagelles de plusieurs mètres par <i>H. danckelmaniana</i> , c) Viviparie chez <i>Costus lucanusianus</i> , d) Extension d'un manchon de <i>H. liebrechtsiana</i> entourant sur plus de 10 m de hauteur un pied isolé de <i>Pterocarpus soyauxii</i> en FOM.	29
Figure 10 : Les principales espèces de Marantaceae en fonction de leur architecture (Letouzey, 1983) : 1) Espèces dressées, 2) Espèces lianescentes, 3) Espèces ramifiées, 4) Espèce dressé et ramifié <i>M. purpurea</i> du genre <i>Marantochloa</i> .	30
Figure 11 : a) et b) Les Zingiberaceae, c) Les Commelinaceae (Letouzey, 1983).	31
Figure 12 : a) Principaux mouvements migratoires des différents groupes ethniques d'essarteurs (Vennetier, 1963), b) Répartition actuelle de la population en résultant (Vennetier, 1963) et groupes ethniques bantous et oubanguiens dans et autour de la zone d'étude (Lewis, 2002).	33
Figure 13 : a) Répartition géographique actuelle des principaux groupes pygmées en Afrique centrale (Bahuchet, 1991), b) Campement Mbendjele récemment abandonné, huttes à armature en jeunes tiges ligneuses du sous-bois, recouvertes de feuilles de Marantaceae.	35
Figure 14 : Carte de l'occupation du territoire dans le massif forestier ord de la République du Congo sur fonds topographique 1 : 1.000.000, d'après Cellule d'Aménagement-CIB et IGN (1993).	40
Figure 15 : Site d'étude et dispositifs, d'après Cellule d'Aménagement-CIB et SCETAGRI (1983).	41
Figure 16 : Schéma du début d'un transect de typologie en forêts mixtes de terre ferme non exploitées incluant (1) les parcelles contiguës du peuplement ligneux et (2) les placettes de la régénération ligneuse et des grandes herbacées, tous les 50 m (d'après Doucet, 2003b).	46
Figure 17 : Localisation des dispositifs d'étude : quatre transects en forêts mixtes de terre ferme et parcelles dans les autres formations végétales, d'après Cellule d'Aménagement-CIB.	47
Figure 18 : Diagramme d'ordination ACD de la végétation ligneuse dans le plan factoriel des axes 1 et 2. Les types de végétation a priori attribués aux unités d'échantillonnage sont représentés : FOM =Formations à canopée ouverte à Marantaceae, FD =Forêts denses, FLTF =Forêts à <i>G. dewevrei</i> de terre ferme, FLPI =Forêts à <i>G. dewevrei</i> périodiquement inondées, Sangha =Forêt périodiquement inondée de la rivière Sangha, FM =Forêt marécageuse des petits cours d'eau forestiers, Eyanga =Clairière marécageuse exempte de cours d'eau.	53
Figure 19 : a) Structure des populations de <i>G. dewevrei</i> sur terre ferme et périodiquement inondé. Les classes représentent le diamètre dhp : 1 de 5 à 9,9 cm, 2 de 10 à 19,9, ..., 12 de 110 à 119,9 cm, FLPI =Forêt à <i>G. dewevrei</i> périodiquement inondée & FLTF = Forêt à <i>G. dewevrei</i> de terre ferme, b) Spectre de régénération de <i>G. dewevrei</i> sur terre ferme (FLTF) et de la régénération des autres taxons ligneux. Les classes de hauteurs ont 10 cm d'amplitude, de 0 à 150 cm (classes 0 à 15), au-delà, 50 cm d'amplitude (classes de 15 à 55, soit de 1m50 à 5m50 de hauteur).	60
Figure 20 : Dendrogramme de classification (WARD/euclidiennes) des 272 couples d'unités d'échantillonnage en forêts mixtes de terre ferme. Les dix variables sont : le nombre de pieds du	

peuplement ligneux, le taux de couverture arborée, le pourcentage de recouvrement de six taxons de grandes herbacés : <i>Aframomum cf. subsericeum</i> , <i>Megaphrynium macrostachyum</i> , <i>Haumania liebrechtsiana</i> , <i>H. danckelmaniana</i> , <i>Ataenidia conferta</i> et <i>Sarcophrynium schweinfurthianum</i> , les effectifs des lianes traçantes et de la régénération ligneuse (> 50 cm de hauteur).	62
Figure 21 : Dendrogramme synthétique des espèces ligneuses caractérisant les groupes de végétation en forêts mixtes de terre ferme. Le nom de l'espèce est suivi de la valeur indicatrice et de sa significativité (** : les 2 tests – test T et test de rangs – sont significatifs ; * : 1 test est significatif et NS : non significatif), n=267.	66
Figure 22 : Courbe aire-espèces du peuplement ligneux pour les trois grands types de forêts mixtes de terre ferme, estimée par l'indice S_{ICE} . Les trois groupes floristiques sont : (1) FAM = formations arborées à <i>Marantaceae</i> et <i>A. cf. subsericeum</i> , (2) FCM = forêts clairsemées à <i>M. macrostachyum</i> et à <i>H. liebrechtsiana</i> & FDM = forêts denses à <i>Marantaceae</i> et (3) FDHS = forêts denses humides semi-décidues.	70
Figure 23 : a) Eléphant sur une piste secondaire d'exploitation récemment abandonnée en FDHS, b) Régénération ligneuse abondante issue d'une vieille crotte d'éléphant sur une ancienne piste secondaire, avec principalement <i>Omphalocarpum procerum</i> et <i>Desplatsia dewevrei</i> , c) Densité de crottes d'éléphant au kilomètre (Cellule d'Aménagement-CIB et WCS, 2007), inventaires de 2001-02, d) <i>Essia Petersianthus macrocarpus</i> en FDHS dont la base du tronc est régulièrement écorcée par les éléphants.	71
Figure 24 : Organisation spatiale de la végétation à l'échelle de la zone d'étude. FAM = formations arborées à <i>Marantaceae</i> et <i>A. cf. subsericeum</i> , FCM = forêts clairsemées à <i>M. macrostachyum</i> et à <i>H. liebrechtsiana</i> , FDM = forêts denses à <i>Marantaceae</i> , FDHS = forêts denses humides semi-décidues, FLTF & FLPI = forêts monodominantes à <i>G. dewevrei</i> (d'après Laporte & Lin, 2004).	73
Figure 25 : Exemples de forêts mixtes de terre ferme : a) Formation arborée à <i>Marantaceae</i> et <i>Aframomum cf. subsericeum</i> , b) Forêt dense à <i>Marantaceae</i> (lisière), c) Forêt clairsemée à <i>M. macrostachyum</i> , d) Forêt dense humide semi-décidue à <i>T. scleroxylon</i> (et à sous-bois ligneux dense).	85
Figure 26 : a) Forêt à <i>G. dewevrei</i> de terre ferme, b) Formation arborée à <i>Marantaceae</i> , lisière de forêt dense humide semi-décidue, et marécages de la Likouala-aux-Herbes.	86
Figure 27 : Les formations sur sols hydromorphes : a) Forêt périodiquement inondée à <i>L. alata</i> et à <i>M. purpurea</i> des clairières marécageuses de type éyanga, b) Forêt périodiquement inondée de la rivière Sangha, bouelet de terre ferme et banc de sable en saison d'étiage, c) Clairière marécageuse de type baï (Djadja) ceinturée par un peuplement de bahia <i>Hallea ciliata</i> à <i>Aframomum sp.</i> , d) Succession végétale d'une rive de la rivière Ndoki : respectivement la prairie aquatique, la raphiale à <i>R. hookeri</i> , la forêt marécageuse à <i>H. ciliata</i> et la forêt dense humide semi-décidue.	86
Figure 28 : Etude pédologique séquentielle à l'aide de la tarière, le cas des formations à <i>Marantaceae</i> . π = Sondage à la tarière pédologique. FAM = Formation arborée à <i>Marantaceae</i> , FCM : Forêt clairsemée à <i>Marantaceae</i> et FDM : Forêt dense à <i>Marantaceae</i> .	91
Figure 29 : a) Sondage à la tarière pédologique, b) Pédocomparateur (colonnes = sondages, lignes = profondeurs). Onze profondeurs sont systématiquement prélevées (de bas en haut) : 5 premiers centimètres (litière) et tous les 20 cm, de 20 cm à 2 m.	92
Figure 30 : Méthode pratique d'évaluation de la texture du sol au toucher sur un échantillon de sol réhumidifié (Coche & Laughlin, 1985).	93
Figure 31 : Localisation des quatre toposéquences et des six parcelles anthraco-archéologiques (d'après Cellule d'Aménagement-CIB).	95
Figure 32 : a) Fragments carbonisés de noix du palmier à huile <i>E. guineensis</i> , b) Horizon charbonneux.	97
Figure 33 : Localisation des 20 sites dédiés à la physico-chimie des sols et des 15 datations au carbone 14, et géologie du site d'étude.	97
Figure 34 : Toposéquences (L1 à 4) et grandes termitières épigées, le cours d'eau de L1 est représenté (lit mineur de 2 m de large), L2 est rehaussé de 10 m pour une meilleure visibilité du graphique.	100
Figure 35 : a) Termitière cathédrale de <i>Macrotermes</i> en pleine activité dans une jachère avec conduits d'aération à la base (Molembé, bord de Sangha), b) Grands et petits soldats de <i>Macrotermes</i> , c) Cheminée de termitière « champignon » de <i>Cubitermes forestière</i> en FDHS, d) Ouvrières de <i>Cubitermes</i> .	101
Figure 36 : Triangle textural des deux horizons de surface pour l'ensemble des échantillons pédologiques (2*20).	103
Figure 37 : a) Analyse en Composante Principale de 20 facteurs physico-chimiques des sols, b) Projection des deux horizons superficiels (H_1 & H_2) des 20 sites échantillonnés. L'axe 1 traduit une	

richesse en phosphore (+), l'axe 2, une richesse en bases échangeables (-). L'origine caractérise les sols plus pauvres en ces 2 éléments. _____	104
Figure 38 : Comparaison des principaux profils pédologiques sur sols alluvionnaires. Les horizons sont différenciés par leur couleur, l'abondance et la répartition des charbons de bois et d'autres éléments grossiers (graviers de quartz) et/ou des taches colorées. Le niveau de la nappe en étiage défini aussi le profil délavé en FLPI. _____	106
Figure 39 : Cumul des indices d'abondance de charbons pour la végétation de terre ferme et par classe de profondeur de 20 cm (20 = 1 à 20 cm, ..., 200 = 181 à 200 cm, n = 40 sondages à la tarière). _____	107
Figure 40 : Distribution actuelle du palmier à huile, <i>E. guineensis</i> (d'après Cellule d'Aménagement-CIB), noix datées et anciennes extensions de son aire d'après les noix de palme carbonisées retrouvées dans les sols et leur extrapolation à l'interfluve correspondant. _____	110
Figure 41 : Micrographie SEM de l'anatomie d'un charbon de bois, référence pour le type 6 (fragment 52.1), identifié en cf. <i>Erythrophleum</i> sp., a) Coupe transversale, b) Tangentielle, c) Radiale et d) Tangentielle (détail). _____	111
Figure 42 : Céramiques de cinq sites anthraco-archéologiques (P1 à P5). _____	114
Figure 43 : Schéma du réseau de placettes en trouée d'abattage (D'après Doucet, 2003b). Le schéma illustre le cas d'une FAM où le grand pied isolé abattu n'a entraîné aucun autre pied dans sa chute. Le tapis dense d'herbacées géantes recouvre aussi bien le « sous-bois » environnant non perturbé que la partie de la trouée relative aux rémanents de l'exploitation. L'emprise estimée pour cette trouée de 560 m ² est représentée en hachuré [$E_t = (21 \text{ placettes} \times 10 \text{ m}^2) + (14 \times 25 \text{ m}^2)$]. _____	126
Figure 44 : Schéma de synthèse de l'action sylvicole pilote de régénération assistée avec enrichissement le long des débardages récents au sein d'une poche de FOM. _____	128
Figure 45 : a) Mesure avec le pied à coulisse du diamètre au collet d'un plant introduit de <i>T. scleroxylon</i> , b) Rencontre de deux débardages sur une poche enrichie en FOM, et marquage individuel des plants. _____	128
Figure 46 : Localisation des placettes de régénération ligneuse sur débardage et en trouée d'abattage, et des trois sites d'essais sylvicoles (sept poches enrichies), et historique de l'exploitation forestière (d'après Cellule d'Aménagement-CIB). _____	129
Figure 47 : Diagramme d'ordination AC dans le plan factoriel des axes 1 et 2 pour les a) densités [tiges/100 m ²] des 316 taxons de la régénération ligneuse et pour les b) 629 placettes subdivisées en 12 groupes (4 végétations *3 milieux). _____	134
Figure 48 : a) Dégagement de <i>M. macrostachyum</i> en bordure de débardage, lors de l'installation de la poche Ibamba, b) Acajou, <i>K. anthotheca</i> , introduit en bordure de débardage après 2 ans, poche Ndoki, c) Wengué <i>M. laurentii</i> introduit après 1,5 ans, cassé par un éléphant à 2 ans, poche Bomassa 1. _____	149
Figure 49 : Schéma de l'évolution des tempéraments en fonction de l'éclairement et du stade de développement des principales espèces forestières (d'après Oldeman & Van Dijk, 1991 ; Doucet, 2003a). Les plages des six tempéraments se chevauchent, celles des héliophiles contrariées sont diminuées pour une meilleure lisibilité. _____	173
Figure 50 : Centres d'endémismes de la végétation forestière d'Afrique (D'après White 1979b, 1986), ZT : zones de transition périphériques. _____	175

9. Index des tableaux

Tableau 1 : Synthèse des résultats de l'ACD pour les quatre premiers axes (643 parcelles du peuplement ; 8,3 ha ; 355 espèces).	53
Tableau 2 : Importance relative et composantes des 11 espèces ligneuses prépondérantes en forêt périodiquement inondée de la rivière Sangha.	55
Tableau 3 : Importance relative et composantes des 16 espèces ligneuses prépondérantes en forêt marécageuse des petits cours d'eau forestiers.	56
Tableau 4 : Importance relative et composantes des 13 espèces ligneuses prépondérantes en forêt périodiquement inondée des clairières marécageuses de type éyanga.	57
Tableau 5 : Importance relative et composantes des 11 espèces ligneuses prépondérantes en forêt à <i>G. dewevrei</i> périodiquement inondée.	58
Tableau 6 : Importance relative et composantes des 14 espèces ligneuses prépondérantes en forêt à <i>G. dewevrei</i> de terre ferme.	59
Tableau 7 : Coefficients de corrélation de Spearman des composantes du milieu en forêts mixtes de terre ferme, corrélations significatives marquées *** à $p < 0,001$, ** à $p < 0,01$ et * à $p < 0,05$.	61
Tableau 8 : Comparaison des dix variables pour les sept groupes reconnus en forêts mixtes de terre ferme (\pm écart-type). Une même lettre associée à différents groupes indique des valeurs statistiquement identiques (test U de Mann-Whitney, $p < 0,001$).	63
Tableau 9 : Comparaison des valeurs moyennes \pm écart-types des paramètres de structure pour les sept groupements en forêts mixtes de terre ferme, $n=272$. Une même lettre associée à différents groupes indique des valeurs statistiquement identiques (test U de Mann-Whitney, $p < 0,001$).	67
Tableau 10 : Fréquences relatives de cinq traits fonctionnels du peuplement ligneux ($d_{hp} > 5$ cm) pour les trois groupes de forêts mixtes de terre ferme, $n=272$. Les codes 1.1, 1.2, etc. se réfèrent aux types définis à la Figure 21.	68
Tableau 11 : Richesse spécifique du peuplement : observée (S_{obs}) et nombre total d'espèces estimé par les indices S_{ICE} et $S_{Chao 2}$, pour les groupes de forêts mixtes de terre ferme ($d_{hp} > 5$ cm).	69
Tableau 12 : Fréquences absolues des chablis et des pistes d'éléphant au sein des trois groupes de forêts mixtes de terre ferme, $n=272$.	70
Tableau 13 : Synthèse des principales composantes floristiques, structurales et fonctionnelles définissant les dix formations végétales de la zone d'étude.	75
Tableau 14 : Caractéristiques des six parcelles anthraco-archéologiques.	94
Tableau 15 : Profil moyen de couleur des sols par formation végétale, basé sur les sondages à la tarière.	102
Tableau 16 : Profil textural moyen des sols par formation végétale, basé sur les sondages à la tarière.	102
Tableau 17 : Comparaison des valeurs moyennes des 20 facteurs physico-chimiques de l'horizon humique H_1 en fonction des six types forestiers de l'ACP. Les valeurs entre parenthèses représentent les écart-types des moyennes. Une même lettre associée à différents groupes indique des valeurs statistiquement identiques (test U de Mann-Whitney, $p < 0,05$).	105
Tableau 18 : Quinze datations ^{14}C de charbons fossiles des sols (en BP : Before Present) en fonction de leur âge, profondeur et type, formation végétale sondée et localisation.	109
Tableau 19 : Comparaison des traits des arbres provenant des types de charbons en fonction de la végétation.	112
Tableau 20 : Nombre de placettes par habitat et formation, superficie totale [m^2].	127
Tableau 21 : Comparaison de trois paramètres environnementaux en fonction de la formation et de l'habitat ($n = 668$). Les deux milieux perturbés sont âgés de un an.	132
Tableau 22 : Comparaison de trois paramètres environnementaux en fonction de l'ancienneté de la piste de débardage et de la formation ($n = 72$).	133
Tableau 23 : Synthèse des résultats de l'AC pour les quatre premiers axes (629 placettes de régénération, 316 taxons ligneux).	133
Tableau 24 : Résultats de l'Anova à deux critères (formation et perturbation) sur les coordonnées des placettes de la précédente AC.	136
Tableau 25 : Répartition des espèces indicatrices de la régénération ligneuse perturbée ou non par l'exploitation forestière en fonction de la formation végétale.	137
Tableau 26 : Effectifs initiaux des plants dégagés et introduits et surface régénérée estimée pour les sept poches enrichies.	139
Tableau 27 : Fréquences relatives de l'état sanitaire des plants en fonction de la durée du suivi et des poches enrichies (6012 plants).	140

<i>Tableau 28 : Comparaison des Accroissements Moyens Périodiques (AMP) en hauteur et en diamètre (\pm Intervalle de Confiance à 95%) des six espèces les plus abondantes, communes aux trois sites enrichis.</i>	141
<i>Tableau 29 : Répartition des effectifs de plants dégagés et introduits en fonction de l'espèce et de son tempérament face à la lumière (Ibamba).</i>	142
<i>Tableau 30 : Comparaison des Accroissements Moyens Périodiques (AMP) en hauteur et en diamètre des plants dégagés et/ou introduits pour les 17 espèces commerciales les plus abondantes (Ibamba).</i>	143
<i>Tableau 31 : Coûts (EUR) de l'action sylvicole pour un kilomètre de débardages enrichis</i>	144