

## Caractérisation de la mosaïque forestière et identification des espèces indicatrices en forêt tropicale humide d'Ipassa, Gabon

Obame Engone J. P.<sup>1</sup>, Legendre P.<sup>2</sup>, Bélanger L.<sup>3</sup>, Borcard D.<sup>2</sup> et Assame B. S.<sup>1</sup>

- (1) Département Exploitation Forestière et Technologie du bois, École Nationale des Eaux et Forêts, B. P. : 3960 Libreville, Gabon / e-mail : jprobame@outlook.com  
(2) Université de Montréal, Département de sciences biologiques, Canada  
(3) Université Laval, Département des sciences du bois et de la forêt, Canada

DOI : <http://doi.org/10.5281/zenodo.997545>

### Résumé

La présente étude a pour objectif d'analyser les stades de développement de la forêt et d'identifier les espèces indicatrices de ces différents milieux en forêt tropicale d'Ipassa. Nous avons choisi au hasard trois parcelles rectangulaires de 500 m x 20 m le long d'un transect de 5 km. Dans chaque parcelle, les stades de développement ont été décrits au sein de 50 sous-parcelles de 10 m x 20 m. Nous avons appliqué le test  $\chi^2$  de Pearson et le test FT de Freeman-Tukey pour comparer les stades de développement de la forêt. Chaque statistique FT a été évaluée au moyen

d'un test par permutation. Pour identifier les espèces indicatrices de chaque stade de développement, nous avons calculé la valeur indicatrice des espèces (indice IndVal) pour 182 espèces d'arbres trouvées dans les parcelles. Le test de Freeman-Tukey montre une différence significative dans la répartition des stades de développement. Les analyses ont identifié 30 espèces indicatrices de ces stades de développement, suggérant ainsi l'existence de liens déterministes entre les stades de développement de la forêt et certaines espèces caractéristiques.

**Mots clés :** Espèces indicatrices, forêt tropicale, stades de développement

### Abstract

This study aims at analysing the forest development phases and identify indicator species in the Ipassa rainforest. We randomly selected three rectangular plots of 500 m x 20 m along a 5 km transect. Development phases were described in the 50 sub-plots of 10 m x 20 m. We applied the Pearson  $\chi^2$  test and the Freeman-Tukey test (FT) to compare forest development phases. Each FT statistic was assessed using a permutation test. To identify indicator species of each

development phase, we calculated the indicator value index (IndVal) for the 182 tree species found in the plots. The Freeman-Tukey test showed a significant difference in the distribution of development phases. The analyses identified 30 indicator species of these development phases, showing evidence of deterministic links between forest development phases and some characteristic species.

**Keywords :** Indicator species, tropical forest, development phase

### 1. Introduction

Les forêts du Gabon, environ 22 millions d'hectares, comptent parmi les plus riches en biodiversité et sont encore presque intactes (Kamdem et al., 2006). Par rapport à celles des autres pays du bassin du Congo, les forêts gabonaises subissent moins de pressions anthropiques en raison des faibles densités de la population humaine (Laurance et al., 2006). De plus, la politique forestière gabonaise comporte des règles de gestion durable, avec l'obligation faite aux compagnies d'aménager les concessions forestières (Drouineau et Nasi, 1999). La connaissance de la biodiversité, des processus écologiques qui la maintient ainsi que

leur prise en compte en aménagement des forêts constituent les défis majeurs de la gestion durable des forêts gabonaises. En effet, la compréhension des processus écologiques et des structures forestières qui en résultent favorise la mise au point des modèles d'aménagement durable, permettant ainsi d'assurer le maintien de la biodiversité. Dans ce sens, le chablis est reconnu comme un mécanisme jouant un rôle clé dans la naissance des structures forestières et le maintien de la diversité floristique en forêt tropicale (Hubbell et al., 1999). Il crée des niches de régénération favorables aux espèces d'arbres (Sagar et al., 2003) et réinitialise les cycles sylvigénétiques. La théorie

sur les perturbations naturelles par chablis admet que l'ouverture de la canopée par un chablis survient souvent dans une forêt au bout d'un certain temps (Yamamoto, 2000). La trouée ainsi provoquée dans le couvert forestier par la chute d'un ou plusieurs arbres crée des conditions environnementales particulières (lumière, température, humidité) différentes de la forêt environnante (Yamamoto, 1992). La régénération des espèces héliophiles se produit dans ces trouées; certains individus de ces espèces d'arbres finissent par occuper la canopée. Ce processus qui se produit à l'échelle des peuplements complexifie la floristique et la structure forestière. Ainsi, pour Riéra et al. (1998), la forêt tropicale n'est plus considérée comme une entité homogène, mais plutôt comme un ensemble hétérogène de sous-unités d'âges, de structures, de compositions et de tailles variables. Whitmore (1975), Torquebiau (1981), Riéra (1983) rapportent que ces unités de végétation induites par les chablis suivent une séquence de développement dont chaque stade peut être caractérisée par ses composantes floristiques et physiologiques. Zang et al. (2005) ont ainsi décrit les « taches constitutives » de la mosaïque forestière de la forêt tropicale de montagne de l'île d'Hainan (sud de la Chine), mettant en évidence les proportions des différents stades de développement de la forêt. Riéra et al. (1998) ont également caractérisé la mosaïque forestière d'une forêt naturelle de Guyane Française, proposant ainsi une typologie d'unités de végétation sur la base des classes de diamètres. Plusieurs autres travaux ont aussi mis en lumière le rôle des chablis en forêt tropicale comme mécanisme générateur de structures forestières et de maintien de la diversité floristique (Pickett et White, 1985; Runkle, 1992; 1987; Bongers et al. 2009; Puerta-Piñero et al. 2013). Si le contrôle des chablis sur la structure et la composition forestière est fondé, on devrait s'attendre à distinguer des espèces d'arbres indicatrices associées aux différents stades de développement de la forêt qui en résultent. On sait que les perturbations naturelles par chablis favorisent les espèces héliophiles (Denslow, 1987); plusieurs espèces de plantes dépendent de ces différents milieux pour leur germination, leur croissance et leur survie (Grubb, 1977 ; Hartshorn, 1978). Il est également établi qu'en forêt gabonaise, les chablis élémentaires et les chablis partiels favorisent principalement la régénération d'espèces sciaphiles alors que les chablis complexes et les chablis multiples favorisent la régénération des héliophiles (Obame Engone, 2015). Malgré ces avancées, la connaissance des liens déterministes formels entre les stades de

développement de la forêt et les espèces d'arbres reste lacunaire. La présente étude cherche à combler ces lacunes de connaissances. Elle vise les objectifs suivants: 1) caractériser les stades de développement de la forêt, puis 2) identifier les espèces indicatrices de ces stades de développement. L'étude testera les deux hypothèses nulles (H0) suivantes : 1) les stades de développement de la mosaïque forestière d'Ipassa présentent des proportions semblables dans les différentes parcelles que nous avons étudiées et 2) aucune espèce indicatrice ne caractérise les différents stades de développement de la forêt.

En dehors de l'intérêt scientifique, l'étude des stades de développement constitutifs de la mosaïque forestière et de leurs liens déterministes avec les espèces d'arbres revêt un intérêt plus pratique. Outre le fait que les espèces indicatrices donnent un sens écologique à une typologie des sites, le suivi environnemental ainsi que les recherches touchant la conservation des espèces et l'aménagement des écosystèmes requièrent l'identification d'espèces indicatrices ou bioindicateurs des types d'habitats à conserver.

## 2. Matériel et Méthodes

### 2.1. Zone d'étude

L'étude a été conduite dans la Réserve de Biosphère d'Ipassa. Intégrée dans le Parc National d'Ivindo. La Réserve de Biosphère d'Ipassa se situe à 0034'51" latitude Nord et 12050'22" longitude Est dans le nord-est du Gabon, près de 8 km au Sud de la ville de Makokou. Elle couvre une superficie d'environ 10 000 hectares. Dédiée à la recherche depuis 1962 et classée Réserve de la Biosphère en 1983, la forêt d'Ipassa n'a jamais été soumise à l'exploitation industrielle du bois et reste l'une des dernières forêts primaires encore intactes du Gabon (UNESCO 1987), où les processus écologiques se déroulent naturellement sans perturbations humaines. En outre, la Réserve de Biosphère d'Ipassa se retrouve dans la « région naturelle des Plateaux du Nord et du Nord-Est » caractérisée par un cadre phytogéographique spécifique à la partie septentrionale du Gabon (Caballé et Fontès 1978). Ainsi, le site comporte une forêt dense humide sempervirente à *Scyphocephalum ochocoa* Warb., *Pycnanthus angolensis* (Welw.) Warb., *Pentaclethra eetveldeana* De Wild. & T.Durand., *Celtis* spp., *Gillettiodendron pierreanum* (Harms) J.Léonard et *Gilbertiodendron dewevrei* (De Wild.) J.Léonard. Ces groupes d'espèces s'accompagnent souvent de *Scorodophloeus zenkeri* Harms., *Santiria trimera* (Oliv.) Aubrév., *Panda oleosa* Pierre, *Fagara*

*macrophylla* (Oliv.) Engl., *Petersianthus macrocarpus* (P.Beauv.) Liben et *Baillonella toxisperma* Pierre. Le climat est de type équatorial avec deux saisons sèches et deux saisons de pluie. La pluviosité moyenne annuelle est de 1700 mm. La température moyenne annuelle est de 23,9°C avec un minimum mensuel en juillet de 21,6°C et un maximum en mai de 25,3°C. L'humidité relative de l'air est très élevée, avec une moyenne de 85%. La géologie est constituée en majorité des roches métamorphiques du Précambrien de base (Beaujour, 1971), alors que la géomorphologie du site se caractérise par une succession de plateaux et de vallées. Les sols de la Réserve sont constitués essentiellement de Ferrasols xanthiques (sols ferralitiques) qui occupent les plateaux et les bas de pentes. Les fonds de vallées sont couverts de Gleysols, alors que des Fluvisols sont observés sur les bords de l'Ivindo (Van Kekem, 1984).

## 2.2. Échantillonnage

Nous avons sélectionné un échantillon totalisant 3 hectares le long d'un transect de 5 km reliant la Station de Recherche d'Ipasa à la rivière Nyabaré. Au départ, le transect a été subdivisé en 10 parcelles de 500 m x 20 m, numérotées de 1 à 10. Nous avons ensuite choisi au hasard 3 parcelles. Chaque parcelle de 500 m x 20 m (1 ha) a ensuite été subdivisée en 50 sous-parcelles de 10 m x 20 m. Nous avons caractérisé les stades de développement dans chacune des sous-parcelles de 10 m x 20 m. Whitmore (1988) note qu'après la création d'un chablis, la surface affectée se reconstruit progressivement en passant par des stades successifs d'évolution. Il distingue ainsi les stades suivants : «gap phase», «building phase», «mature phase» et «degenerate phase». Nous adoptons cette typologie de stades de développement de la forêt et utilisons l'approche décrite ci-dessous adaptée de Zang et al. (2005). Pour démarquer ces stades sur le terrain, nous nous sommes également basés sur la notion de diamètre dominant. Schütz (1990) définit le diamètre dominant comme étant la moyenne des Diamètres à Hauteur de Poitrine des plus grosses tiges du collectif d'arbres par hectare. Nous avons déterminé le diamètre dominant en mesurant les arbres les plus gros dans un rayon d'environ 10 mètres à partir du milieu de chaque sous-parcelle de 10 m x 20 m. Cette valeur est relativement facile à estimer et elle reflète mieux la partie principale du collectif que le diamètre moyen de tous les arbres. Pour décrire les stades de développement dans chaque sous-parcelle de 10 m x 20 m, nous avons utilisé la typologie adaptée de Zang et al. (2005) qui suit:

- Stade de régénération (correspondant à Gap phase): ce stade se caractérise avant tout par la présence d'une trouée. La trouée est considérée au sens de Runkle (1992) comme une ouverture de la canopée qui a été créée par la mort d'un ou de plusieurs arbres. Outre la trouée, le stade de régénération est aussi caractérisé, d'une part par la présence au sol des arbres générateurs de la trouée, et d'autre part par un diamètre dominant des arbres les plus gros inférieur ou égal à 5 cm.
- Stade de consolidation (Building phase): à cette stade, les générateurs de trouées sont totalement décomposés et ne sont plus visibles au sol. La forêt atteint le stade perchis. Le diamètre dominant des arbres varie de plus de 5 cm à 40 cm. Tous les arbres sont en sous-étage comparés à ceux du voisinage.
- Stade de maturité (Mature phase): la majorité des arbres appartiennent à l'étage dominant et atteignent le sommet de la canopée. Le diamètre dominant des arbres varie de plus de 40 cm à 80 cm.
- Stade de vieille forêt (Old growth): la majorité des arbres de l'étage dominant sont de gros arbres. Le diamètre dominant se situe entre 80 cm à 120 cm. Ces gros arbres sont encore vigoureux et présentent de grosses cimes.
- Stade de décrépitude (Degenerate phase): les arbres de l'étage dominant sont de très gros arbres, soit des émergents qui dépassent la canopée. Ces gros arbres perdent leur vitalité et sont souvent sénescents, avec des feuilles éparses, de grosses branches cassées, un tronc creux pour certains. Le diamètre dominant des arbres dépasse 120 cm.

La première étape de la démarche a consisté à déterminer sur le terrain à quelle stade du cycle de la forêt appartient chaque sous parcelle de 10 m x 20 m. Pour ce faire, nous avons déterminé le diamètre dominant des arbres en mesurant au ruban dendrométrique les plus gros arbres de chaque sous parcelle dans un rayon de 10 m (à partir du milieu de la sous-parcelle), tout en notant les autres critères d'identification ci-dessus décrits. Ensuite, un recensement de tous les arbres dont le diamètre est supérieur ou égal à 5 cm a été effectué dans toutes les sous-parcelles contiguës de 10 m x 20 m, couvrant dans son entièreté chaque parcelle d'un hectare. Les diamètres ont été mesurés à 1,30 m au-dessus du sol. Sur les arbres ayant un contrefort, le diamètre a été pris à 30 cm au-dessus du contrefort. L'identification des espèces a été effectuée en collaboration avec les botanistes de la Station de la Recherche d'Ipasa. Pour les espèces dont l'identification était problématique,

des échantillons ont été collectés et déposés à l’Herbier National de Libreville (Gabon).

### 2.3. Analyses statistiques

Les données ont été compilées pour chaque sous-parcelle de 10 m x 20 m, de manière à conserver la flexibilité et pouvoir les regrouper en fonction des besoins de l’analyse ou les utiliser pour caractériser les trois grandes parcelles de 500 m x 20 m (1 ha).

#### 2.3.1. Comparaison des stades de développement des trois parcelles

Pour vérifier l’hypothèse d’une répartition en proportions égales des stades de développement entre les parcelles que nous avons étudiées, nous avons comparé les 3 parcelles après avoir rassemblé les données dans un tableau de contingence (5 stades de développement x 3 sites : tableau 1). Les données sur les stades de développement étant qualitatives (5 stades), nous avons appliqué successivement le test  $\chi^2$  de Pearson et le test de Freeman-Tukey qui permet de tester la signification des valeurs dans les cases individuelles du tableau. Cette approche est la plus adaptée pour les données qualitatives multidimensionnelles (Legendre et Legendre, 2012). Un test de  $\chi^2$  de Pearson a été appliqué au tableau de contingence pour évaluer l’indépendance entre les 3 sites et les stades de développement, avec mesure la contingence de chaque cellule.

$$\chi_r^2 = \sum_{\text{cellules}} \frac{(O_{ij} - E_{ij})^2}{E_{ij}}, \text{ où } (O_{ij} - E_{ij}) \quad \text{Eq. 1}$$

Après le rejet de l’hypothèse nulle du test  $\chi^2$  au seuil de signification  $\alpha = 0,05$ , la fréquence dans chaque cellule du tableau de contingence a été testée au moyen du test de Freeman-Tukey (Bishop et al., 1975), en utilisant la statistique suivante :

$$FT = \sqrt{O_{ij}} + \sqrt{O_{ij} + 1} - \sqrt{4E + 1} \quad \text{Eq. 2}$$

La valeur observée  $O_{ij}$  étant jugée significativement différente de la valeur attendue  $E_{ij}$  quand la valeur absolue de la statistique FT de la cellule  $(i,j)$  est plus grande que la valeur critique calculée par la formule suivante (Sokal et Rohlf, 1995):

$$FT_{\text{critique}} = \sqrt{\nu \chi_{[\alpha, \nu]}^2 / (\text{no. cellules})} \quad \text{Eq. 3}$$

(avec  $\alpha = 0,05$  et  $\nu$  le nombre de degrés de liberté du tableau de contingence). La signification du  $\chi^2$  de Pearson a été testée au moyen d’un test par permutation (9999 permutations). Les calculs ont été effectués à l’aide du logiciel R version 3.0.3 (R Core Team, 2014).

#### 2.3.2. Identification des espèces indicatrices

Pour identifier les espèces indicatrices de chaque stade de développement, nous avons calculé la valeur indicatrice (statistique IndVal de Dufrene et Legendre, 1997) de chacune des 182 espèces dans les 5 types de forêt. Cet indice est défini de la façon suivante pour chaque espèce  $j$  dans chaque groupe  $k$  d’une partition des observations :

$$INDVAL_{kj} = A_{kj} B_{kj} \quad \text{Eq. 4}$$

où

$$A_{kj} = N_{\text{individus}_{kj}} / N_{\text{individus}^+_k} \quad \text{Eq. 5}$$

et

$$B_{kj} = N_{\text{sites}_{kj}} / N_{\text{sites}^+_k} \quad \text{Eq. 6}$$

Dans la formule de  $A_{kj}$ ,  $N_{\text{individus}_{kj}}$  est l’abondance moyenne de l’espèce  $j$  dans les sites du groupe  $k$  et  $N_{\text{individus}^+_k}$  est la somme des moyennes des abondances de l’espèce  $j$  dans les divers groupes. Dans la formule de  $B_{kj}$ ,  $N_{\text{sites}_{kj}}$  est le nombre de sites dans le groupe  $k$  où l’espèce  $j$  est présente et  $N_{\text{sites}^+_k}$  est le nombre total de sites dans le groupe.  $B_{kj}$  est maximum quand l’espèce  $j$  est présente dans tous les sites du groupe  $k$ .  $A_{kj}$  est une mesure de la spécificité basée sur les valeurs d’abondance, alors que  $B_{kj}$  est une mesure de la fidélité calculée à partir des données de présence. Les groupes sont constitués par les 5 stades de développement de la forêt décrits dans la méthodologie. La valeur indicatrice d’une espèce  $j$

**Tableau 1 : Contingence associant les trois parcelles d'1 ha et les cinq stades de développement**

	Parcelle 1	Parcelle 2	Parcelle 3
Stade de régénération	13	26	14
Stade de consolidation	5	8	3
Stade de maturité	14	8	15
Stade de vieille forêt	4	1	3
Stade de décrépitude	14	7	15

**Tableau 2 : Test de Freeman-Tukey dans les cellules individuelles du tableau de contingence, en gras les valeurs significatives supérieures au seuil critique ( $\chi^2$  critique : 1,431)**

Stades de développement	Parcelle 1	Parcelle 2	Parcelle 3
Stade de régénération	1,118	1,830	0,851
Stade de consolidation	0,040	1,103	0,994
Stade de maturité	0,520	1,266	0,778
Stade de vieille forêt	0,820	1,001	0,316
Stade de décrépitude	0,615	1,526	0,873

pour une partition est la plus grande valeur de  $IndVal_{kj}$  observée dans les différents groupes  $k$  de la partition. Les calculs de l'indice  $INDVAL$  ont été réalisés avec le logiciel R en utilisant la bibliothèque *indicspecies* (De Cáceres et Jansen, 2011).

### 3. Résultats

#### 3.1. Analyse des stades de développement de la forêt

Pour l'ensemble du territoire étudié (3 ha), sur 150 sous-parcelles de 200 m<sup>2</sup>, on observe qu'environ 35% des taches de la mosaïque forestière sont au stade de régénération, 11 % au stade de consolidation, 25% au stade de maturité, 5% au stade de vieille forêt et 24% au stade de décrépitude. Pris ensemble, les stades de forêts ayant atteint la maturité (stades de maturité, de vieille forêt et de décrépitude: 54%) prédominent dans cette forêt. Ces différents stades de développement mettent en évidence, au sein de chaque parcelle étudiée, un assemblage de petites taches de forêts imbriquées, d'âges et de tailles variées, constituant ainsi la mosaïque forestière.

#### 3.2. Comparaison des stades de développement

Le test  $\chi^2$  de Pearson a permis de rejeter l'hypothèse d'indépendance entre les stades de développement et les 3 sites ( $p = 0,045 < 0,05$ ). Une analyse comparative plus détaillée des fréquences des stades

de développement à l'aide du test de Freeman-Tukey (tableau 2) montre une différence significative des fréquences pour certains stades de développement. Dans la parcelle 2, la fréquence du stade de régénération est significativement plus élevée que ne voudrait l'hypothèse nulle d'une répartition uniforme des fréquences entre les parcelles alors que dans cette même parcelle, le stade forêt en décrépitude est sous-représenté.

#### 3.3. Espèces indicatrices des stades de développement

Quatre des cinq stades de développement de la forêt qui viennent d'être analysés sont caractérisés par des espèces indicatrices. En effet, les calculs de valeur indicatrice (indice  $IndVal$ ) ont identifié plusieurs espèces indicatrices associées aux différents stades de développement de la forêt. Le tableau 3 présente les espèces indicatrices identifiées, les valeurs de l'indice ainsi que la signification du test par permutation. Le stade de régénération comporte cinq espèces indicatrices, constituées d'espèces héliophiles dépendantes des chablis (*Harungana madagascariensis* Lam. ex Poir., *Musanga cecropioides* R. Br., *Macaranga barteri* Müll. Arg., *Porterandia cladantha* (K. Schum.) Keay, *Nauclea diderrichii* (De Wild. & T. Durand) Merr.). Six espèces caractéristiques ont été identifiées pour le stade

Tableau 3: Espèces indicatrices des stades de développement de la forêt

Stade de régénération			Stade de consolidation			Stade de maturité			Stade vieille forêt		
Espèce	<i>IndVal</i>	<i>p. value</i>	Espèce	<i>IndVal</i>	<i>p. value</i>	Espèce	<i>IndVal</i>	<i>p. value</i>	Espèce	<i>IndVal</i>	<i>p. value</i>
<i>Harungana madagascariensis</i>	0.661	0.005 **	<i>Baphia leptobotrys</i>	0.667	0.005 **	<i>Filacopsis discophora</i>	0.416	0.010 **	<i>Petersianthus macrocarpus</i>	0.935	0.005 **
<i>Musanga cecropioides</i>	0.661	0.005 **	<i>Hymenoclea pellegrii</i>	0.512	0.010 **	<i>Thomandersia congolana</i>	0.370	0.005 **	<i>Piptadeniastrum africanum</i>	0.866	0.005 **
<i>Macaranga barteri</i>	0.594	0.005 **	<i>Irvingia gabonensis</i>	0.482	0.040 *	<i>Diospyros picatorvia</i>	0.316	0.020 *	<i>Dialium dunklagei</i>	0.866	0.005 **
<i>Nauclea diderrichii</i>	0.354	0.020 *	<i>Napoleona vogelii</i>	0.388	0.025 *	<i>Dicrananthes benhamianus</i>	0.283	0.050 *	<i>Drypetes gosswileri</i>	0.857	0.005 **
<i>Porterandia cladantha</i>	0.354	0.020 *	<i>Berlinia bracteosa</i>	0.361	0.025 *				<i>Cylicodiscus gabonensis</i>	0.853	0.005 **
			<i>Calpocalyx brevibracteatus</i>	0.346	0.035 *				<i>Panicum pedicellaris</i>	0.526	0.005 **
									<i>Grewia coriacea</i>	0.512	0.005 **
									<i>Trichilia prieuriana</i>	0.510	0.005 **
									<i>Albizia adianthifolia</i>	0.500	0.010 **
									<i>Anthoantha pynaertii</i>	0.500	0.010 **
									<i>Coelocaryon preussii</i>	0.500	0.020 *
									<i>Octolobus spectabilis</i>	0.494	0.010 **
									<i>Treculia africana</i>	0.466	0.010 **
									<i>Angylocalyx pynaertii</i>	0.427	0.025 *
									<i>Diospyros crassiflora</i>	0.417	0.035 *

*IndVal* : valeur indicatrice d'une espèce; *p. value* : probabilité associée à un test de signification; codes de la signification: \*\*\* 0.01 \*\* 0.05

de consolidation, dont une espèce semi-héliophile (*Irvingia gabonensis* (Aubry-Lecomte ex O'Rorke) Baill), trois sciaphiles modérés (*Baphia leptobotrys* Harms, *Hymenostegia pellegrini* (A. Chev.) Léonard., *Berlinia bracteosa* Benth.) et deux sciaphiles (*Napoleona vogelii* Hook. & Planch., *Calpocalyx brevibracteatus* Harms). Le stade de maturité, quant à lui, comporte quatre espèces indicatrices au nombre desquelles on relève deux espèces sciaphiles (*Thomandersia congolana* De Wild. & T. Durand., *Diospyros piscatoria* Gürke) et deux espèces semi-héliophiles (*Fillaeopsis discophora* Harms Fill., *Distemonanthus benthamianus* Baill.). Le stade de vieille forêt compte 15 espèces indicatrices. Parmi ces espèces, on distingue 4 semi-héliophiles (*Petersianthus macrocarpus* (P.Beauv.) Liben., *Piptadeniastrum africanum* (Hook. f.) Brenan., *Trichilia prieuriana* A.Juss., *Treculia africana* Desc.), sept semi-sciaphiles (*Cylicodiscus gabunensis* Harms., *Pancovia pedicellaris* Radlk. & Gilg., *Grewia coriacea* Mast., *Albizia adianthifolia*, *Anthonotha pynaertii* (De Wild.) Exell & Hillc., *Coelocaryon preussii* Warb. *Drypetes gossweileri* S. Moore) et quatre sciaphiles (*Dialium dinklagei* Harms, *Octolobus spectabilis* Welw., *Angylocalyx pynaertii*, *Diospyros crassiflora*). Les stades de consolidation, de maturité et de vieille forêt ont des espèces indicatrices aux traits fonctionnels variés. Par rapport aux autres stades, le stade de vieille forêt comporte un nombre plus élevé d'espèces indicatrices. Aucune espèce n'est indicatrice du stade de décrépitude.

#### 4. Discussion

##### 4.1. Stades de développement

Le test  $\chi^2$  de Pearson permet de rejeter l'hypothèse nulle ( $H_0$ ) d'indépendance statistique entre les stades de développement et les 3 parcelles. Le test de Freeman-Tukey réalise une analyse plus détaillée: il met en évidence une répartition particulière des stades de développement dans la parcelle 2 qui possède davantage de trouées en régénération et moins de forêts en décrépitude que les deux autres parcelles. Il est possible que ces 3 parcelles n'aient pas la même histoire sur le plan écologique. La hausse des fréquences des phases de régénération observée dans la parcelle 2 peut être associée aux processus écologiques en œuvre dans les forêts en décrépitude. Selon la théorie de la mosaïque cyclique en forêt tropicale (Mueller-Dombois, 1991), le stade de décrépitude s'accompagne de chablis qui initient les processus de succession (Guariguataa et Ostertag, 2000; Zang, 2005), entretenant ainsi la dynamique

forestière. Les inégalités observées dans la répartition des stades de développement au sein de la parcelle 2 seraient donc liées à ces processus dynamiques. Dans ce sens, Oldeman (1983), Riéra et al., (1998) confirment que, les chablis ainsi que les processus de succession gouvernent la dynamique forestière. Résultat de cette dynamique, la forêt tropicale humide est constituée d'un assemblage d'unités élémentaires différentes qui peuvent être identifiées par leur architecture et leur composition floristique (Puig, 2001). Nos résultats soulignent par ailleurs la prédominance des taches de forêts matures (stade de maturité, vieilles forêts et forêt en décrépitude) dans cette forêt. Les observations de Torquebiau (1986) en forêt tropicale de Sumatra et Kalimantan (Indonésie) ont aussi confirmé que les stades de maturité occupent les plus grandes surfaces au sein de la mosaïque forestière tropicale. Notre étude révèle par ailleurs qu'une bonne partie de la surface forestière échantillonnée est occupée par des trouées en cicatrisation. Ce constat peut être justifié par la fréquence élevée de chablis et la vitesse de renouvellement très courte décrites dans la forêt d'Ipasa par Florence (1981). Il apparaît donc que la forêt d'Ipasa présente une mosaïque spatiale de stades de développements variés qui se succèdent de manière cyclique dans le temps ; processus qu'ont décrit Whitmore (1975) et Oldeman (1983). Chaque éco-unité commence par un stade dynamique, se poursuit par des stades de maturation et s'achève par un stade de dégénérescence (Puig, 2001). Notre étude n'a cependant pas analysé la structure forestière, la composition et la succession au sein des différents stades de développement recensés.

##### 4.2. Les espèces indicatrices

Le calcul de l'indice IndVal de Dufrêne et Legendre met en évidence la présence de 30 espèces d'arbres indicatrices des stades de développement de la forêt. Les espèces héliophiles dépendantes des trouées créées par les chablis sont bien connues des écologistes des forêts tropicales. Certaines espèces identifiées dans notre étude sont fréquemment présentes dans des forêts perturbées (*Harungana madagascariensis* Lam. ex Poir., *Musanga cecropioides* R. Br., *Macaranga barteri* Müll. Arg.), notamment chablis et les jachères forestières (Kahn, 1981). Avec nos résultats, on comprend à présent qu'en dehors de ces milieux perturbés, les autres stades de développement de la forêt ont aussi des espèces indicatrices qui leurs sont associées. Il est possible qu'un mécanisme particulier maintienne ces espèces au sein de ces stades de développement. Les mécanismes qui lient les trouées et les espèces héliophiles dépendantes sont

abondamment décrits dans la littérature scientifique (Brokaw, 1985; Yamamoto, 2000; Zang et al., 2005). Par contre, peu d'informations sont disponibles sur les mécanismes qui assurent le maintien des espèces indicatrices des autres stades de développement de la forêt. Pascal (1995), Pélissier (1997) et Loffeier (1989) ont décrit les mécanismes de substitution ainsi que le glissement progressif d'unités d'organisation circulaires. Ces mécanismes pourraient constituer un début d'explication justifiant le maintien de certaines espèces indicatrices dans les taches de forêt non perturbées par les chablis. Par ailleurs, le nombre élevé d'espèces indicatrices observé dans les taches de vieille forêt laisse penser que ce stade de développement aurait une spécificité écologique particulière. Certains travaux démontrent en effet que les vieilles forêts comportent une diversité spécifique élevée associée à la complexité structurale de ce type de milieu (Lindenmayer et al., 2000). La diversité des structures et des microclimats dans une forêt ancienne fournit des niches pour un large éventail d'organismes. Denslow (2000) a d'ailleurs montré que la diversité des espèces en forêt tropicale est corrélée avec la variation structurale des stades de développement de la forêt : elle est faible dans les jeunes forêts, mais augmente avec le développement des différents stades du peuplement et la mise en place de la mosaïque forestière.

## 5. Conclusion

L'étude montre que la mosaïque forestière d'Ipassa est caractérisée par un assemblage de stades de développement. Dans cette mosaïque forestière, les stades de forêts matures (stades de maturité, de vieille forêt et de décrépitude) prédominent. On relève également que les stades de vieilles forêts comportent une large gamme d'espèces indicatrices, constituant ainsi des refuges exceptionnels de biodiversité au sein de la mosaïque forestière. Dès lors, ces îlots de vieilles forêts revêtent une haute valeur écologique et devraient faire partie des séries de conservation lors de l'affectation des terres au sein des concessions forestières sous aménagement. En dehors des espèces héliophiles qui sont caractéristiques des forêts perturbées, l'étude met en évidence l'existence d'espèces indicatrices pour les autres stades de développement de la forêt. Cette connaissance peut avoir des applications en aménagement des forêts. En effet, la présence et la densité de ces espèces indicatrices peuvent servir de curseur pour le suivi de la diversité floristique dans les forêts soumises à l'exploitation industrielle du bois. La connaissance

que nous avons obtenue sur la mosaïque forestière peut aussi inspirer les pratiques sylvicoles qui permettent de maintenir un entremêlement de différents stades de développement, notamment par l'exploitation d'un pourcentage de la surface forestière à une fréquence donnée, inspirées des patrons observés dans la mosaïque forestière. Toutefois, des études plus approfondies méritent d'être réalisées pour mieux comprendre la mosaïque forestière et le rôle écologique des stades de développement. De telles études devraient intégrer les éléments de structure, de composition, de diversité spécifique, de succession ainsi que l'évolution de la dynamique forestière des éco-unités.

## Bibliographie

**Beaujour, A. (1971).** Notice explicative, Makokou-Ouest et carte géologique de reconnaissance au 1/50000. Ministère des Mines, des Ressources Hydrauliques et de l'Énergie, Gabon.

**Bishop, Y.M.M., Fienberg, S.E., and Holland, P.W. (1975).** Discrete multivariate analysis, theory and practice. *MIT Press, Cambridge, Massachusetts*, 557 p.

**Bongers, F., Poorter, L., Hawthorne, W.D., and Douglas, Sheil. (2009).** The intermediate disturbance hypothesis applies to tropical forests, but disturbance contributes little to tree diversity. *Ecology Letters*, 12: 798-805

**Brokaw, N.V.L. (1985).** Treefalls, regrowth, and community structure in tropical forests. In: Pickett, S.T.A. and P.S. White (eds). *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press, New York, p. 53-69.

**Caballé, G., et Fontès, J. (1978).** Les inventaires forestiers au Gabon: applications à la phytogéographie. *Bois et Forêts des Tropiques*, 178 : 15-33.

**De Cáceres, M., and Jansen, F. (2011).** Indicspecies: Functions to assess the strength and significance of relationship of species site group associations. R package version 1.6.0. <http://cran.r-project.org/web/packages/indicspecies/>.

**Denslow, J.S. (1987).** Tropical rainforest gaps and tree species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18: 431-451.

**Denslow, J.S. (2000).** Patterns of structure and diversity across a tropical moist forest chronosequence. In: *Proceedings IAVS symposium*. *Opulus Press. Uppsala*, p. 237-241.

**Drouineau, S., Nasi, R. (1999).** L'aménagement

- forestier au Gabon, historique, bilan, perspectives. *FORAFRI*. 64 p.
- Dufrêne, M., and Legendre, P. (1997).** Species assemblages and indicators species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs*, 67: 345-366.
- Guariguata, M.R., and Ostertag, R. (2000).** Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management*, 148:185-206
- Grubb, P.J. (1977).** The maintenance of species richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Reviews*, 52:107-145.
- Hartshorn, G.S. (1978).** Treefalls and tropical forest dynamics. In P.B. Tomlinson and M.H. Zimmermann, ed. *Tropical trees as living systems*. Cambridge Univ. Press, London, p. 617-638.
- Hubbell, S. P., Foster, R. B., O'Brien, S. T., Harms, K. E., Condit, R., Wechsler, B., Wright, S. J., Loo de Lao, S. (1999).** Light-gap disturbances, recruitment limitation and tree diversity in a Neotropical Forest. *Science*, 283 (5401): 554-557.
- UNESCO, MAB, ECOTROP, IRET. (1987).** Makokou Gabon. Une station de recherche en écologie forestière tropicale. *Présentation et publications* (1962-1986). UNESCO, Paris, 55 p.
- Kahn, F. (1981).** La reconstitution de la forêt tropicale humide après culture traditionnelle (sud-ouest de la Côte d'Ivoire). *Doctorat de 3e cycle en écologie*, Université Orsay-Paris XI, 178 p.
- Kamdem-Toham, A., D'Amico, J., Olson, D., Blom, A., Trowbridge, L., Burgess, N., Thieme, M., Abell, R., Caroll, R.W., Gartlan, S., Langrand, O., Mussavu, R.M., O'Hara, D. and Strand, H. (2006).** A vision for biodiversity conservation in Central Africa : biological priorities for conservation in the Guinean-Congolian Forest and Freshwater Region. *WWF.Washington*.
- Laurance, W., Alonso, A., Lee, M., and Campbell, P. (2006).** Challenges for forest conservation in Gabon, Central Africa. *Futures*, 38: 454-470.
- Legendre, P., and Legendre, L., (2012).** Numerical ecology, 3rd English ed. *Elsevier Science BV*, Amsterdam. xvi + 990 p.
- Lindenmayer, D.B., Margules, C.R., and Botkin, D.B. (2000).** Indicators of biodiversity for ecologically sustainable forest management. *Conservation Biology*, 14:941-950.
- Loffeier, M.E. (1989).** Sylviculture et sylvigénèse en forêt sempervirente du Coorg (sud-ouest de l'Inde), *Travaux de la Section Scientifique et Technique, tome XXVI*, Institut français de Pondichéry, 211p.
- Mueller-Dombois, D. (1991).** The mosaic theory and the spatial dynamics of natural dieback and regeneration in Pacific forests. *Ecological Studies*, 85: 46-60.
- Obame Engone, J.P. (2015).** Structure spatiale et dispersion des communautés d'arbres en forêt tropicale humide du Gabon : rôle des facteurs édaphiques et du gradient de chablis. *Thèse de doctorat*, Université Laval, Québec, 149 p.
- Oldeman. (1983).** Tropical rain forest architecture, sylvigenesis and diversity In Sutton, S.L., Whitmore, T.C. et Chadwick, A.C. Tropical rain forest ecology and management, British Ecological Society, Blackwell-Oxford. *Special Publication n02*, p. 139-150.
- Pascal, J.P. (1995).** Quelques exemples de problèmes posés à l'analyste et au modélisateur par la complexité de la forêt tropicale humide. *Terre et Vie*, 50: 237-249.
- Pélissier, R. (1997).** Hétérogénéité spatiale et dynamique d'une forêt dense humide dans les Ghâts occidentaux de l'Inde. Institut français de Pondichéry, *Publications du Département d'Écologie*, tome 37, 148 p.
- Pickett, S.T.A. and White, P.S. (1985).** The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Academic Press, New York, 457 p.
- Puerta Piñero, C., Muller-Landau, H.C., Calderón, O. and Wright, S.J. (2013).** Seed arrival in tropical forest Treefall gaps. *Ecology* 94 (7): 1552-1562.
- Puig, H. (2001).** La forêt tropicale humide. Belin, Paris, 448 p.
- R., Core, Team. (2014).** R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.
- Riéra, B. (1983).** Chablis et cicatrization en forêt guyanaise. *Thèse de 3e cycle*, Université Paul Sabatier, Toulouse.
- Riéra, B., Pélissier, R., Houllier, F. (1998).** Caractérisation d'une mosaïque forestière et de sa dynamique en forêt tropicale humide sempervirente. *Biotropica*, 30 (2): 251-260.
- Runkle, J. R. (1992).** Guidelines and sample protocol for sampling forest gaps, USDA Forest Service, *Pacific Northwest Research Station*, 44 p.
- Sagar, R., Raghubanshi, A.S. and Singh, J.S. (2003).**



Tree species composition, dispersion and diversity along a disturbance gradient in a dry tropical forest region of India. *Forest Ecology and Management*, 186 : 61-71.

**Schütz, J.P. (1990).** Principes d'éducation des forêts. *Presses Polytechniques et Universitaires Romandes*, Lausanne, 243 p.

**Sokal, R.R., Rohlf F.J. (1995).** Biometry: the principles and practices of statistics in biological research. 3rd ed. W. H. Freeman and Co., New York, 887 p.

**Torquebiau, E. (1981).** Analyse architecturale de la forêt de Los Tuxtlas (Veracruz), Mexique. *USTIL*. Montpellier, 185 p.

**Torquebiau, E. (1986).** Mosaic patterns in Dipterocarp forest in Indonesia and their implication for practical forestry. *Journal of Tropical Ecology* 2: 301-325.

**Van, Kekem, A.J. (1984).** Étude pédologique de la réserve de la biosphère de M'passa. Makokou, Gabon. Unesco, *Programme on Man and the Biosphere (MAB)*, 34 p.

**Whitmore, T. C. (1975).** Tropical rain forest of the far east. *Commonwealth Forestry Institute Paper* 46. 282 p.

**Whitmore, T. C. (1988).** Tropical rain forests in the Far East. Second edition, *Oxford Science Publications*, 352p.

**Yamamoto, S.I. (1992).** The gap theory in forest dynamics. *Botanical Magazine*, 105: 375-380

**Yamamoto, S.I. (2000).** Forest gap dynamics and tree regeneration. *Journal of Forest Research*, 5: 223-229.

**Zang, R., Tao, J., Li C. (2005).** Within community patch dynamics in a tropical montane rain forest of Hainan Island, South China. *Acta Oecologica*, 28: 39-48.