

Structure spatiale des trois espèces les plus abondantes dans la Réserve Forestière de la Yoko, Ubundu, République Démocratique du Congo

S. Kumba^{1*}, H. Nshimba², L. Ndjele², C. De Cannière¹, M. Visser¹ & J. Bogaert³

Mots clés : Structure spatiale- Voisin le plus proche- Mode de dispersion de diaspores- Réserve Forestière de la Yoko

Keywords : Spatial pattern- Nearest-neighbor- Diaspore dispersal mode- Yoko Forest Reserve

Résumé

La structure spatiale des espèces est l'un des paramètres clés en écologie pour la compréhension des processus écologiques et du fonctionnement des écosystèmes forestiers. Cette étude analyse la structure spatiale de trois espèces végétales à l'échelle locale. Il s'agit notamment de *Gilbertiodendron dewevrei* (De Wild) J. Léonard, *Scorodophloeus zenkeri* Harms et *Uapaca guineensis* Mull. Arg., avérées plus abondantes à la suite d'un inventaire forestier dans la Réserve Forestière de la Yoko en République Démocratique du Congo. La méthode de Clark et Evans et celle de Hines et Hines, basées sur des distances entre voisins les plus proches ont été utilisées. L'analyse a été réalisée dans deux parcelles de taille différente : 6,25 et 25 ha dans la même zone d'étude. La méthode de Clark et Evans a fait apparaître une distribution aléatoire dans la parcelle de 6,25 ha et une distribution agrégée dans celle de 25 ha, et ceci pour les trois espèces. La T-Square Sampling Procedure associée au test statistique de Hines et Hines a révélé une distribution agrégée aux deux étendues pour les trois espèces. Il ressort de cette étude que la structure agrégée est le principal modèle spatial observé chez les espèces les plus abondantes de la Réserve Forestière de la Yoko. Les conditions du milieu combinées au mode de dispersion des diaspores caractérisée par des faibles distances pourraient expliquer la distribution agrégée de ces espèces. La méthode de Clark et Evans s'est avérée sensible à l'effet de l'étendue inventoriée lors de l'analyse de la structure spatiale. En effet, la distribution aléatoire observée sur 6,25 ha est devenue agrégée après augmentation de l'étendue à 25 ha. Parce que moins sensible au changement de l'étendue, la T-Square Sampling Procedure

apparaît plus adaptée pour l'analyse de la structure spatiale des espèces de cette forêt.

Summary

Spatial Pattern of the Three Most Abundant Species in the Yoko Forest Reserve, Ubundu, Democratic Republic of the Congo

The spatial pattern of species is one of the key parameters studied in ecology for the understanding of the ecological processes and functioning of forest ecosystems. This study analyzes the spatial pattern of three plant species at a local scale: *Gilbertiodendron dewevrei* (De Wild) J. Léonard, *Scorodophloeus zenkeri* Harms and *Uapaca guineensis* Müll. Arg., for which a forest inventory in the Yoko Forest Reserve in the Democratic Republic of the Congo showed that they were characterized by a high abundance. The methods of Clark and Evans and of Hines and Hines, based on the distances between nearest neighbors, were used. The analysis was carried out in two plots of different sizes: 6.25 and 25 ha. The method of Clark and Evans showed a random distribution for the 6.25 ha plot and an aggregated distribution at 25 ha, and this for all three species. The T-Square Sampling Procedure associated with the statistical test of Hines and Hines revealed an aggregated distribution for the two plot sizes and for all three species. It appears from this study that the aggregated distribution is the main spatial pattern observed for the most abundant species of the Yoko Forest Reserve. Environmental conditions combined with the seed dispersal mode characterized by weak distances could explain this aggregated distribution. The method of Clark and Evans proved to be sensitive to the effect of the extent of the plot. Indeed, the random distribution

1 Université Libre de Bruxelles, Ecole Interfacultaire de Bioingénieurs, Service d'Ecologie du Paysage et Systèmes de Production Végétale, Bruxelles, Belgique.

2 Université de Kisangani, Faculté des Sciences, Laboratoire d'Ecologie et Gestion de la Biodiversité Végétale, Kisangani, République Démocratique du Congo.

3 Université de Liège, Gembloux Agro-Bio Tech, Unité Biodiversité et Paysage, Gembloux, Belgique.

* Auteur correspondant : E-mail : sylvakulubemba@yahoo.fr

observed for a 6.25 ha plot has changed to an aggregated distribution after the extent was increased to 25 ha. Because less sensible to the plot size, the T-Square Sampling Procedure

appears more suitable for spatial pattern analysis of species in this forest.

Introduction

La structure spatiale des espèces représente l'arrangement spatial des individus dans la forêt et constitue un thème central en écologie (34). Plusieurs travaux ont montré comment l'analyse de la structure spatiale pouvait servir de description des peuplements forestiers, mais aussi donner des pistes pour l'étude de leur dynamique (33). La compréhension précise des structures spatiales forestières est l'une des clés pour la gestion durable des forêts hétérogènes (17, 35). Connaître la structure spatiale des individus en forêts hétérogènes peut améliorer la connaissance de ces milieux et la compréhension des processus écologiques qui y interviennent (29, 35). La recherche de l'information spatiale pour chaque espèce arborescente est de plus en plus considérée par les aménagistes et les forestiers comme un moyen d'améliorer la gestion et/ou la conservation des essences forestières tropicales (48).

En écologie, on reconnaît classiquement dans le plan horizontal d'un espace géographique trois types de distributions spatiales d'éléments ponctuels: aléatoire, agrégée et uniforme ou régulière (9, 26). Suivant l'emplacement des individus dans l'espace, trois types de configurations spatiales sont possibles selon la probabilité qu'un autre individu puisse se trouver à proximité. Pour une distribution aléatoire, la probabilité est non affectée, elle est augmentée pour une distribution agrégée et enfin réduite pour une distribution uniforme (4, 29).

Les causes de la distribution spatiale des espèces sont multiples. Les unes endogènes, de nature biologique, sont liées à la compétition, à la reproduction, aux relations entre plantes et animaux et à la régénération des espèces. Les autres causes sont exogènes, de nature pédologique, topographique, ou encore climatique (21, 43). La structure spatiale des arbres est de ce fait considérée comme le résultat des interactions entre les individus (concurrence, etc.) et leur environnement. Ce dernier comprend des facteurs biotiques (les pollinisateurs, les agents pathogènes et les herbivores) et abiotiques (la géologie, la topographie et le climat) (12).

La Réserve Forestière de la Yoko regorge d'importantes essences forestières dont la conservation ou l'exploitation nécessite des informations sur leur organisation spatiale ainsi que leur écologie. De nombreuses études avancent une prédominance de la répartition agrégée pour la majorité des espèces de forêts tropicales (5), et pour la plupart des espèces structurantes (7, 8, 18). Dans la Réserve Forestière de la Yoko en R.D. Congo, peu d'études ont été réalisées sur l'analyse de la structure spatiale des espèces et les connaissances sur ce thème ne sont que fragmentaires.

La présente étude cherche à fournir des réponses aux questions suivantes: quels sont les modèles de distribution spatiale pour les espèces les plus abondantes de la Réserve Forestière de la Yoko? Y a-t-il un lien entre le mode de dispersion de l'espèce et la structure spatiale observée? Le changement de l'étendue inventoriée lors de l'analyse peut-il modifier la distribution spatiale de l'espèce? Laquelle de deux méthodes des distances entre voisins les plus proches, la technique de Clark et Evans et celle de la *T-Square Sampling Procedure* de Hines et Hines, est plus adaptée pour l'analyse de la distribution spatiale des espèces dans les conditions de la Réserve Forestière de la Yoko? Les résultats obtenus sont pertinents pour la gestion et la conservation des espèces abondantes de la Réserve Forestière de la Yoko.

Matériel et méthodes

Site d'étude

Cette étude a été menée dans la Réserve Forestière de la Yoko située à 32 km de la ville de Kisangani sur la rive gauche du fleuve Congo, dans le territoire d'Ubundu en Province Orientale de la R.D. Congo (0°29'10"N ; 25°28'91"E). L'altitude moyenne de la région est de 435 m et le climat est de type Af selon la classification de Köppen (32). La température moyenne oscille autour de 25°C et les précipitations annuelles varient de 1500 à 2000 mm avec une moyenne de 1750 mm. Tout au long de l'année, la région est marquée par une longue saison des pluies interrompue par deux petites saisons sèches: la première allant de décembre à janvier et la seconde de juin à août (32). La

végétation est une forêt dense humide semi-décidue (2, 3, 25).

Choix des espèces étudiées

L'inventaire forestier a été réalisé sur une parcelle de 25 ha dans la Réserve Forestière de la Yoko. Tous les arbres dont le diamètre, à hauteur de la poitrine (Dhp), est supérieur à 10 cm ont été mesurés, identifiés, numérotés et marqués. Les trois espèces les plus abondantes en nombre d'individus ont été retenues et ont fait l'objet d'analyse de leur structure spatiale. Le type de diaspores et le mode de dispersion ont été déterminés suivant la classification de Dansereau & Lems (11) (Tableau 1).

Approches méthodologiques et modèles statistiques

Pour tester l'effet de l'étendue inventoriée sur la distribution spatiale des espèces, l'analyse de la structure spatiale a été réalisée sur deux parcelles : de 6,25 et 25 ha. Nous avons de ce fait établi une parcelle de 6,25 ha (250 m x 250 m) laquelle a été agrandie à 25 ha (500 m x 500 m).

Il existe plusieurs techniques pour caractériser la distribution spatiale des arbres dans la forêt (30). Dans le cadre de la présente étude, nous avons utilisé deux méthodes basées sur la mesure des distances entre voisins les plus proches. Il s'agit de la Nearest-Neighbor Method associée au test de Clark et Evans (6, 35) et la *T-Square Sampling Procedure* associée au test de Hines et Hines (19, 15). Elles testent l'hypothèse d'une distribution aléatoire. Les deux techniques sont peu complexes dans la pratique, peu coûteuses et ne nécessitent que la mesure des distances entre tous les arbres. Ces mesures ont été faites à l'aide d'un mètre laser (Leica Disto A5).

La méthode du plus proche voisin de Clark et Evans est basée sur la densité de la population à étudier (4). La distance entre un individu et son voisin le plus proche (r_i) est mesurée pour tous les individus se trouvant dans la zone d'étude. L'indice d'agrégation de Clark et Evans (R) est obtenu par

le rapport entre la distance moyenne observée (\bar{r}_o) et la distance attendue jusqu'au voisin le plus proche (\bar{r}_e).

Clark et Evans (6) ont défini les valeurs de l'indice d'agrégation (R) pour caractériser la distribution spatiale. La distribution est aléatoire si la valeur de l'indice est égale à 1 ; elle est agrégée lorsqu'elle est inférieure à 1 et tend vers 0 ; pour une distribution uniforme, l'indice s'approche d'une limite supérieure d'environ 2,15 (6, 35, 41). Un test de significativité a été réalisé pour vérifier si la distribution observée était différente ou non de la distribution aléatoire. Selon Clark et Evans (6), pour que la différence soit significative, la déviation standard normale doit être comprise entre 1,96 et 2,58. Si elle est supérieure à 1,96, il y a une déviation de la distribution observée au niveau de significativité $\alpha=0,05$. Et si de plus, elle est supérieure à 2,58, on a une déviation de la distribution au niveau de significativité $\alpha=0,01$. La déviation standard normale (C) est obtenue par :

$$C = \frac{\bar{r}_o - \bar{r}_e}{S_r} \quad (I)$$

où S_r , l'erreur standard de la distance au voisin le plus proche, est calculée comme suit :

$$S_r = \frac{0,26136}{\sqrt{n\varphi}} \quad (II)$$

avec n et φ respectivement le nombre et la densité d'individus dans la zone d'étude. La distance attendue au voisin le plus proche (\bar{r}_e) est obtenue par :

$$\bar{r}_e = \frac{1}{2\sqrt{\varphi}} \quad (III)$$

La *T-Square Sampling Procedure* est une méthode d'échantillonnage ne se basant pas sur la densité de la population. Cette technique est utilisée lorsqu'on ne dispose pas d'une carte de la population ou de la végétation à étudier (4). Dans ce cas, des positions aléatoires sont choisies dans

Tableau 1
Famille, type et mode de dispersion des diaspores et densité des trois espèces les plus abondantes (Réserve Forestière de la Yoko, Ubundu, R.D. Congo).

| Espèce | Famille | Diaspore | Mode de dispersion | Densité (nombre d'individus. ha ⁻¹) | |
|----------------------------------|---------------|------------|--------------------|---|-------|
| | | | | 6,25 ha | 25 ha |
| <i>Gilbertiodendron dewevrei</i> | Fabaceae | Ballochore | Autochore | 64,96 | 66,08 |
| <i>Scorodophloeus zenkeri</i> | Fabaceae | Ballochore | Autochore | 99,68 | 97,48 |
| <i>Uapaca guineensis</i> | Euphorbiaceae | Sarcochore | Zoochore | 29,44 | 30,08 |

la zone d'étude. Pour chaque position aléatoire (x), deux mesures de distance sont prises : la première mesure est la distance de la position aléatoire (x) à l'individu le plus proche (y) de la même espèce ; la seconde mesure est la distance entre (y) et son voisin de la même espèce (z) le plus proche à condition que l'angle formé par xyz soit supérieur à 90° . Si le voisin le plus proche ne se trouve pas à l'intérieur de cet angle, la distance avec un autre voisin est recherchée de sorte à satisfaire cette condition. La procédure est répétée pour une série de positions aléatoires dans la zone d'étude (4).

Sur base des données issues de cette méthode, le test de Hines et Hines (h_T) est utilisé pour tester l'hypothèse d'une distribution aléatoire dans la population (19). Il est obtenu par :

$$h_T = \frac{2n \left\{ 2 \sum (x_i^2) + \sum (z_i^2) \right\}}{\left\{ (\sqrt{2} \sum x_i) + \sum z_i \right\}^2} \quad (IV)$$

avec n la taille de l'échantillon (le nombre de points aléatoires); x_i la distance entre le point aléatoire et l'individu le plus proche et z_i la *T-square distance* entre l'individu et le voisin le plus proche.

Pour une distribution aléatoire, la valeur du test est de 1,27 ; des valeurs inférieures à 1,27 indiquent une distribution uniforme, et des valeurs supérieures à 1,27 indiquent une distribution agrégée. Le résultat de ce test est évalué par rapport à des valeurs critiques dans la table de Hines et Hines afin de tester la significativité statistique (1, 19).

Résultats

Les inventaires forestiers réalisés dans les 25 ha ont montré que *Gilbertiodendron dewevrei*, *Scorodophloeus zenkeri* et *Uapaca guineensis* étaient les plus abondantes sur les 169 identifiées dans le milieu d'étude. Les pourcentages de densité étaient respectivement de 18,8%, 27,7% et 8,5%. Elles ont de ce fait été retenues pour l'analyse de leurs structures spatiales. La détermination du mode de dispersion a montré que *Gilbertiodendron dewevrei* et *Scorodophloeus zenkeri* sont autochores car elles éjectent seules leurs graines. Leurs diaspores sèches et charnues déhiscentes tombent sous l'arbre reproducteur et ne disséminent pas loin au-delà de la limite du houppier de la plante mère. *Uapaca guineensis* est une espèce zoochore, ses diaspores possèdent une enveloppe tendre et sont charnues indéhiscentes. La dispersion de ses graines est assurée par les animaux (Tableau 1).

Indice d'agrégation de Clark et Evans

L'indice d'agrégation a donné des valeurs inférieures à 1 pour les trois espèces dans la parcelle de 6,25 ha (Tableau 2).

La distance moyenne observée est inférieure à la distance attendue pour toutes les trois. Elle est 4% plus petite qu'attendue pour *Gilbertiodendron dewevrei*, 1% plus petite qu'attendue pour *Scorodophloeus zenkeri* et 2% pour *Uapaca guineensis*, ce qui pourrait indiquer une distribution agrégée.

Néanmoins pour confirmer ces résultats, le test de signification pour l'éloignement de la distribution aléatoire a été réalisé. Il a révélé que la distribution trouvée pour les trois espèces n'est pas significativement différente d'une distribution aléatoire car les valeurs obtenues de la déviation standard ne dépassent pas le seuil de significativité (Tableau 2).

Les valeurs de l'indice d'agrégation de Clark et Evans obtenues dans la parcelle de 25 ha sont inférieures à 1. La distance moyenne observée pour les trois espèces est inférieure à la distance attendue. Elle est 33% plus petite qu'attendue pour *Gilbertiodendron dewevrei*, 24% plus petite qu'attendue pour *Scorodophloeus zenkeri* et 28% plus petite qu'attendue pour *Uapaca guineensis*, ce qui indique une distribution agrégée pour toutes les trois espèces.

Le test de significativité a confirmé ces résultats en montrant que la distribution observée pour les trois espèces est significativement différente d'une distribution aléatoire ($p < 0,01$; Tableau 2).

Test de Hines et Hines

Le test de Hines et Hines appliqué aux trois espèces pour l'étendue inventoriée de 6,25 ha a donné des valeurs supérieures à 1,27 (Tableau 3). Lorsque ces résultats sont évalués par rapport à des valeurs critiques dans le tableau de Hines et Hines, le test révèle qu'il y a une différence significative avec la distribution aléatoire au niveau $\alpha = 0,05$. Les trois espèces montrent une distribution agrégée.

La structure n'a pas changé après augmentation de l'étendue inventoriée à 25 ha. Elle est restée agrégée pour les trois espèces. Les valeurs obtenues sont supérieures à 1,27. Lorsqu'elles sont comparées à des valeurs critiques dans le tableau de Hines et Hines, elles confirment une distribution agrégée significativement différente d'une distribution aléatoire ($p < 0,05$; Tableau 3).

Tableau 2
Paramètres calculés pour la méthode de Clark et Evans (Réserve Forestière de la Yoko, Ubundu, R.D. Congo).

| Paramètres calculés | <i>Gilbertiodendron dewevrei</i> | <i>Scorodophloeus zenkeri</i> | <i>Uapaca guineensis</i> |
|--|----------------------------------|-------------------------------|--------------------------|
| | | | 6,25 ha |
| <i>n</i> | 406 | 623 | 184 |
| φ (nombre d'individus. m ⁻²) | 0,006 | 0,009 | 0,003 |
| $r_{i,min}$ (m) | 1,00 | 0,90 | 1,61 |
| $r_{i,max}$ (m) | 10,20 | 15,42 | 15,12 |
| \bar{r}_o (m) | 6,87 | 5,52 | 9,80 |
| \bar{r}_e (m) | 7,14 | 5,56 | 10,00 |
| <i>R</i> | 0,96 | 0,99 | 0,98 |
| <i>S_r</i> | 0,17 | 0,11 | 0,35 |
| <i>C</i> | 1,57 | 0,36 | 0,57 |
| | | 25 ha | |
| <i>n</i> | 1652 | 2437 | 752 |
| φ (nombre d'individus. m ⁻²) | 0,007 | 0,009 | 0,003 |
| $r_{i,min}$ (m) | 0,81 | 0,62 | 1,24 |
| $r_{i,max}$ (m) | 17,24 | 12,32 | 11,53 |
| \bar{r}_o (m) | 3,99 | 3,95 | 6,57 |
| \bar{r}_e (m) | 5,97 | 5,21 | 9,13 |
| <i>R</i> | 0,67 | 0,76 | 0,72 |
| <i>S_r</i> | 0,07 | 0,05 | 0,17 |
| <i>C</i> | 28,28** | 26,00** | 15,05** |

n : nombre d'individus dans la zone d'étude; φ : densité de la population ; $r_{i,min}$ et $r_{i,max}$: distance minimale et maximale au voisin le plus proche ; \bar{r}_o : distance moyenne observée jusqu'au voisin le plus proche; \bar{r}_e : distance attendue jusqu' au voisin le plus proche ; *R* : indice d'agrégation ; *S_r* : erreur standard de la distance attendue jusqu'au voisin le plus proche ; *C* : déviation standard normale, ** = $p < 0,01$.

Tableau 3
Paramètres calculés pour la T-Square Sampling Procedure (Réserve Forestière de la Yoko, Ubundu, R.D. Congo).

| Espèce | Superficie inventoriée | | | |
|----------------------|------------------------|----------------------|----------|----------------------|
| | 6,25 ha | | 25 ha | |
| | <i>n</i> | <i>h_T</i> | <i>n</i> | <i>h_T</i> |
| <i>G. dewevrei</i> | 51 | 1,34* | 211 | 1,33* |
| <i>S. zenkeri</i> | 88 | 1,33* | 349 | 1,30* |
| <i>U. guineensis</i> | 31 | 1,36* | 131 | 1,32* |

n : nombre de positions aléatoires dans la zone d'étude ; *h_T* : test statistique de Hines et Hines ; * = $p < 0,05$.

Discussion

La distribution agrégée, modèle de répartition spatiale chez les espèces abondantes de la Yoko

Les résultats obtenus montrent dans l'ensemble une distribution agrégée pour les trois espèces étudiées. Ces résultats rejoignent plusieurs études qui ont mis en évidence une prédominance des espèces à répartition agrégée dans les forêts tropicales (5, 8, 24). Nshimba (32) a utilisé la méthode de Clark et Evans pour caractériser la structure spatiale de *Gilbertiodendron dewevrei*

dans la forêt inondée de l'île Mbiye aux environs de Kisangani. Il a trouvé une structure agrégée pour une parcelle de 3 ha avec l'indice d'agrégation égal à 0,93, ce qui est proche d'une distribution aléatoire. Pour notre étude dans la Réserve forestière de la Yoko, où l'étendue inventoriée est sur une terre ferme, nous avons trouvé pour la même espèce une structure aléatoire avec l'indice d'agrégation 0,96 pour 6,25 ha et une agrégation sur 25 ha avec l'indice d'agrégation égal à 0,67.

La différence pour les deux études pourrait se justifier d'abord par le milieu d'étude et ensuite la superficie inventoriée, qui ne sont pas les mêmes dans les deux cas. Selon une étude antérieure, *Gilbertiodendron dewevrei* préfère les sols sablonneux de la partie orientale de la cuvette centrale où elle constitue des peuplements pratiquement purs en terre ferme, bien qu'on la retrouve également à proximité des cours d'eau et dans les bas-fonds humides (32).

Les trois espèces agrégées ont montré des densités très élevées dans la forêt étudiée. *Scorodophloeus zenkeri* est largement présente dans la partie sud de la Réserve Forestière de la Yoko, ce qui classe la végétation étudiée dans le groupe de forêts mésophiles semi-caducifoliées à

Scorodophloeus zenkeri (23). La distribution agrégée de *Scorodophloeus zenkeri* et *Uapaca guineensis* pourrait se justifier par les conditions du milieu qui seraient favorables à leur croissance et leur développement. Au Gabon, Reitsma (37) qui n'a pas utilisé les mêmes techniques que nous, n'a pas révélé dans son étude des distributions aléatoires ou régulières. Par contre des distributions agrégées ont été trouvées dans tous les sites.

Le mode de dispersion des diaspores, principal facteur endogène induisant la structure spatiale des espèces

La position des individus dans l'espace dépend en partie du mode de dissémination des graines de l'espèce (7, 22, 31). Pour certains auteurs (38, 42), les espèces disséminées à courte distance sont de 20 à 50 m du tronc du semencier quelque soit le mode de dispersion. Nous avons constaté dans l'ensemble que les distances maximales obtenues entre voisins les plus proches sont très courtes. Elles n'excèdent pas 20 m pour les espèces étudiées (Tableau 2). Elles sont plus courtes d'autant que l'agrégation des individus est plus importante.

L'agrégation apparaît comme la conséquence de la faible distance à laquelle les graines sont dispersées (20). De ce fait, le mode de dispersion des diaspores d'une espèce serait le principal facteur endogène responsable de sa structure spatiale (20, 31). Pour ce qui concerne le type de diaspores, la Réserve Forestière de la Yoko est dominée dans l'ensemble et en termes d'importance par les sarcochores (3). Cependant, les ballochores viennent en seconde position et prédominent chez les Caesalpinioideae (26).

Des résultats similaires ont été trouvés dans d'autres forêts d'Afrique Centrale, au Gabon et en République Centrafricaine (13, 47). La plupart des études concernant la ballochorie ont montré que la dispersion des graines pour ce mode est limitée. Elle s'effectue à de très faibles distances, généralement sous le pied du producteur (13). En forêt guyanaise selon Forget (16), les graines de l'espèce autochore *Eperua falcata* (Caesalpinaceae), sont dispersées jusqu'à 30 m du pied porteur lors de l'éclatement des gousses, avec une majorité des graines à moins de 10 m (près de 60%) soit approximativement sous la couronne. Pour De Foresta *et al.* cités par Traissac (42), la distance de dispersion est de quelques mètres pour les graines autochores, à plusieurs centaines de mètres pour des dispersions par des oiseaux, chauves-souris, etc.

Cependant, le mode de dispersion n'est pas l'unique facteur qui explique la structure spatiale des espèces. D'autres facteurs écologiques tels que le sol et la topographie seraient vraisemblablement impliqués dans le mode d'agrégation des espèces (43). Cela est probablement le cas dans notre étude pour *Uapaca guineensis* (Euphorbiaceae). Cette espèce est sarcochore et a montré une distribution agrégée. L'agrégation pourrait dans ce cas s'expliquer par les conditions d'habitat qui seraient favorables à son installation.

D'autres études ont par ailleurs relevé l'influence des mycorhizes pour expliquer le comportement grégaire observé chez certaines espèces (Fabaceae ; ballochores ectomychoriziens) de forêts tropicales (27, 39). La structure spatiale d'une population résulte de trois facteurs (44) : sa structure spatiale propre liée à son mode de dissémination (22, 38), sa réponse aux conditions environnementales (7, 18, 36) et ses interactions avec les autres espèces qui dépendent des distances.

L'échelle spatiale, facteur limitant pour la méthode de Clark et Evans

Nous avons voulu tester si le changement de l'étendue inventoriée lors d'analyse pouvait modifier la structure spatiale des espèces. Nous avons trouvé que la méthode de Clark et Evans est sensible à l'effet de l'étendue. L'analyse de la distribution spatiale réalisée avec cette méthode sur 6,25 ha, a indiqué une structure aléatoire pour les trois espèces. Lorsque l'étendue a été augmentée à 25 ha pour la même zone d'étude, la structure a changé et les trois espèces ont révélé une distribution agrégée. Goreaud (17) souligne que la caractérisation d'une répartition spatiale dépend de l'échelle d'observation à laquelle on se place. En effet, l'étendue ou l'échelle spatiale pourrait influencer l'observation de la distribution spatiale de l'espèce selon qu'elle est petite ou grande (10, 14). Une espèce peut avoir une distribution agrégée à grande étendue ou échelle, alors qu'en diminuant la zone d'étude la distribution change (Figure 1).

La T-Square Sampling Procedure, méthode adaptée pour l'analyse de la structure spatiale.

Les deux méthodes appliquées dans cette étude ont en général abouti à des résultats similaires. Bien que la méthode de Clark et Evans ait indiqué une distribution aléatoire dans la petite zone, elle a cependant montré une structure agrégée dans la grande zone.

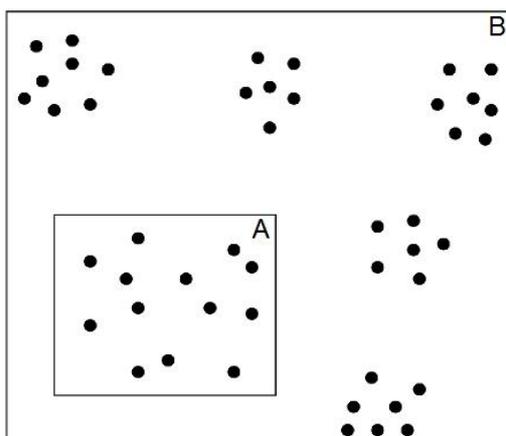


Figure 1 Illustration d'effet de l'étendue ou d'échelle sur la structure spatiale des éléments du paysage. A. L'environnement apparaît homogène, on observe une distribution aléatoire. B. L'environnement devient hétérogène et on observe une distribution agrégée. [D'après (10)].

La méthode de Clark et Evans qui se base sur la densité des individus de la population dont la zone d'étude délimitée est un quadrat, demande de maximaliser le nombre d'observations afin de bien réaliser les tests statistiques. La détermination de la taille de carré (ou quadrat) est une décision cruciale pour l'analyse de la structure spatiale (40). Le test de Clark et Evans tient compte de la taille de quadrat (étendue) qui influe directement sur la densité c'est-à-dire le nombre d'individus par rapport à la surface d'étude. Dès lors, il vaut mieux échantillonner avec des carrés trop grands qu'avec des carrés trop petits afin d'éviter d'avoir un faible nombre d'individus qui biaiserait la méthode.

D'autre part, cette technique exige de créer une marge autour de la zone étudiée pour que la méthode ne soit pas biaisée car des individus situés à proximité de la limite de la zone étudiée ont tendance à avoir des voisins plus proches à l'extérieur de la zone. Sans cette marge, le test régularise les distributions ; une distribution agrégée sera évaluée comme étant aléatoire, une distribution aléatoire comme étant uniforme (4, 40, 45). Ce biais est important pour de petites populations ($n < 100$). Pour notre étude, la marge n'avait pas été créée étant donné que le nombre d'individus pour les populations étudiées était supérieur à 100 (Tableau 2).

La *T-Square Sampling Procedure* associée au test de Hines et Hines ne se base pas sur la densité pour analyser la structure spatiale. Cette méthode a indiqué une distribution agrégée aux deux étendues considérées dans cette étude. Elle est facile à

appliquer même si l'échantillon à analyser ne renferme que peu de positions aléatoires. Le test de Hines et Hines ne tient compte que de la taille de l'échantillon qui correspond au nombre de positions aléatoires réalisées dans la zone d'étude. La méthode a été moins sensible à l'effet d'étendue inventoriée comparativement à celle de Clark et Evans. Bien qu'il y ait eu changement d'étendue, la structure n'a pas changé. De tout ce qui précède, nous estimons que la *T-Square Sampling Procedure* apparaît adaptée, et simple à mettre en œuvre pour l'analyse de la structure spatiale des espèces dans les conditions de la Réserve Forestière de la Yoko. Cette observation a été aussi faite par Erfanifard (15) qui a comparé les deux techniques en forêt tropicale de Zagros en Iran.

Conclusion

Cette étude a montré que les espèces les plus abondantes dans la Réserve Forestière de la Yoko sont distribuées en agrégats. Elle rejoint les études de nombreux chercheurs qui avancent une prédominance de la répartition agrégée pour la majorité d'espèces de forêts tropicales. L'agrégation observée est en partie liée au mode de dispersion de diaspores de ces espèces. Mais ce facteur endogène ne peut à lui seul être responsable du comportement grégaire.

La structure spatiale étant la résultante des facteurs biotiques et abiotiques interagissant dans l'écosystème, les conditions du milieu auxquelles sont soumises les espèces seraient grandement impliquées dans cette agrégation. Par ailleurs, la détermination de la taille de l'échantillon, ou de l'étendue inventoriée à considérer lors de l'analyse de la structure spatiale reste encore un objet de discussion.

Les espèces révélées agrégées à l'issue de cette étude, sont par leur densité, structurantes des forêts de la Réserve Forestière de la Yoko. Elles représentent l'essentiel de la biomasse végétale et constituent l'ossature de la majorité des forêts aux environs de Kisangani dans le territoire d'Ubundu en Province Orientale. Ces résultats nous ont permis d'acquérir en partie une connaissance de leur écologie et doivent être pris en compte dans l'élaboration du plan d'aménagement de ces forêts, cela en vue de la conservation de la biodiversité et exploitation de ces espèces.

Dans l'optique d'une gestion et d'une conservation durables des espèces abondantes de la Réserve Forestière de la Yoko, il s'avère nécessaire que des études portant sur le sol et la topographie soient réalisées. Ceci permettrait d'acquérir des

informations nécessaires sur leur écologie et d'améliorer la compréhension des processus écologiques qui influencent leur structure spatiale.

Remerciements

Les auteurs remercient la Coopération Technique Belge et le Fonds David et Alice Van Buuren.

Références bibliographiques

- Assunção R.M. & Reis I.A., 2000, Testing spatial randomness: A comparison between T2 methods and modifications of the angle test. *Braz. J. Prob. Stat.* **14**, 71-86.
- Aubreville A., 1957, Accord à Yangambi sur la nomenclature des types africains, de végétation. *Bois For. Trop.* **51**, 23-27.
- Boyemba B.F. 2011, Ecologie de *Pericopsis elata* (Harms) Van Meeuwen (Fabaceae), arbre de forêt tropicale africaine à répartition agrégée. Thèse de doctorat, Université Libre de Bruxelles, 181 p.
- Bütler R., 2000, Analyse de la distribution spatiale d'objets dans un paysage. Fiche d'enseignement, Laboratoire de Gestion des Ecosystèmes (GECOS), Lausanne, 18 p.
- Chao W.-C., Wu S.-H., Lin H.-Y., Hsieh C.-F. & Chao K.J., 2007, Distribution patterns of tree species in the Lanjenchi lowland Rain Forest. *Taiwania*, **52**, 343-351.
- Clark J.P. & Evans C.F., 1954, Distances to nearest neighbour as a measure of spatial relationships in population. *Ecology*, **35**, 445-453.
- Collinet F., 1997, Essai de regroupement des principales espèces structurantes d'une forêt dense humide d'après l'analyse de leur répartition spatiale. Forêt de Paracou, Guyane. Thèse de Doctorat de l'Université Claude Bernard Lyon I, 313 p.
- Condit R., Hubbel S.P., Baker P., Bunyavejchewin S., Gunatilleke N., Foster R.D., Itoh A., Lafrankie J.V., Lee H.S., Losos E., Manokatan N., Sukumar R.Q. & Yamakura T., 2000, Spatial patterns in the distribution of tropical tree species. *Science*, **288**, 1414-1418.
- Dajoz R., 2003, Précis d'écologie. Dunod, Paris, 615 p.
- Dale M.R.T., 1999, Spatial pattern analysis in plant ecology. Cambridge University Press, Cambridge, 326 p.
- Dansereau P. & Lems K., 1957, The grading of dispersal types in plant communities and their ecological significance. Institut Botanique de l'Université de Montréal, 52 p.
- Dessard H., Picard N., Pélissier R. & Collinet-Vautier F., 2004, Spatial pattern of the most abundant tree species. *Ecol. Manage. Neotrop. Rainfor.* 117-190.
- Doucet J.-L., 2003, L'alliance délicate de la gestion forestière et de la biodiversité dans les forêts du centre du Gabon. Thèse de doctorat, Faculté Universitaire des Sciences Agronomiques de Gembloux, Belgique, 323 p.
- Dungan J.L., Perry J.N., Dale M.R.T., Legendre P., Citron-Pousty S., Fortin M.-J., Jakomulska A., Miriti M. & Rosenberg M.S., 2002, A balanced view of scale in spatial statistical analysis. *Ecography*, **25**, 626-640.
- Erfanifard Y., Feghhi J., Zobeiri M. & Namiranian M., 2008, Comparison of two distance methods for forest spatial pattern analysis. *J. Applied Sci.* **8**, 152-157.
- Forget P.-M., 1989, La régénération naturelle d'une espèce autochore de la forêt guyanaise: *Eperua falcata* Aublet (Caesalpinaceae). *Biotropica*, **2**, 115-125.
- Goreaud F., 2000, Apports de l'analyse de la structure spatiale en forêt tempérée à l'étude et la modélisation des peuplements complexes. Thèse de doctorat en Sciences Forestières, ENGREF, 362 p.
- He F., Legendre P. & LaFrankie J.V., 1997, Distribution patterns of tree species in a Malaysian tropical rain forest. *J. Veg. Sci.* **8**, 105-114.
- Hines W.G.S. & Hines R.J., 1979, The Eberhardt statistic and the detection on nonrandomness of spatial point distributions. *Biometrika*, **66**, 73-79.
- Hubbell S.P., 2001, The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Princeton University Press, Oxford, 375 p.
- Hsieh C.-F., Sun I.-F. & Yang C.-C., 2000, Species composition and vegetation pattern of a lowland rain forest at the Nanjenshan LTER Site, southern Taiwan. *Taiwania*, **45**, 107-119.
- Jesel S., 2005, Ecologie et dynamique de la régénération de *Dicorynia guineensis* (Caesalpinaceae) dans la forêt guyanaise. Thèse de Doctorat, INRA, Paris-Grignon, 307 p.
- Lebrun J. & Gilbert G., 1954, Une classification écologique des forêts du Congo. Publication INEAC, Série Sc. **63**, 89 p.
- Li L., Huang Z., Ye W., Cao H., Wei S., Wang Z., Lian J., Sun F.-I., Ma K. & He F., 2009, Spatial distributions of tree species in a subtropical forest of China. *Oikos*, **118**, 495-502.
- Lomba B.L & Ndjele M.-B., 1998, Utilisation de la méthode de transect en vue de l'étude de la phytodiversité dans la Réserve de Yoko (Ubundu, R.D. Congo). Université de Kisangani, Ann. Fac. Sci. **11**, 35-46.
- Mc Elhinny C., Gibbons P., Brack C. & Bauhus J., 2005, Forest and woodland stand structural complexity: its definition and measurement. *For. Ecol. Manage.* **218**, 1-24.
- McGuire K.L., 2007, Common ectomycorrhizal networks may maintain monodominance in a tropical rain forest. *Ecology*, **88**, 567-574.
- McNab W.H., Greenberg C.H. & Berg E.C., 2004, Landscape distribution and characteristics of large hurricane-related canopy gaps in a southern Appalachian watershed. *For. Ecol. Manage.* **196**, 435-447.
- Mitchell A., 2005, The ESRI Guide to GIS analysis: Volume 2, Spatial measurements and statistics and zeroing. In: *Geographic information systems at work in the community*, 190 p.
- Motz K., Sterba H. & Pommerening A., 2010, Sampling measures of tree diversity. *For. Ecol. Manage.* **260**, 1985-1996.
- Muller-Landau H.C., 2002, Assessing recruitment limitation: concepts, methods and case studies from a tropical forest. In: D.J. Levey, W.R. Silva & M. Galetti, (Eds), *Seed Dispersal and Frugivory: Ecology, Evolution and Conservation*. CAB International, Oxfordshire, UK, 35-53.
- Nshimba S.W.M., 2008, Etude floristique, écologique et phytosociologique des forêts de l'île Mbiye à Kisangani, R.D. Congo. Thèse de doctorat, Université Libre de Bruxelles, Belgique, 271 p.
- Paluch J.G. & Bartkovicz L.E., 2004, Spatial interactions between Scots pine (*Pinus sylvestris* L.), common oak (*Quercus robur* L.) and silver birch (*Betula pendula* Roth.) as investigated in stratified stands in mesotrophic site conditions. *For. Ecol. Manage.* **192**, 229-240.
- Pitman, Nigel C.A., John W.T., Miles R.S., Percy N.V., David A.N., Carlos E.C., Walter A.P. & Milton A., 2001, Dominance and distribution of tree species in upper Amazonian terra firme forests. *Ecology*, **82**, 2101-2117.
- Pommerening A., 2006, Evaluating structural indices by reversing forest structural analysis. *For. Ecol. Manage.* **224**, 266-277.
- Puig H., 2002, La forêt tropicale humide. Editions 34. Belin, Paris, 448 p.
- Reitsma J.M., 1988, Végétation forestière du Gabon. The Tropenbos Foundation, 142 p.
- Sabatier D., 1983, Fructification et dissémination en forêt Guyanaise. L'exemple de quelques espèces ligneuses.

- du Languedoc.
39. Selosse M-A., Richard F., He X. & Simard S.W., 2006, Mycorrhizal networks: des liaisons dangereuses? *Trends Ecol. Evol.* **21**, 621-628.
 40. Sinclair D.F., 1985, On tests of spatial randomness using mean nearest neighbour distance. *Ecology*, **66**, 1084-1085.
 41. Sterba H. & Zingg A., 2006, Distance dependent and distance independent description of stand structure. *Allg. Forst-Jagdztg.* **8**, 169-176.
 42. Traissac M.S., 2003, Dynamique spatiale de *Vouacapoua americana* (Aublet), arbre de forêt tropicale humide à répartition agrégée. Thèse de doctorat, Université Claude Bernard-Lyon 1, France.
 43. Toledo M., Pena-Claros M., Bongers F., Alarcon A., Balcazar
Distribution patterns of tropical woody species in response to climate and edaphic gradients. *J. Ecol.* **100**, 253-263.
 44. Wagner H.H., 2004, Direct multi-scale ordination with canonical correspondence analysis. *Ecology*, **85**, 342-351.
 45. Wong D.W.S & Lee J., 2005, Statistical analysis of geographic information with Arc view GIS and Arc GIS. Hoboken, New Jersey: Wiley & Sons.
 46. Wulder M.A., Nieman K.O. & Nelson T., 2004, Comparison of airborne and satellite high resolution data for identification of individual trees with local maxima filtering. *Int. J. Remote Sens.* **25**, 2225-2232.
 47. Yongo O. & Foucoult B., 2001, Analyse phytogéographique de la forêt de Ngoto (République Centrafricaine). *Syst. Geogr. Plant.* **71**, 847-857.