

ANALYSE DU PROCESSUS D'APPARITION ET DE DISPARITION DES ESPECES COMMERCIALES DANS DEUX TYPES DE FORETS HUMIDES DE CÔTE D'IVOIRE

C. I. ZOBİ¹ et D. CHESSEL²

¹Institut National Polytechnique Houphouët-Boigny (INPHB), Département Foresterie et Environnement. B.P. 2661, Yamoussoukro, Côte d'Ivoire. Email : iriezobi@yahoo.com

²Laboratoire de Biométrie et Biologie Evolutive. UMR CNRS 5558, Université Claude Bernard Lyon 1, 43 Bd du 11 Novembre 1918. 69622 Villeurbanne, Cedex France.

RESUME

L'impact des éclaircies sélectives sur la variation de la composition floristique des forêts denses a été évalué en Côte d'Ivoire. Des essais sylvicoles ont été conduits en forêt dense sempervirente (périmètre d'Irobo) et en forêt semi-décidue (périmètre de Mopri). L'enrichissement naturel des quadrats a été entièrement déterminé par deux approches opposées, notamment l'apparition et la disparition des espèces. L'analyse de la dynamique spatiale des processus d'apparition et de disparition a révélé une spatialisation des espèces. Les apparitions et les disparitions d'espèces dépendent des facteurs environnementaux. Pour les apparitions, les variables les plus déterminantes ont été la surface terrière et la richesse spécifique initiale. Ces variables n'ont cependant pas eu d'influence significative sur le processus de disparition. Une corrélation négative entre les apparitions et les disparitions d'espèces a été obtenue. En effet, les apparitions ont été généralement plus abondantes dans les parcelles, où les disparitions ont été peu fréquentes, et *vice-versa*. Considéré comme le bilan des apparitions et des disparitions d'espèces, l'enrichissement naturel n'a pas été directement lié à l'intensité des éclaircies, mais des caractéristiques initiales des quadrats.

Mots clés : Forêts humides, éclaircie, espèces commerciales, enrichissement naturel, disparition d'espèces.

ABSTRACT

ANALYSIS OF APPEARANCE AND DISAPPEARANCE PROCESSES OF COMMERCIAL SPECIES IN TWO TYPES OF WET FORESTS OF CÔTE D'IVOIRE

The effect of selective thinning on species composition in tropical forests was tested in Côte d'Ivoire. This silvicultural study was conducted in an evergreen forest (test plots at Irobo) and in a semi-deciduous forest (test plots at Mopri). Natural enrichment of the quadrants was entirely determined by two opposite processes : the appearance and the disappearance of the commercial species. Analysis of spatial dynamics of appearance and disappearance processes revealed species spatialisation. The processes were found to be depend ent upon environmental factors. For appearances, the most determining variables were the basal area and the initial species richness. However, the variables did not have any significant influence on disappearance processes. Species disappearances seemed to be negatively related to species appearances. In fact, disappearances were generally more abundant in the quadrants, where appearances were not very frequent, and vice-versa. The natural enrichment was considered as the assessment of species appearances and disappearances. It did not depend directly on the thinning intensity but on initial characteristics in the quadrants.

Keywords : Humids forests, thinning, commercial species, natural enrichment, species disappearance.

INTRODUCTION

Les mécanismes qui régissent la dynamique et le fonctionnement des peuplements forestiers sont divers et d'autant plus complexes que ces peuplements abritent un grand nombre d'espèces et de formes végétatives. En modélisation forestière en temps discret (Favrichon, 1995 ; Pascal, 1995 ; Usher, 1969 ; Vanclay, 1991 ; Wadsworth, 1977) les mécanismes considérés sont principalement la régénération, la croissance et la mortalité des arbres.

La compréhension de l'importance relative de ces mécanismes ou processus passe nécessairement par l'expérimentation sylvicole (Zolman, 1993). Pour ce faire, dès 1978, la Société de Développement des Forêts (SODEFOR) et le Département Foresterie de l'Institut des Forêts (IDEFOR-DFO) ont mis en place deux périmètres d'expérimentation sylvicole dans les forêts classées de Mopri et d'Irobo, à raison d'un périmètre par forêt classée.

Le traitement sylvicole a consisté à appliquer une éclaircie sélective destinée à accroître la productivité des forêts naturelles. Ceci, grâce à l'accélération de la croissance des arbres d'espèces commerciales (espèces principales) au détriment des espèces non commerciales (espèces secondaires), et grâce à l'enrichissement naturel des parcelles en espèces commerciales.

Dès lors, l'évaluation de l'impact du traitement sylvicole sur le peuplement commercial revêt des aspects quantitatif et qualitatif. En considérant l'accroissement des arbres, plusieurs auteurs (Bertault, 1982, 1986, 1987 ; Doumbia, 1992 ; Dupuy, 1990 ; Dupuy *et al.*, 1993 ; Durrieu, 1994 ; Durrieu *et al.*, 1998a, 1998b ; Maître et Hermeline, 1985 ; Mielot et Bertault, 1980) ont déjà étudié l'aspect quantitatif de cet impact.

Le présent article affine cet acquit scientifique par l'évaluation qualitative de l'impact des éclaircies sur la composition floristique du peuplement commercial. Il utilise le gain et la perte de biodiversité comme un paramètre descriptif de la dynamique forestière (Chave, 2000 ; Poorter *et al.*, 2004), c'est-à-dire qu'il étudie le mécanisme d'enrichissement naturel à travers les processus d'apparition et de disparition des espèces commerciales.

MATERIEL ET METHODES

SITES D'IMPLANTATION DES PERIMETRES

En 1978, la SODEFOR et l'IDEFOR-DFO ont installé des périmètres de recherche sylvicole dans les forêts classées de Mopri (33000 ha) et d'Irobo (41250 ha), au Sud de la Côte d'Ivoire (Figure 1).

Le périmètre d'Irobo a été installé dans la forêt classée d'Irobo, située à 90 km au Nord de la ville d'Abidjan, entre 5°25' et 5°48' de latitude Nord, et entre 4°40' et 4°50' de longitude Ouest (Anonyme, 1996). Ce périmètre est caractéristique de la forêt dense sempervirente. Les sols sont ferrallitiques, peu profonds et fortement désaturés (Bernhard-Reversat, 1975 ; Anonyme, 1992). Très faiblement ondulé, le relief est dominé par de petites collines et des talwegs. La pluviométrie moyenne est de 1796 mm.an⁻¹ (Anonyme, 1980).

Le périmètre de Mopri est intégré à la forêt classée de Mopri qui se situe entre 5°40' et 5°55' de latitude Nord, et entre 4°52' et 5°02' de longitude Ouest (Vennetier et Laclavere, 1983). Il est caractéristique de la forêt dense semi-décidue. Les sols rencontrés sont de type ferrallitique et hydromorphe à gley lessivé (Roose, 1981). Le relief, moyennement ondulé, présente une faible pente orientée d'Ouest en Est. La pluviométrie moyenne est de 1138 mm.an⁻¹ (Anonyme, 1980).

TRAITEMENT SYLVICOLE

Du point de vue technique, les deux périmètres (Mopri et Irobo) sont identiques. Il s'agit d'un carré de 3000 m de côté, soit une superficie totale de 900 ha. L'essai sylvicole porte sur le carré central de 400 ha. Celui-ci est subdivisé en 25 parcelles de 16 ha (Figure 2).

Chaque parcelle comprend deux parties distinctes : une zone tampon et une partie centrale de 4 ha, constituée de 4 quadrats unitaires de 1 ha (Figure 3). Par extension, on appellera « parcelle », l'ensemble de ces 4 quadrats.

Parmi les 25 parcelles de chaque périmètre, 15 ont été tirées au hasard. Ces 15 parcelles, soit 60 quadrats, ont été éclaircies et les 10 autres

(soit 40 quadrats) ont constitué les témoins. Seuls les gros arbres d'espèces secondaires ont été dévitalisés afin d'optimiser le développement des espèces commerciales.

La dévitalisation s'est faite par empoisonnement sur pied. Le phytocide utilisé est l'ester amylique d'acide 2-4-5 trichlorophénoxiacétique (2-4-5 T) à 2% en mélange avec du gas-oil. Cette technique d'éclaircie préserve mieux l'environnement forestier naturel (Letourneux, 1956 ;

Mallet et Tuo, 1989). En effet, l'arbre empoisonné meurt sur pied et la chute progressive de ses branches occasionne moins de dégâts par rapport à l'abattage direct (Dykstra *et al.*, 1992).

Le traitement sylvicole a été appliqué sur une aire de 9 ha, soit un carré de 300 m x 300 m (Figure 4). Cette précaution répond au souci d'éviter l'effet de bordure sur les mesures des arbres qui sont situés à la limite des quadrats.

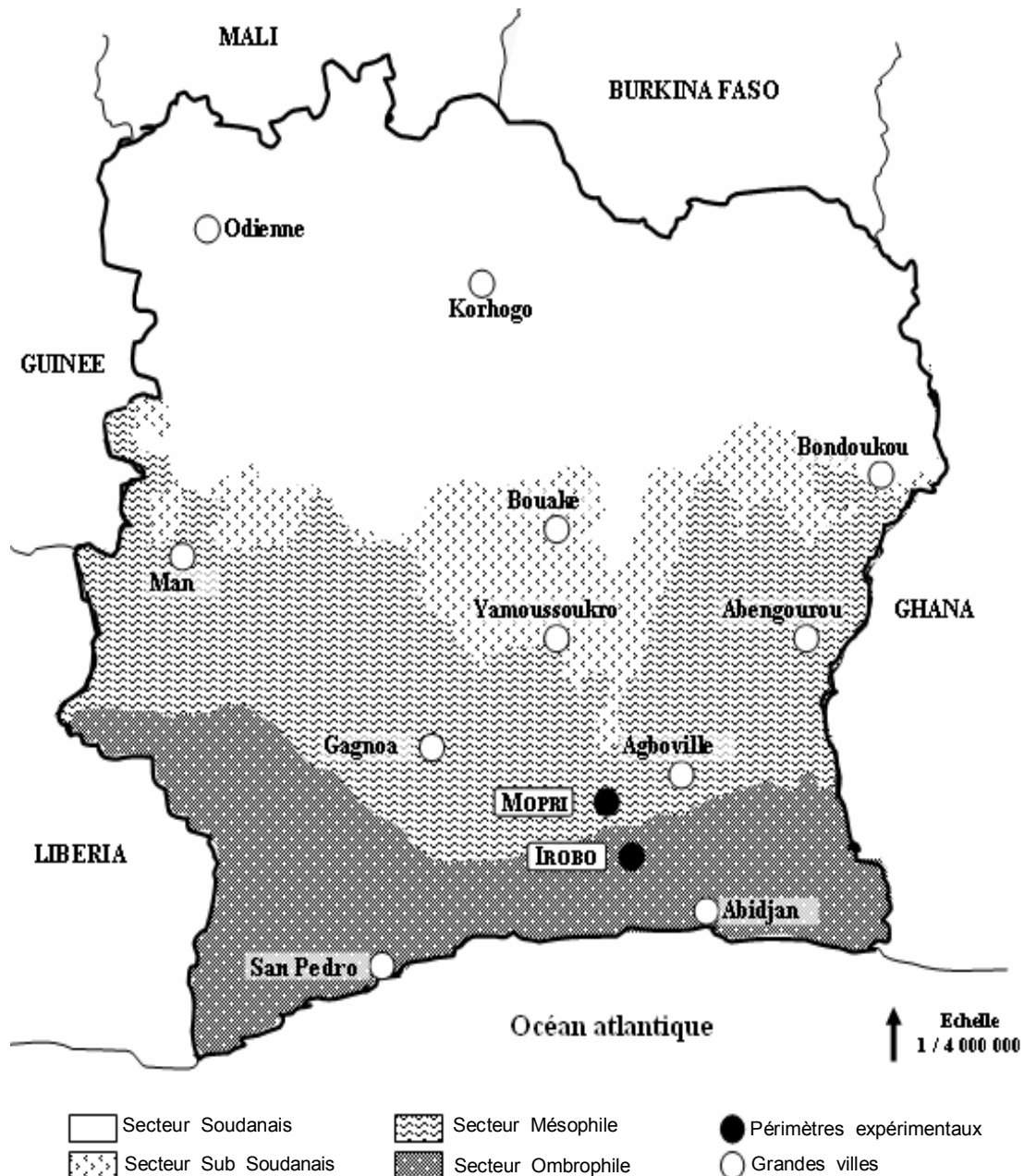


Figure 1 : Situation géographique des périmètres de Mopri et d'Irobo.

Geographical location of Mopri and Irobo perimeters.

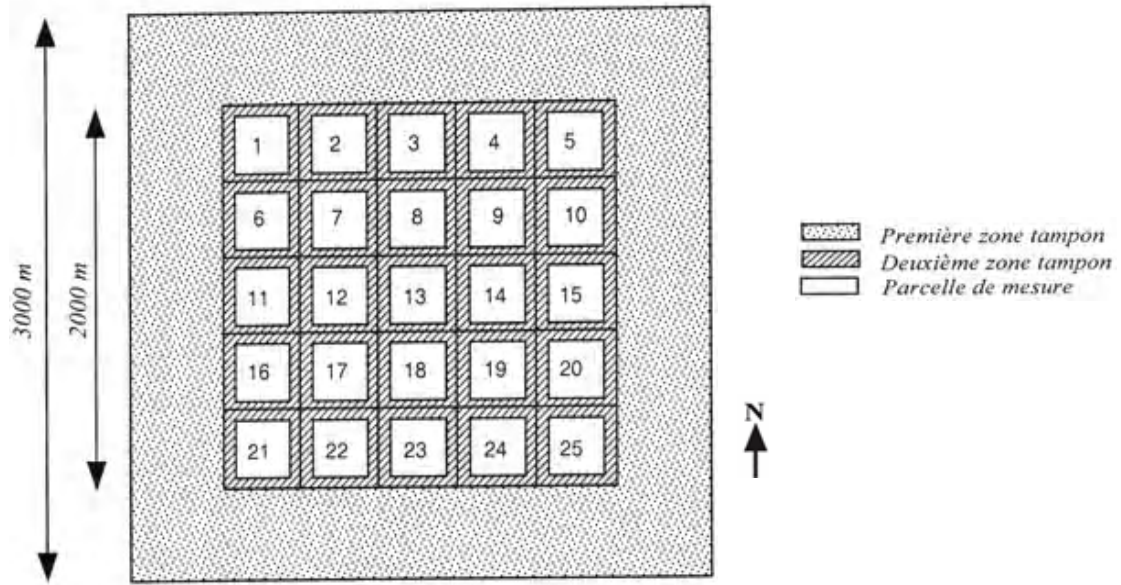


Figure 2 : Plan général d'un périmètre expérimental.
General plan of an experimental perimeter.

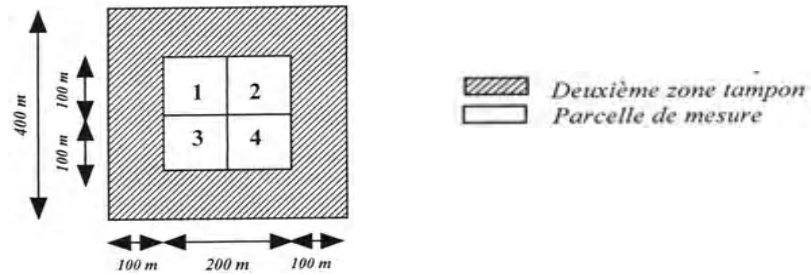


Figure 3 : Plan détaillé d'une parcelle (16 ha).
Detailed plan of a plot (16 ha).

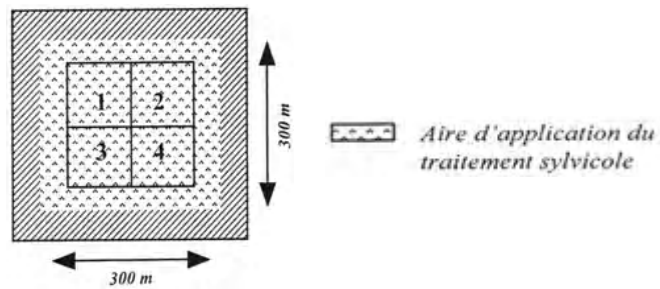


Figure 4 : Aire d'application du traitement sylvicole.
Surface of application of silvicultural treatment.

COLLECTE DES DONNEES

Les observations et les mesures ont été faites à l'intérieur des quadrats. Seuls les arbres dont le diamètre à 1,30 m du sol est supérieur ou égal à 10 cm ont été considérés. Toutes les espèces rencontrées ont été inventoriées et classées selon leur importance économique : (i) espèces commerciales ou principales et (ii) espèces non commerciales ou secondaires.

Le diamètre des arbres d'espèces commerciales a été mesuré à l'aide de rubans métriques. Chaque arbre a été identifié par un numéro unique, inscrit à la peinture sur le tronc. Les coordonnées (x, y), le nom commercial et le nom scientifique ont également été déterminés. Pour les espèces secondaires, les arbres ont été regroupés par classe de diamètre ; leurs coordonnées et leurs noms (commercial et scientifique) n'ont pas été déterminés.

Les inventaires ou campagnes de mesures ont eu lieu tous les 2 ans. Les données analysées ici sont celles des 11 premières campagnes de mesure (de 1978 à 1998), soit une période de 20 années. Pour chaque quadrat éclairci, la proportion de la surface terrière dévitalisée correspond au taux d'éclaircie appliqué. Ce taux exprime l'intensité de l'éclaircie et il traduit le degré de stress subi par le peuplement. On distingue ainsi la surface terrière totale avant éclaircie (STTI) de la surface terrière totale après éclaircie (STTR). Pour les quadrats témoins, ces deux variables de références (STTI et STTR) sont égales.

SPECIFICITE DU PEUPELEMENT COMMERCIAL

Sur la liste des 75 espèces forestières commercialisées en Côte d'Ivoire, 59 (79 %) sont présentes à Mopri et 46 (61 %) à Irobo. On dénombre au total 38 espèces qui sont communes aux deux périmètres. Il existe 21 espèces qui sont exclusivement présentes à Mopri et 8 autres espèces sont se rencontrent uniquement dans le périmètre d'Irobo (Tableau 1).

MESURE DE L'ENRICHISSEMENT NATUREL

L'enrichissement artificiel consiste à compenser directement les prélèvements dus à l'exploitation forestière en introduisant des jeunes semis d'espèces commerciales dans les peuplements

dégradés. Par contre, l'enrichissement naturel vise à modifier le peuplement de manière à favoriser prioritairement la régénération spontanée et le développement des plants naturels d'espèces commerciales.

Pour estimer l'enrichissement naturel dans les quadrats, on a considéré le nombre des espèces commerciales en 1978 (richesse spécifique initiale - S_i), et en 1998 (richesse spécifique finale - S_f). Pour ce faire, le dénombrement des espèces a été fait selon une logique binaire, indépendante de la densité locale : 1 = espèce présente et 0 = espèce absente.

De 1978 à 1998, le changement de la composition floristique se résume en des apparitions et des disparitions d'espèces commerciales. En termes de gain moyen, ces changements correspondent à un bilan d'enrichissement naturel. La question que l'on se pose ici est de savoir si ces deux processus, apparition et disparition, se produisent au hasard ou non.

La démarche consiste à comparer les nombres d'apparition et de disparition observés avec ceux que l'on aurait obtenus si les apparitions et les disparitions d'espèces se produisaient au hasard, c'est-à-dire selon une loi de Poisson. L'ajustement a donc été fait avec la loi de Poisson car, cette loi de probabilité discrète est adaptée à l'analyse des phénomènes de comptage dans une unité spatiale comme c'est ici le cas.

En comparant la distribution théorique avec la distribution observée, on répond à la question de savoir si les apparitions et les disparitions d'espèces se font au hasard ou non. Une conclusion positive implique alors que le processus étudié (apparition ou disparition) ne peut pas être assimilé à la réalisation d'évènements aléatoires. De ce fait, il dépendrait des facteurs environnementaux locaux dont on s'attelle alors à déterminer la nature.

Dans cette optique, l'hypothèse de normalité de la distribution des apparitions d'espèces a été admise et différents tests statistiques ont été réalisés : le test de Chi carré, l'analyse de variance, l'analyse de covariance et le test de déviance (Zolman, 1993) basé sur le principe des modèles emboîtés. Ce dernier test porte sur la réduction de la déviance d'un modèle, réduction imputable à la prise en compte d'une variable donnée (STTR ou Richesse spécifique) par rapport à la déviance du modèle nul.

Tableau 1 : Spécificité du peuplement commercial de Mopri et d'Irobo.
Specificity of the commercial forest stand of Mopri and Irobo.

Nom commercial	Nom scientifique	Famille	Présence	
			Mopri	Irobo
Aboudikro	<i>Entandrophragma cylindricum</i>	Meliaceae	x	
Adomonteu	<i>Anthonota fragans</i>	Caesalpiniaceae		x
Akatio	<i>Gambeya africana</i>	Sapotaceae	x	
Amazakoué	<i>Guibourtia ehie</i>	Caesalpiniaceae	x	
Aniegré blanc	<i>Aningeria robusta</i>	Sapotaceae	x	
Asaméla	<i>Pericopsis elata</i>	Fabaceae		x
Asan	<i>Celtis zenkeri</i>	Ulmaceae	x	
Azobé	<i>Lophira alata</i>	Ochnaceae		x
Ba	<i>Celtis mildbraedii</i>	Ulmaceae	x	
Bahia	<i>Mitragyna ciliata</i>	Rutaceae		x
Bété	<i>Mansonia altissima</i>	Sterculiaceae	x	
Bodioa	<i>Anopyxis klaineana</i>	Rhizophoraceae		x
Difou	<i>Morus mesozygia</i>	Moraceae	x	
Framiré	<i>Terminalia ivorensis</i>	Combretaceae	x	
Kékélé	<i>Holoptelea grandis</i>	Ulmaceae	x	
Kosipo	<i>Entandrophragma candollei</i>	Meliaceae	x	
Kotibé	<i>Nesogordonia papaverifera</i>	Sterculiaceae	x	
Koto	<i>Pterygota macrocarpa</i>	Sterculiaceae	x	
Lingué	<i>Azelia africana</i>	Caesalpiniaceae	x	
Lohonfé	<i>Celtis adolphi-frederici</i>	Ulmaceae	x	
Lotofa	<i>Sterculia rhinopetala</i>	Sterculiaceae	x	
Mélégba	<i>Berlinia confusa</i>	Caesalpiniaceae	x	
Movingui	<i>Distemonanthus benthamianus</i>	Caesalpiniaceae	x	
Niangon	<i>Tarrietia utilis</i>	Sterculiaceae		x
Ouochi	<i>Albizia zygia</i>	Mimosaceae	x	
Rikio	<i>Uapaca guineensis</i>	Euphorbiaceae		x
Samba	<i>Triplochiton scleroxylon</i>	Sterculiaceae	x	
Tali	<i>Erythrophleum ivorense</i>	Caesalpiniaceae		x
Tchiebuessain	<i>Xylia evansii</i>	Mimosaceae	x	

Le symbole "x" indique la présence d'une espèce.

The symbol "x" indicates the presence of species.

TERMES ET NOTATIONS UTILISES

Les termes «modèle nul» et «modèle STTR» ou «STTR» indiquent, respectivement, le modèle linéaire général construit sans et avec la prise en compte de la variable STTR.

Dans la base de données de la SODEFOR, le périmètre de Mopri est codé «1» et celui d'Irobo est codé «3». Pour simplifier l'identification des quadrats, la numérotation originelle des parcelles (1- 25) a été remplacée par les 25

premières lettres de l'alphabet (a - y). Ainsi, les quadrats sont désignés par le code du périmètre suivi de la lettre qui correspond à la parcelle et le numéro du quadrat. Par exemple, 1a3 correspond au quadrat 3 de la parcelle 1 (a) du périmètre de Mopri (code 1). A Irobo, le même quadrat sera noté 3a3.

Le nombre d'espèces commerciales est noté nep. Ainsi, nep78 (*resp.* nep98) correspond au nombre d'espèces commerciales déterminé en 1978 (*resp.* 1998). Les notations nea et ned

désignent respectivement le nombre d'espèces commerciales apparues et le nombre d'espèces commerciales disparues.

La différence entre le nombre de fois où une espèce commerciale apparaît (N_1) et le nombre de fois qu'elle disparaît (N_2) est le «bilan apparitions - disparitions». Noté B_{ad} ($B_{ad} = N_1 - N_2$), ce bilan est positif si $N_1 > N_2$, négatif si $N_1 < N_2$ ou nul si $N_1 = N_2$.

RESULTATS

EFFET DE L'ÉCLAIRCIE SUR L'ENRICHISSEMENT NATUREL

L'analyse du nombre d'espèces commerciales de 1978 à 1998, révèle que la richesse des quadrats en espèces commerciales a globalement augmenté à Mopri (Figure 5) et à Irobo (Figure 6). Le test montre que cette tendance à l'enrichissement des quadrats en espèces commerciales est très hautement significative (Test de Student pour données appariées : $t = -12,83$ et $ddl = 99$; Valeur $P < 2,2e-16$ au seuil 0,1 %).

Le nombre moyen d'espèces varie en fonction du périmètre et du traitement sylvicole. Dans le groupe de quadrats éclaircis, la moyenne est de 5,1 espèces.ha⁻¹ à Mopri contre 2,1 espèces.ha⁻¹ à Irobo. Elle est de 3,5 espèces.ha⁻¹ à Mopri contre 0,5 espèce.ha⁻¹ à Irobo dans le groupe de quadrats témoins. Toutefois, l'analyse statistique montre que la hausse du nombre d'espèces commerciales par quadrats ne diffère pas significativement entre les deux groupes de quadrats (témoins et éclaircis). L'éclaircie n'influence donc pas de façon significative l'enrichissement naturel en espèces commerciales.

La répartition spatiale de la variable «nombre d'espèces commerciales» en 1998 montre une grande disparité entre les quadrats à Mopri (Figure 7) et à Irobo (Figure 8). Le test statistique de l'effet site confirme ce contraste entre les quadrats (Tableau 2). La variation du nombre d'espèces commerciales est donc fonction du site (quadrats). On note que la variable «nombre d'espèces commerciales» est une variable discrète, mais elle supporte les modèles linéaires.

De 1978 à 1998, il s'est produit au total 654 changements dans la flore commerciale de Mopri, soit 550 apparitions et 104 disparitions

d'espèces commerciales. Il s'est donc produit en moyenne 5,5 (550/100) apparitions contre 1 (104/100) disparition d'espèces commerciales par quadrat. En termes de gain moyen, ceci représente un bilan d'enrichissement naturel de 4,46 espèces commerciales par quadrat.

Pendant la même période à Irobo, on a enregistré au total 250 changements dans la flore commerciale, soit 196 apparitions contre 54 disparitions d'espèces commerciales. En moyenne, environ 2 (196/100) espèces sont apparues tandis que 0,5 (54/100) espèce commerciale disparaissait par quadrat. En termes de gain moyen, ceci correspond à un bilan d'enrichissement naturel de 1,42 espèce commerciale par quadrat.

PROCESSUS DE DISPARITION DES ESPECES COMMERCIALES

Analyse descriptive du processus de disparition

La figure 9a présente la répartition spatiale du nombre d'espèces disparues (ned) dans le périmètre de Mopri, et la figure 9b présente l'ajustement graphique de la distribution empirique (diagramme en bâton) du ned avec la distribution théorique (courbe). Cette figure 9b compare les deux distributions, théorique et empirique. La distribution théorique est la distribution de Poisson de paramètre $m = 1,04$.

Le nombre réel de quadrats où il se produit 1 ou 2 disparitions d'espèces est inférieur au nombre théorique, tandis que le nombre de quadrats où il y a 0 ou 4 disparitions d'espèces est supérieur au nombre attendu dans le cas d'un processus totalement aléatoire (figure 9b). On en déduit donc que l'ajustement du processus de disparition à l'aide de la loi de Poisson est insatisfaisant. Cela signifie que les disparitions d'espèces commerciales ne se produiraient pas de manière totalement aléatoire.

En effet, les disparitions d'espèces commerciales diffèrent d'un quadrat à une autre. Ces disparitions se produisent surtout dans un nombre restreint de quadrats contigus (Figure 9a). En effet, plus du tiers des disparitions se produisent uniquement dans les quadrats des parcelles b, j, o et q.

L'analyse de la déviance par rapport au modèle nul permet de conclure que le processus de disparition est très fortement spatialisé à Mopri (Tableau 3). Contrairement au modèle spatialisé,

le modèle nul ne tient pas compte de la spatialisation des disparitions.

Dans le cas du périmètre d'Irobo, la figure 10a donne la répartition spatiale du ned et la figure 10b présente l'ajustement graphique de la distribution empirique (diagramme en bâton) avec la distribution théorique (courbe) du ned. La distribution théorique est la distribution de Poisson de paramètre $m = 0,54$.

A Irobo, l'ajustement entre la distribution théorique et la distribution empirique du ned est

quasiment parfait (Figure 10b). On en déduit que le processus de disparition des espèces commerciales se produirait de manière aléatoire.

Contrairement à Irobo où les disparitions d'espèces se produiraient de manière totalement aléatoire, les disparitions semblent très spatialisées à Mopri. Plusieurs facteurs environnementaux pourraient expliquer cette spatialisation des disparitions à Mopri. Mais lesquels de ces facteurs sont déterminants ?

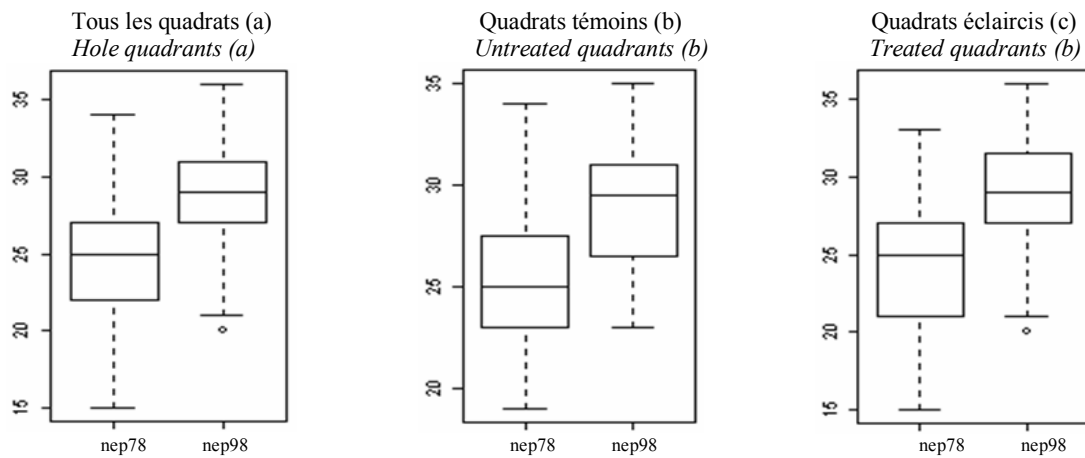


Figure 5 : Evolution du nombre d'espèces dans les quadrats en fonction du type de traitement (Mopri).

Species number evolution in quadrants according to treatment (Mopri).

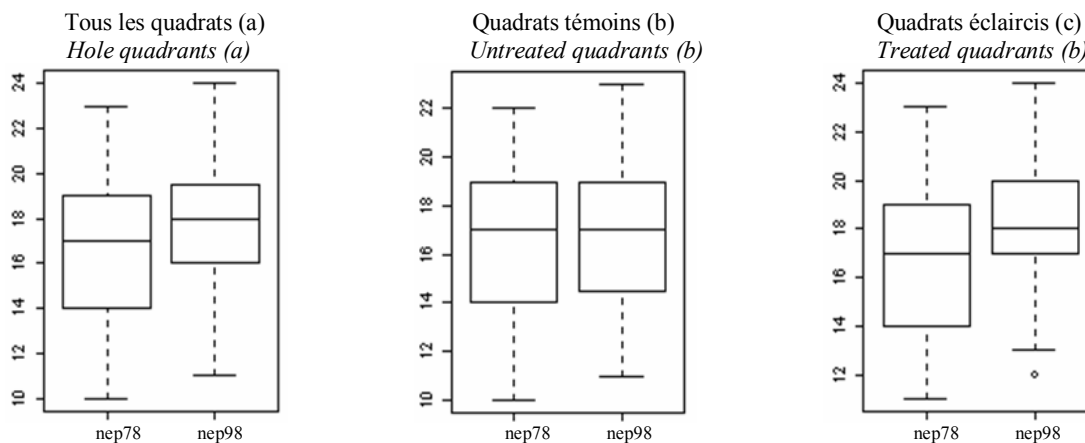


Figure 6 : Evolution du nombre d'espèces dans les quadrats en fonction du type de traitement (Irobo).

Species number evolution in quadrants according to treatment (Irobo).

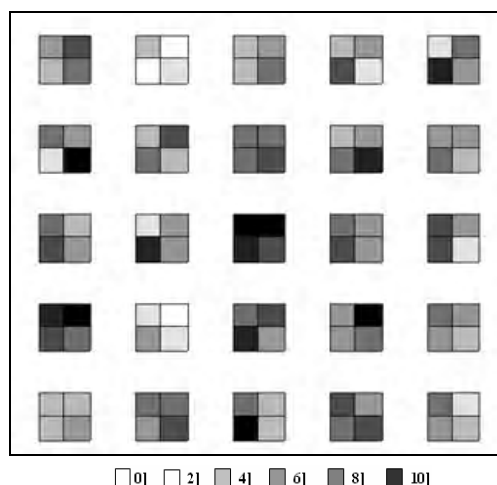


Figure 7 : Répartition spatiale du nombre d'espèces commerciales en 1998 (Mopri).

Spatial distribution of the commercial species number in 1998 (Mopri).

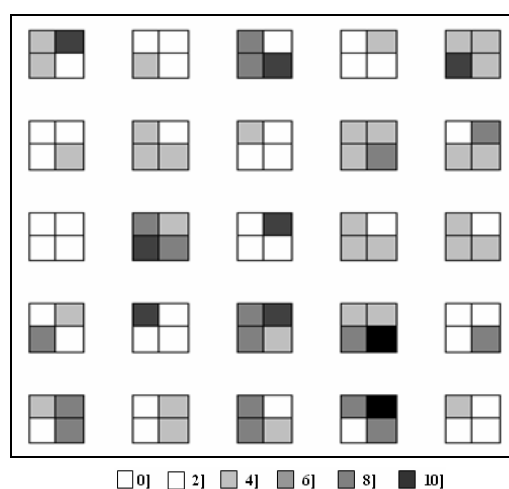


Figure 8 : Répartition spatiale du nombre d'espèces commerciales en 1998 (Irobo).

Spatial distribution of the commercial species number in 1998 (Irobo).

Tableau 2 : Effet site sur la variation du nombre des espèces commercial (Mopri et Irobo).

Site effect on commercial species number variation (Mopri and Irobo).

Périmètres	Sources de variation	d.d.l.	S.C.E.	M.C.E.	F calculé	Valeur P
Mopri	Site	24	496	21	2,21	0,0049**
	Résiduelle	75	700	9	-	-
	Total	99	1196	12,1	-	-
Irobo	Site	24	149,9	6,2	1,94	0,017*
	Résiduelle	75	242,9	3,2	-	-
	Total	99	382,8	3,97	-	-

* = Significatif ($P \leq 0,05$) et ** = Hautement significatif ($P \leq 0,01$).

* = Significant ($P \leq 0,05$) and ** = Highly significant ($P \leq 0,01$).

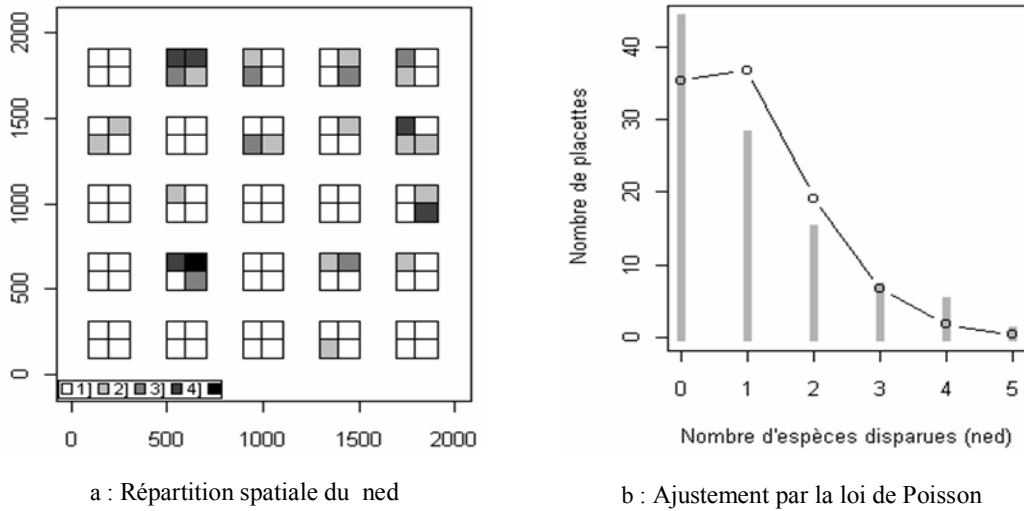


Figure 9 : Représentation spatiale et ajustement par la loi de Poisson du processus de disparition des espèces (Mopri).

Spatial representation and fitting of species disappearance process by Poisson distribution (Mopri).

Tableau 3 : Test de la spatialisation des disparitions - analyse de déviance (Mopri).

Test of disappearances spatialization - deviance analysis (Mopri).

	d.d.l.	Déviance	d.d.l.	Déviance	Valeur P
Modèle nul	-	-	99	154,4	-
Modèle Spatialisé	24	67,7	75	86,7	$4,8e^{-6}$ ***

*** = Très hautement significatif ($P \leq 0,001$)
 *** = Very highly significant ($P \leq 0,001$)

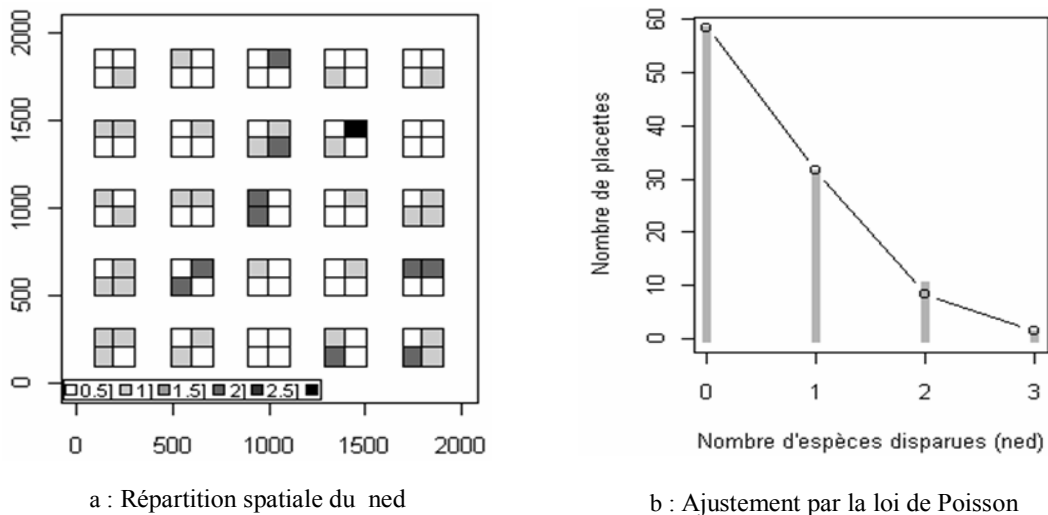


Figure 10 : Représentation spatiale et ajustement par la loi de Poisson du processus de disparition des espèces (Irobo).

Spatial representation and fitting of species disappearance process by Poisson distribution (Irobo).

Facteurs déterminant la disparition des espèces

La disparition des espèces dépend-elle du traitement sylvicole ?

A Mopri, le résultat du test de la déviance stipule que les apparitions ne dépendent pas du traitement sylvicole (Tableau 4). Le fait que les quadrats aient été éclaircis ou non n'influence pas significativement le processus de disparition des espèces commerciales. Les disparitions concernent autant les parcelles éclaircies (1b et 1o) que les parcelles témoins (1j et 1q).

Par ailleurs, la répartition des quadrats éclaircis selon le taux d'éclaircie et le nombre d'espèces disparues (Figure 11) ne révèle aucun lien évident entre ces deux variables ($F = 0,58$; Valeur $P = 0,45$ au seuil de 5 %).

L'intensité du traumatisme subi par le peuplement (taux d'éclaircie) n'a pas non plus d'incidence significative sur la disparition des espèces commerciales dans les quadrats. Car, les espèces disparaissent autant dans les quadrats fortement perturbés que dans les quadrats peu perturbés. Ceci confirme le résultat précédent (Tableau 4) concernant le traitement sylvicole.

L'éclaircie n'a pas d'effet sur le processus de disparition des espèces commerciales à Mopri. Il en est de même dans le périmètre d'Irobo.

Les disparitions dépendent-elles de la richesse spécifique initiale des quadrats ?

Le chi carré obtenu est 147,4 avec une probabilité ($P > |\chi^2|$) de $1,85e^{-3}$ d'être dépassé. Ce résultat indique que la distribution empirique des disparitions ne dépend pas de la distribution initiale (distribution de 1978) des espèces commerciales. La disparition des espèces ne dépend donc pas de la richesse spécifique initiale des quadrats.

PROCESSUS D'APPARITION DES ESPECES COMMERCIALES

Analyse descriptive du processus d'apparition

La figure 12a représente la répartition spatiale du nombre d'espèces commerciales apparues (nea) à Mopri, et la figure 12b donne l'ajustement de la distribution empirique (diagramme en bâtons) avec la distribution de Poisson de

paramètre $m = 5,5$ (courbe). Les figures 13a et 13b représentent les mêmes variables dans le cas du périmètre d'Irobo avec $m = 1,96$.

On remarque que les apparitions d'espèces se produisent seulement dans quelques quadrats. A Mopri, il est apparu 15 nouvelles espèces commerciales dans le seul quadrat 1s2 et 13 espèces dans le quadrat 1w3. Il est apparu 12 nouvelles espèces dans chacune des quadrats 1e3, 1f4, 1m2 et 1p2. On dénombre 11 apparitions d'espèces dans le quadrat 1m1. Il en est de même pour chacune des quadrats 1i4, 1m1, 1p1 et 1r3 avec 10 apparitions d'espèces (Figure 12a).

A Irobo, les quadrats des parcelles 3c, 3l, 3r, 3s et 3x semblent plus propices aux apparitions d'espèces commerciales, comparativement aux quadrats des parcelles 3b, 3d, 3f, 3g, 3h, 3h, 3k et 3y (Figure 13a).

Le fait que les apparitions se produisent plus fréquemment à l'intérieur d'un ensemble restreint de quadrats (Figures 12a et 13a) montre que le processus qui sous-tend les apparitions d'espèces commerciales est un processus spatialisé aussi bien à Mopri qu'à Irobo.

Cette assertion est renforcée par l'inadéquation entre la distribution du nombre réel des apparitions avec leur distribution théorique (Figures 12b et 13b).

Le résultat du test de Fisher démontre que l'effet site, c'est-à-dire l'effet de la «spatialisation» est significatif à Mopri et hautement significatif à Irobo (Tableau 5).

Ce résultat amène à conclure que les apparitions d'espèces commerciales ne se produisent pas de manière totalement aléatoire dans les deux périmètres.

Le processus d'apparition des espèces serait régi par certaines caractéristiques du milieu. Mais, lesquelles ?

Facteurs déterminants l'apparition des espèces commerciales

Les apparitions dépendent-elles du traitement sylvicole ?

A Mopri, le résultat de l'analyse de variance (Tableau 6) révèle que l'apparition des espèces commerciales dans les quadrats dépend significativement du traitement. L'éclaircie influencerait donc la probabilité d'apparition des espèces commerciales.

Sachant que la surface terrière totale restante (STTR) des quadrats éclaircis a été, en général, ramenée à un niveau inférieur à celui des témoins, STTR a été prise comme variable auxiliaire dans une analyse de covariance. Le résultat de cette analyse montre qu'en présence de la STTR, l'effet du traitement sylvicole devient non significatif (Tableau 7).

Le fait que le traitement n'ait plus d'effet significatif lorsqu'on considère la STTR comme variable complémentaire implique que ces deux variables (traitement et STTR) expriment le même facteur. Toutefois, mieux que le traitement, la STTR traduit la corrélation qui existe entre le processus d'apparition et la densité initiale des quadrats.

L'analyse montre par ailleurs que la déviance diminue de façon très hautement significative (33,2 unités) lorsqu'on tient compte de la STTR des quadrats (Tableau 8). Ceci montre que les apparitions d'espèces dépendent étroitement de la STTR des quadrats.

La figure 14 présente la STTR en fonction du nombre d'espèces apparues (nea). Elle traduit la corrélation qui existe entre ces deux variables. Le meilleur ajustement de cette corrélation est un modèle exponentiel dont les prédictions ont été reportées sous forme de cercles pleins.

On remarque que les quadrats qui ont une faible STTR sont plus propices à l'apparition des espèces commerciales que les quadrats ayant une forte STTR. La probabilité d'apparition de nouvelles espèces est quasiment nulle dans les quadrats dont la surface terrière totale restante (STTR) est supérieure à $35 \text{ m}^2 \cdot \text{ha}^{-1}$.

Les apparitions dépendent-elles de la richesse spécifique initiale ?

Le test de Chi-carré qui résulte de la comparaison du «modèle nul» avec le «modèle richesse spécifique» est très hautement significatif aussi bien à Mopri qu'à Irobo (Tableau 9).

Ceci montre que les apparitions d'espèces commerciales dépendent étroitement de la richesse spécifique initiale des quadrats. En effet, plus le nombre d'espèces initialement présentes dans les quadrats est élevé (forte richesse spécifique initiale), plus la probabilité d'apparition de nouvelles espèces commerciales est faible (Figure 15 et Figure 16a). Le nombre

d'espèces apparues (nea) est négativement lié à la richesse spécifique initiale par une relation exponentielle dont les prédictions sont indiquées par les cercles pleins (Figure 15).

La régression linéaire simple constitue également un bon modèle prédictif lorsque la richesse spécifique est faible. Mais lorsque S_i dépasse 40 ($S_i > 40$) les prédictions du modèle linéaire deviennent négatives, ce qui est logiquement impossible.

A l'instar de la STTR, la richesse spécifique (S_i) constitue un facteur déterminant dans le processus d'apparition des espèces commerciales. A Irobo, son influence semble, toutefois, moindre par rapport à celle de la STTR car, sa prise en compte réduit la déviance de seulement 14 unités (Tableau 9) contre 33,2 unités pour la STTR (Tableau 8). Cependant, ces deux facteurs (STTR et S_i) ne sont pas corrélés entre eux (Figure 16b).

BILAN APPARITIONS - DISPARITIONS (B_{ad})

Au total, 66 espèces commerciales présentent un bilan non nul ($B_{ad} \neq 0$) dans au moins un des deux périmètres. Parmi ces espèces, seulement 22 ont un bilan $B_{ad} > 10$ soit à Mopri (*Albizia zygia*, *Antiaris africana*, *Bombax buonopozense*, etc.), soit à Irobo (*Funtumia sp.*, *Pycnanthus* et *angolensis Thieghemella heckelii*) ou dans les deux périmètres (*Alstonia congensis*, *Fagara macrophylla*, etc.) (Tableaux 10 et 11).

Ce groupe de 22 espèces est constitué de 17 espèces commerciales qui sont communes aux deux périmètres et de 5 espèces (*Albizia zygia*, *Entandrophragma cylindricum*, *Holoptelea grandis*, *Morus mesozygia* et *Triplochiton scleroxylon*) qui sont spécifiques au périmètre de Mopri. Dans leur ensemble, ces 22 espèces représentent à elles seules 81 % des apparitions d'espèces à Irobo et 78 % à Mopri.

Funtumia sp. est la seule espèce qui est caractérisée par un bilan B_{ad} négatif (-6) à Mopri et positif (17) à Irobo. La valeur négative de B_{ad} à Mopri signifie que *Funtumia sp.* aurait plus tendance à disparaître des quadrats où elle existait initialement qu'à apparaître dans de «nouveaux» quadrats. A l'opposé, la valeur positive de B_{ad} à Irobo signifie que *Funtumia sp.* a tendance à apparaître plus fréquemment qu'elle disparaîtrait.

Tableau 4 : Effet du traitement sylvicole - analyse de déviance (Mopri).
Effect of silvicultural treatment - deviance analysis (Mopri).

	d.d.l.	Déviance	d.d.l.	Déviance	Valeur P
Modèle nul	-	-	99	154,4	-
Traitement	1	0,2	98	154,2	0,7

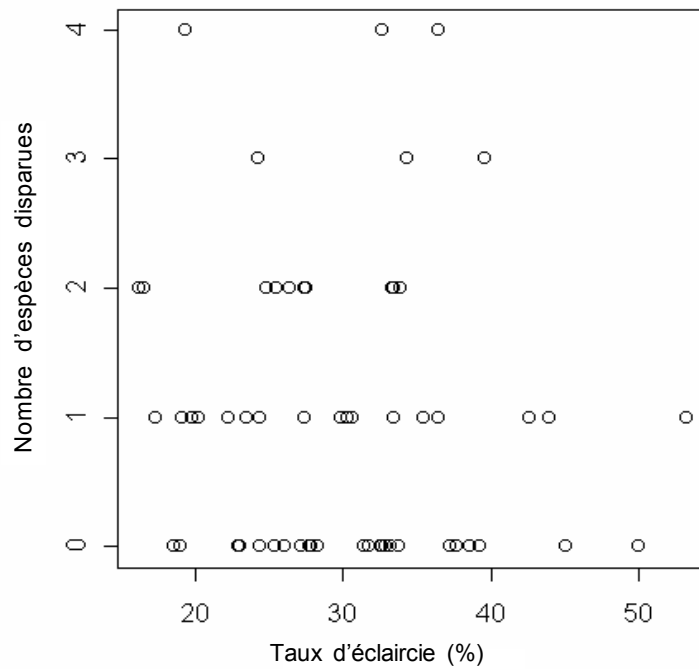
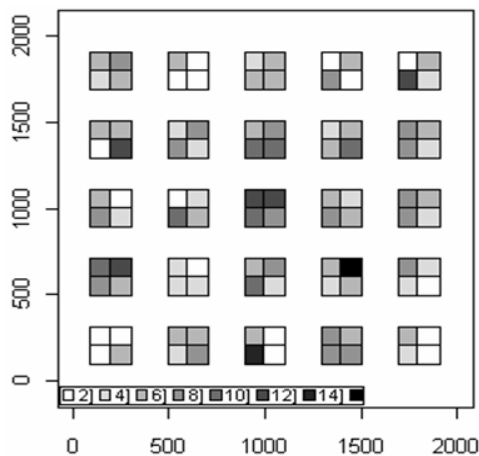
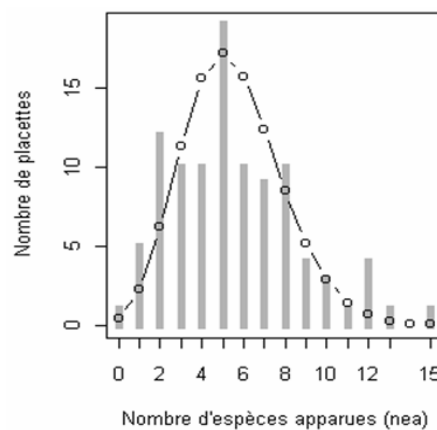


Figure 11 : Répartition du ned en fonction du taux d'éclaircie (%) (Mopri).
Ned distribution according to thinning rate (%) (Mopri).



a : Répartition spatiale du nea



b : Ajustement par la loi de Poisson

Figure 12 : Représentation spatiale et ajustement par la loi de Poisson du processus d'apparition des espèces (Mopri).

Spatial representation and fitting of species appearance process by Poisson distribution (Mopri).

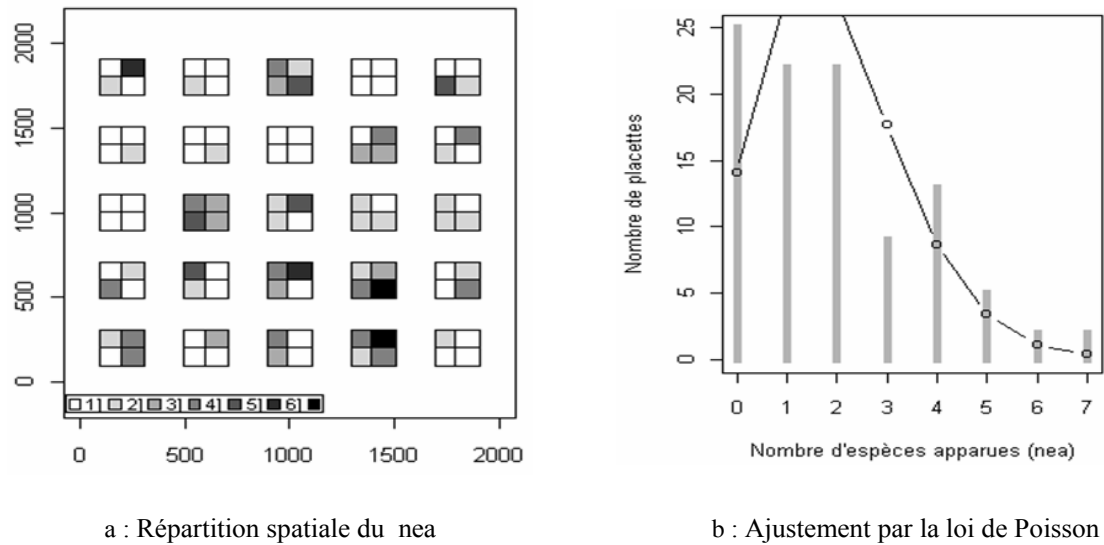


Figure 13 : Représentation spatiale et ajustement par la loi de Poisson du processus d'apparition des espèces (Irobo).

Spatial representation and fitting of species appearance process by Poisson distribution (Irobo).

Tableau 5 : Test d'ANOVA de l'effet site sur l'apparition des espèces (Mopri and Irobo).

ANOVA test concerning site effect on the species appearance (Mopri and Irobo).

Périmètres	Sources de variation	d.d.l.	S.C.E.	M.C.E.	F calculé	Valeur P
Mopri	Site (spatialisation)	24	322	13,4	1,71	0,041*
	Résiduelle	75	587	7,8	-	-
	Total	99	909	9,2	-	-
Irobo	Site (spatialisation)	24	136,80	5,7	2,47	0,0016**
	Résiduelle	75	173	2,3	-	-
	Total	99	309,80	3,13	-	-

* = Significatif ($P \leq 0,05$) et ** = Hautement significatif ($P \leq 0,01$).

* = Significant ($P \leq 0.05$) and ** = Highly significant ($P \leq 0.01$).

Tableau 6 : Effet du traitement sur le processus d'apparition des espèces - ANOVA (Mopri).

Treatment effect on the species appearance process - ANOVA (Mopri).

Sources de variation	d.d.l.	S.C.E.	M.C.E.	F calculé	Valeur P
Traitement	1	54	54	6,20	0,015*
Résiduelle	98	855	8,7	-	-
Total	99	909	9,2	-	-

* = Significatif ($P \leq 0,05$)

* = Significant ($P \leq 0.05$)

Tableau 7 : Analyse de covariance avec la covariable STTR (Mopri).*Covariance analysis with the covariable STTR (Mopri).*

Sources de variation	d.d.l.	S.C.E.	M.C.E.	F calculé	Valeur P
STTR	1	35	35	3,98	0,048*
Traitement	1	20	20	2,27	0,139
Résiduelle	97	854	8,8	-	-
Total	99	909	9,2	-	-

* = Significatif ($P \leq 0,05$)* = Significant ($P \leq 0,05$)**Tableau 8** : Effet de STTR sur les apparitions des espèces - analyse de déviance (Irobo).*STTR effect on species appearance - deviance analysis (Irobo).*

	d.d.l.	Déviante	d.d.l.	Déviante	Valeur P
Modèle nul	-	-	99	178,7	-
STTR	1	33,2	98	145,5	$8,3e^{-9}$ ***

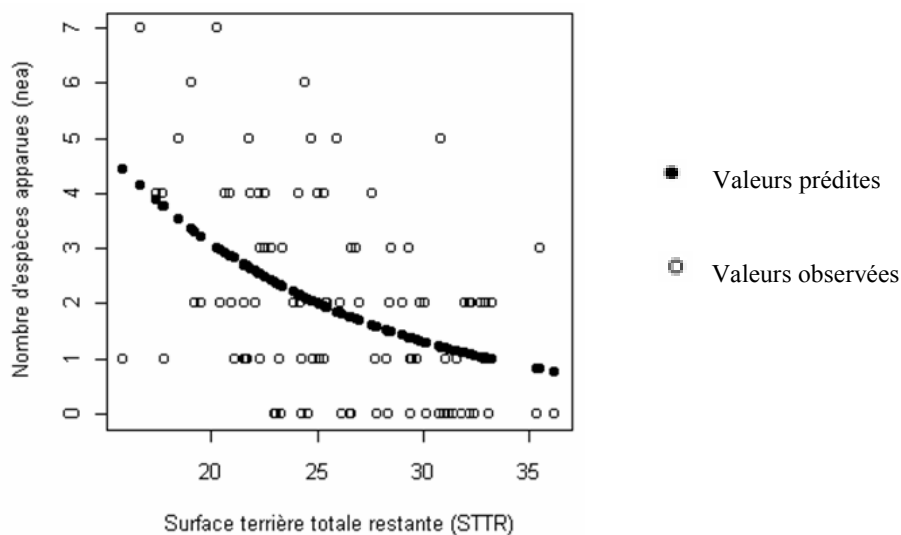
*** = Très hautement significatif ($P \leq 0,001$)*** = Very highly significant ($P \leq 0,001$)**Figure 14** : Relation entre STTR et le nombre d'espèces apparues (Irobo).*Relation between STTR and appeared species number (Irobo).*

Tableau 9 : Effet de la richesse spécifique initiale sur les apparitions (Mopri et Irobo).
Effect of initial species richness on appearance process (Mopri and Irobo).

Périmètres	Modèles	d.d.l.	Déviante	d.d.l.	Déviante	Valeur P
Mopri	Modèle nul	-	-	99	169,2	-
	Richesse spécifique (S_i)	1	59,8	98	109,4	$1,0e^{-14}$ ***
Irobo	Modèle nul	-	-	99	178,7	-
	Richesse spécifique (S_i)	1	14	98	164,7	$1,8e^{-4}$ ***

*** = Très hautement significatif ($P \leq 0,001$)

*** = Very highly significant ($P \leq 0,001$)

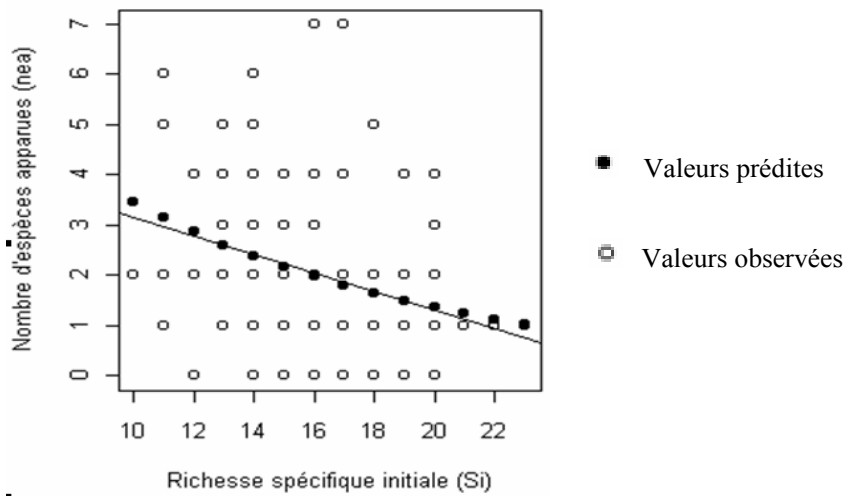


Figure 15 : Relation entre la richesse spécifique initiale (S_i) et les apparitions (Mopri).
Relation between initial species richness (S_i) and appearances (Mopri).

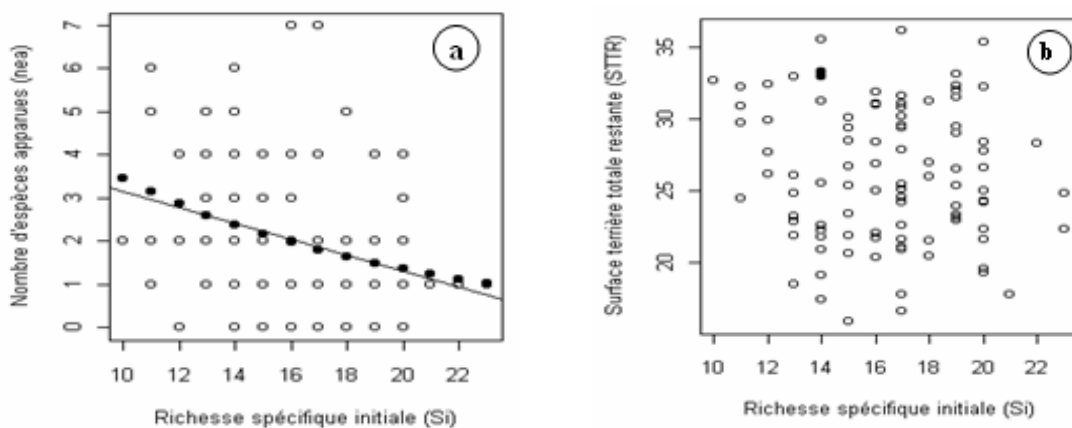


Figure 16 : Relation entre la richesse (S_i), les apparitions et la STTR (Irobo).

Relation between species richness (S_i), appearances and STTR (Irobo).

$S_i = f(\text{nea})$ et $S_i = f(\text{STTR})$.

$S_i = f(\text{nea})$ and $S_i = f(\text{STTR})$.

Tableau 10 : Valeurs B_{ad} par espèces commerciales (Mopri et Irobo).*B_{ad} values according to commercial species (Mopri and Irobo).*

Nom commercial	Nom scientifique	Famille	Bilan ($B_{ad} > 10$)	
			Mopri	Irobo
Ouochi	<i>Albizia zygia</i>	Mimosaceae	13	-
Emien	<i>Alstonia congensis</i>	Apocynaceae	34	11
Ako	<i>Antiaris africana</i>	Moraceae	13	3
Oba	<i>Bombax buonopozense</i>	Bombacaceae	23	2
Aiélé	<i>Canarium schweinfurthii</i>	Burseraceae	16	5
Fromager	<i>Ceiba pentandra</i>	Bombacaceae	26	4
Iroko	<i>Chlorophora regia, C. excelsa</i>	Moraceae	18	10
Etimoé	<i>Copaifera salikounda</i>	Caesalpiniaceae	13	0
Aboudikro	<i>Entandrophragma cylindricum</i>	Meliaceae	10	-
Dabé	<i>Erythroxylum mannii</i>	Erythroxylaceae	15	1
Bahé	<i>Fagara macrophylla</i>	Rutaceae	26	22
Pouo	<i>Funtumia sp.</i>	Apocynaceae	-6	17
Kékélé	<i>Holoptelea grandis</i>	Ulmaceae	28	-
Acajou*	<i>Khaya anthotheca, K. ivorensis</i>	Meliaceae	13	0
Loloti	<i>Lannea welwitschii</i>	Anacardiaceae	26	4
Difou	<i>Morus mesozygia</i>	Moraceae	11	-
Ilomba	<i>Pycnanthus angolensis</i>	Myristicaceae	5	14
Eho	<i>Ricinodendron africanum</i>	Euphorbiaceae	45	11
Poré-Poré	<i>Sterculia tragacantha</i>	Sterculiaceae	23	1
Fraké	<i>Terminalia superba</i>	Combretaceae	14	4
Makoré	<i>Thieghemella heckelii</i>	Sapotaceae	1	15
Samba	<i>Triplochiton scleroxylon</i>	Sterculiaceae	10	-

"-" indique l'absence d'une espèce

"-" indicates the absence of species

Tableau 11 : Comparaison de la stratégie d'expansion spatiale des espèces (Mopri et Irobo).*Comparison of the spatial expansion strategy of the species (Mopri and Irobo).*

Nom commercial	Nom scientifique	Famille	Apparitions		Disparitions		Bilan (B_{ad})	
			Mopri	Irobo	Mopri	Irobo	Mopri	Irobo
Dabé	<i>Erythroxylum mannii</i>	Erythroxylaceae	16	1	1	0	15	1
Dibétou	<i>Lovoa trichilioïdes</i>	Meliaceae	2	6	0	5	2	1
Eho	<i>Ricinodendron africanum</i>	Euphorbiaceae	45	19	0	8	45	11
Emien	<i>Alstonia congensis</i>	Apocynaceae	35	11	1	0	34	11
Mélégba	<i>Berlinia confusa</i>	Caesalpiniaceae	4	-	0	-	4	-
Sougué	<i>Parinari excelsa</i>	Chrysobalanaceae	8	3	4	1	4	2
Etimoé	<i>Copaifera salikounda</i>	Caesalpiniaceae	14	0	1	0	13	0
Ouochi	<i>Albizia zygia</i>	Mimosaceae	20	-	7	-	13	-
Fromager	<i>Ceiba pentandra</i>	Bombacaceae	26	4	0	0	26	4
Loloti	<i>Lannea welwitschii</i>	Anacardiaceae	26	4	0	0	26	4
Pouo	<i>Funtumia sp.</i>	Apocynaceae	6	18	12	1	-6	17

DISCUSSION

ENRICHISSEMENT NATUREL ET BILAN B_{ad}

Du point de vue technique, l'enrichissement artificiel d'une forêt diffère de son enrichissement naturel. Dans les techniques d'enrichissement artificiel, l'homme procède directement par semis de jeunes plants d'espèces commerciales alors qu'en enrichissement naturel, l'avènement des jeunes plants est le résultat des interventions sylvicoles (Zobi, 1998). Toutefois, le concept même d'enrichissement d'une forêt est toujours synonyme d'accroissement du nombre initial des espèces commerciales. Ce concept s'oppose à celui d'appauvrissement qui lui est synonyme de réduction du nombre initial de ces espèces.

Un raisonnement plus approfondi permet de distinguer deux modes complémentaires d'enrichissement : (i) l'enrichissement spécifique et (ii) l'enrichissement numérique. En effet, l'usage courant du terme « espèce » sous entend non seulement l'espèce en tant qu'entité taxinomique (approche qualitative de la composition floristique) mais aussi, l'espèce en tant qu'individu ligneux, c'est-à-dire l'arbre (approche quantitative de la composition floristique) (Sheil et May, 1995).

Ainsi, l'enrichissement procède d'une part de l'accroissement du nombre d'entités taxinomiques initialement représentées (c'est l'enrichissement spécifique), et d'autre part de l'accroissement numérique des arbres en présence (c'est l'enrichissement numérique). Ces deux modes d'enrichissement s'appliquent aussi bien aux techniques d'enrichissement artificiel qu'aux techniques d'enrichissement naturel. Dès lors, on distingue clairement entre l'enrichissement spécifique naturel et l'enrichissement numérique naturel.

Dans la présente étude, l'enrichissement naturel a été analysé sous l'angle de l'enrichissement spécifique naturel. Car, chaque espèce commerciale a été considérée à travers sa « présence » ou son « absence » (Sheil, 2001) dans chaque quadrat en 1978 et en 1998. L'enrichissement naturel d'un quadrat correspond donc à l'accroissement de sa richesse spécifique initiale en espèces commerciales. Cet accroissement correspond au bilan B_{ad} .

Deux espèces peuvent avoir exactement le même bilan B_{ad} et avoir des stratégies très différentes de conquête de « nouveaux » quadrats. Ceci traduit le concept de « stratégie d'expansion spatiale » qui a été développé par Zobi (2002). A Irobo, les espèces *Erythroxylum mannii* ($B_{ad} = 1 - 0 = 1$) et *Lovoa trichilioïdes* ($B_{ad} = 6 - 5 = 1$) développent chacune une stratégie différente de celle de l'autre ; et ceci, bien que les deux espèces aient le même bilan B_{ad} ($B_{ad} = 1$) (Tableau 11). C'est aussi le cas de *Ricinodendron africanum* ($B_{ad} = 19 - 8 = 11$) et *Alstonia congensis* ($B_{ad} = 11 - 0 = 11$).

On remarque par ailleurs que *Erythroxylum mannii* et *Alstonia congensis* ne disparaissent d'aucun quadrat ($N_2 = 0$). Mais, *Erythroxylum mannii* apparaît dans de 1 seul « nouveau » quadrat ($N_1 = 1$) tandis que *Alstonia congensis* apparaît dans 11 « nouveaux » quadrats ($N_1 = 11$).

Il en est de même à Mopri pour *Berlinia confusa* ($B_{ad} = 4 - 0 = 4$) et *Parinari excelsa* ($B_{ad} = 8 - 4 = 4$), et aussi pour *Copaifera salikounda* ($B_{ad} = 14 - 1 = 13$) et *Albizia zygia* ($B_{ad} = 20 - 7 = 13$). En effet, bien que le bilan B_{ad} soit le même pour les deux premières espèces ($B_{ad} = 4$) et aussi pour les deux secondes espèces ($B_{ad} = 13$), il n'en demeure pas moins que chacune d'elles développe une stratégie d'expansion spatiale différente de celle des autres.

A l'opposé de ces espèces dont les stratégies d'expansion spatiale diffèrent, certaines espèces commerciales développent des stratégies identiques. C'est le cas de *Ceiba pentandra* et de *Lannea welwitschii* à Mopri ($B_{ad} = 26 - 0 = 26$) et à Irobo ($B_{ad} = 4 - 0 = 4$). Pour ces deux espèces (*Ceiba pentandra* et *Lannea welwitschii*) on peut affirmer qu'elles sont apparues dans 26 (resp. 4) « nouveaux » quadrats d'où elles n'existaient pas en 1978 à Mopri (resp. à Irobo).

Il n'est pas possible de faire une telle affirmation dans le cas de *Funtumia sp.* Pour cette espèce, le bilan (B_{ad}) est négatif (-6) à Mopri et positif (17) à Irobo. Et il serait incorrect et trop simpliste d'affirmer que *Funtumia sp.* est apparue dans 17 « nouveaux » quadrats à Irobo, et qu'elle a disparu de 6 quadrats à Mopri. En réalité, *Funtumia sp.* est apparue à Mopri dans 6 « nouveaux » quadrats (N_1) et elle a disparu de 12 quadrats (N_2). Le bilan B_{ad} négatif (-6) enregistré à Mopri est donc le résultat de l'opération N_1 (apparitions) - N_2 (disparitions), soit $B_{ad} = 6 - 12 = -6$. Il en est de même pour Irobo où $B_{ad} = 18 - 1 = 17$.

Ce cas particulier démontre que le bilan B_{ad} constitue certes un bon indicateur de la tendance à l'enrichissement des quadrats, mais il est pauvre en informations. Car le bilan B_{ad} ne rend pas compte du rapport qui existe entre la fréquence des apparitions d'espèces (N_1) et la fréquence des disparitions d'espèces (N_2). De façon globale, les apparitions sont cinq fois plus fréquentes ($5,50$ apparitions. ha^{-1}) que les disparitions ($1,04$ disparition. ha^{-1}) à Mopri. Cet écart est moindre à Irobo où les apparitions se produisent avec la fréquence de $1,96$ apparition. ha^{-1} alors que les disparitions s'opèrent à raison de $0,54$ disparition. ha^{-1} .

PROCESSUS DE DISPARITION DES ESPECES COMMERCIALES

Dans les deux périmètres, les apparitions d'espèces sont de loin plus fréquentes que les disparitions. Ceci est aussi vrai dans les quadrats éclaircis que dans les quadrats témoins. La fréquence élevée de ces apparitions par rapport à celle des disparitions d'espèces rend compte de ce que la flore de Mopri et d'Irobo sont dans une dynamique d'enrichissement naturel. Les quadrats (éclaircis et témoins) ont tendance à s'enrichir en espèces commerciales.

Toutefois, les apparitions et les disparitions d'espèces qui sous tendent cet enrichissement naturel demeurent deux processus différents de par leur mode opératoire. Les analyses ont, en effet, révélé qu'à Irobo, les disparitions d'espèces se font au hasard alors qu'à Mopri, elles ne se produisent pas de manière totalement aléatoire.

A Mopri, le faible nombre d'observations disponibles n'a pas permis de mettre en exergue les facteurs qui déterminent le processus de disparition des espèces commerciales. Ceci pose le problème récurrent de l'insuffisance des effectifs dans la plupart des études en rapport avec la mortalité des arbres (Franklin *et al.*, 1987).

La «disparition» et la «mortalité» sont en effet deux concepts étroitement liés. A l'échelle de l'arbre, individu ligneux, la mort est automatiquement synonyme de disparition. Mais à l'échelle de l'espèce, cette assertion est vraie si et seulement si cet individu «arbre» est l'unique tige et le dernier représentant de son espèce. Autrement dit, si l'arbre qui meurt est en même temps le seul individu représentant d'une espèce donnée, sa disparition entraîne automatiquement celle de son espèce. La

corrélation entre disparition et mortalité implique que le processus de disparition affecterait plus souvent les espèces rares que les espèces abondantes dans les quadrats.

Contrairement à Irobo où les disparitions se font au hasard, le résultat des tests a montré que ces disparitions ne se produisent pas de façon totalement aléatoire à Mopri. Sur le terrain, la preuve est donnée par le constat que les disparitions se produisent majoritairement dans quelques quadrats seulement.

Toutefois, le processus de disparition ne dépend ni du traitement sylvicole, ni de la richesse spécifique initiale des quadrats. Outre les deux variables considérées (traitement et richesse spécifique), les disparitions pourraient aussi s'expliquer par d'autres variables telles que la nature du sol, la survenue de maladies ou d'attaques d'insectes, les chablis, etc. Mais ces variables ne sont pas disponibles.

PROCESSUS D'APPARITION DES ESPECES COMMERCIALES

L'analyse descriptive des données relatives aux apparitions montre qu'elles sont très fortement spatialisées tant à Mopri qu'à Irobo. Ce constat peut paraître trivial pour le gestionnaire forestier qui conçoit bien qu'aucune forêt tropicale naturelle n'est jamais parfaitement homogène (Shugart, 1984), surtout à l'échelle des deux périmètres (900 ha) considérés.

Par conséquent, plusieurs facteurs pourraient expliquer l'agrégation des apparitions dans certains quadrats. On peut citer par exemple, les conditions édaphiques, la densité du peuplement, la composition floristique, etc. Les analyses effectuées ont permis d'établir que le processus d'apparition des espèces commerciales dépend de deux principaux facteurs notamment la surface terrière totale restante (STTR) et la richesse spécifique initiale (S_i) des quadrats.

Par ailleurs, puisque les espèces commerciales ont en général des tempéraments différents les unes des autres, on peut formuler l'hypothèse qu'elles réagissent différemment à l'ouverture du peuplement par éclaircie (Houllier *et al.*, 1991). Ainsi, les espèces commerciales héliophiles apparaîtraient, prioritairement, dans les quadrats peu denses (peuplements ouverts) tandis que les espèces d'ombre auraient plutôt tendance à apparaître dans les quadrats plus denses (peuplements fermés) (Shugart, 1984).

Lorsqu'on compare les deux périmètres, la différence entre la fréquence des apparitions à Mopri (5,5 apparitions.ha⁻¹) et à Irobo (1,04 apparition.ha⁻¹) s'expliquerait essentiellement par leurs caractéristiques floristiques.

Le peuplement de Mopri, qui comporte 59 espèces commerciales, est plus riche que celui d'Irobo qui en compte 13 de moins (46 espèces commerciales),

La proportion en espèces commerciales de la forêt de Mopri (46,8 % de la densité totale du peuplement) est quasiment deux fois plus importante que celle d'Irobo (23,5 % de la densité totale du peuplement).

En définitive, l'impact des éclaircies serait décuplé par ces caractéristiques floristiques de sorte à rendre les apparitions d'espèces commerciales plus probables à Mopri qu'à Irobo. En l'absence donc des semenciers d'espèces secondaires, dévitalisés par éclaircie, la présence des seuls semenciers d'espèces commerciales infléchirait la régénération naturelle dans le sens de l'enrichissement naturel des quadrats.

CONCLUSION

Suite à l'appauvrissement rapide des forêts classées de Côte d'Ivoire en espèces commerciales due essentiellement à l'exploitation forestière sélective, plusieurs études ont été menées dans le but de développer des techniques d'enrichissement artificiel et d'enrichissement naturel. La méthode d'éclaircie sélective, expérimentée dans les périmètres de Mopri et d'Irobo, constitue un exemple de technique d'enrichissement naturel des forêts de production. Les éclaircies ont concerné uniquement les semenciers d'espèces secondaires ; ceci, afin d'infléchir la régénération dans le sens de l'enrichissement naturel en espèces commerciales.

Vingt (20) ans après l'application des éclaircies, le bilan de l'enrichissement naturel en espèces commerciales est positif ; le gain moyen est de 4,46 espèces.ha⁻¹ à Mopri et de 1,42 espèces.ha⁻¹ à Irobo. Ce bilan global est le résultat de deux processus opposés ; à savoir, l'apparition et la disparition des espèces dans les différents quadrats. Les processus de disparition et d'apparition s'apparentent

respectivement à la mortalité et à la régénération à l'échelle des espèces.

Les espèces ligneuses tropicales entretiennent des relations très diverses avec leur environnement local, et les caractéristiques de cet environnement influencent beaucoup leur expansion (apparition) ou leur extinction (disparition). Pour les disparitions d'espèces, bien que le caractère agrégé de leur distribution spatiale ait été démontré, il n'a pas été possible de déterminer les principaux facteurs environnementaux dont elles dépendent. Pour les apparitions (recrutement) d'espèces dont la distribution est également spatialisée, il ressort qu'elles sont régies par deux facteurs principaux ; à savoir : la surface terrière et la richesse spécifique initiale.

REFERENCES

- Anonyme. 1980. Etude dynamique en vue de l'aménagement de la forêt dense de Côte d'Ivoire. SODEFOR, Rapport interne : pp 45 - 83.
- Anonyme. 1992. Schéma de l'implantation de la Sodefor en forêt classée. Préparation et contenu des aménagements et des plans de gestion. Liaison apurement - reclassement - aménagement de la forêt et de sa zone périphérique. SODEFOR, Rapport interne, 13 p.
- Anonyme. 1996. Plan d'aménagement de la forêt classée d'Irobo 1997 - 2006. SODEFOR, Rapport interne, 44 p.
- Bernhard-Reversat F. 1975. Recherches sur l'écosystème de la forêt subéquatoriale de basse Côte d'Ivoire. Les cycles des macroéléments. *Terre et Vie*, 29 : 229 - 254.
- Bertault J. G. 1982. Etude d'aménagement de la forêt naturelle. Evolution de la surface terrière dans le périmètre SODEFOR d'Irobo et comparaison avec le périmètre Mopri pour une période 3 ans. Côte d'Ivoire, Nogent-sur-Marne (FRA), GERDAT - CTFT : 7 - 16.
- Bertault J. G. 1986. Etude de l'effet d'interventions sylvicoles sur la régénération naturelle au sein d'un périmètre expérimental d'aménagement en forêt dense humide de Côte d'Ivoire. Diplôme d'études doctorales. Thèse l'Université de Nancy (France), 254 p.

- Bertault J. G. 1987. Evolution de la croissance des essences principales dans le périmètre d'Irobo, huit années après intervention sylvicole. Abidjan (CIV). CIRAD - CTFT, 19 p.
- Chave J. 2000. Dynamique spatio-temporelle de la forêt tropicale. Ann. Phys. Fr. 25 : 184 p.
- Doumbia F. 1992. Dynamique des peuplements du périmètre de recherche en forêt naturelle de Mopri. Etude du recrutement des essences principales, après dix années d'observation. IDEFOR-DFO, Rapport interne : pp 29 - 43.
- Dupuy B. 1990. Essais de comportement en plantation de 58 espèces ivoiriennes de forêts denses humides : résultats à 10 ans. Abidjan, Côte d'Ivoire, C.T.F.T., Rapport interne, 59 p.
- Dupuy B., R. Brevet, F. Doumbia et A. Diahuissie. 1993. Sylviculture et productivité de la forêt dense humide en Côte d'Ivoire : Principaux résultats sur l'évolution des peuplements naturels de forêt dense humide soumis à différentes modalités d'éclaircie. IDEFOR / CIRAD-FORET, Rapport interne, 75 p.
- Durrieu M. L. 1994. Bilan des expérimentations dans les dispositifs d'Irobo et de Mopri en forêt dense de Côte d'Ivoire, après 12 et 14 ans de mesures. CIRAD-FORET, Rapport interne, 89 p.
- Durrieu M. L, V. Favrichon, B. Dupuy, A. Bar Hen, L. Houde et H. F. Maitre. 1998a. Croissance et productivité en forêt dense humide. Bilan des expérimentations dans le dispositif d'Irobo. Côte d'Ivoire (1978-1990). Document 2, Série FORAFRI, 69 p.
- Durrieu M. L, V. Favrichon, B. Dupuy, A. Bar Hen, L. Houde et H. F. Maitre. 1998b. Croissance et productivité en forêt dense humide. Bilan des expérimentations dans le dispositif de Mopri. Côte d'Ivoire (1978 - 1992). Document 3, Série FORAFRI, 73 p.
- Dykstra D. P. et R. Heinrich. 1992. Assurer la durabilité des forêts tropicales grâce à des pratiques d'exploitation écologiquement rationnelles. Unasylva, 169 (43) : 16 - 24
- Favrichon V. 1995. Modèle matriciel déterministe en temps discret. Application à l'étude de la dynamique d'un peuplement forestier tropical humide (Guyane Française). Thèse de l'Université Claude Bernard - Lyon 1 (France), 251 p.
- Franklin J. F, H. H. Shugart and M. E. Harmon. 1987. Trees death as an ecological process : the causes, consequences, and variability of tree mortality. BioScience, 37 (8) : 550 - 556.
- Houllier F., J. Bouchon et Y. Birot. 1991. Modélisation de la dynamique des peuplements forestiers : état et perspectives. Rev. For. Franç., XLIII (2) : 87 - 108.
- Letourneux C. 1956. Les dégagements par annelation et empoisonnement. B.F.T., 46 : 3 - 10.
- Maitre H. F. et M. Hermeline. 1985. Dispositif d'étude de l'évolution de la forêt dense ivoirienne suivant différentes modalités d'intervention sylvicole. Présentation des principaux résultats après quatre années d'expérimentation. SODEFOR / CIRAD-FORET, Rapport interne, 83 p.
- Mallet B. et N. Tuo. 1989. Evolution récente des techniques de dévitalisation des essences secondaires de la forêt naturelle en Côte d'Ivoire. Abidjan, Côte d'Ivoire, C.T.F.T., 8 p.
- Mielot J. et J. G. Bertault. 1980. Etude dynamique en vue de l'aménagement de la forêt dense de côte d'Ivoire. Buts et description des travaux réalisés. SODEFOR, Rapport interne : pp 3 - 51.
- 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, Vol. 50 : 237 - 249.
- Poorter L., F. Bongers, F.N. Kouamé and W. D. Hawthorne. 2004. Biodiversity of West African forests : an Ecological Atlas of Woody Plant Species. CABI Publishing : 337 - 421.
- Roose E. 1981. Dynamique actuelle des sols ferrallitiques et ferrugineux tropicaux d'Afrique occidentale. O.R.S.T.O.M., Travaux et Documents : 378 - 409.
- Sheil D. 2001. Long-term observations of rain forest succession, tree diversity and responses to disturbance. Pl. Eco., 155 (2) : 169 - 181.
- Sheil D. and R. M. May. 1995. Mortality and recruitment rate evaluation in heterogeneous tropical forest. J. of Eco., 84 : 91 - 100.
- Shugart H. H. 1984. A theory of forest dynamics. The ecological implications of forest succession models. Springer Verlag., 78 - 113.
- Usher M. B. 1969. A matrix model for forest management. Biometrics, 25 : 309 - 317.
- Vanclay J. K. 1991. Aggregation tree species to develop diameter increment equations for tropical rainforests. For. Eco. and Manag., 42 : 143 - 168.

- Vennetier P. et G. Laclavère. 1983. Atlas de Côte d'Ivoire. Paris, France, Ed. J. A., 72 p.
- Wadsworth R. K. 1977. A study of diameter distributions of an uneven aged tropical forest by means of a transition matrix model. Doctor of Philosophy of University of Washington (USA), 155 p.
- Zobi I. C. 1998. Modèle de mortalité dans les peuplements ligneux et relation avec les répartitions spatiales. Rapport bibliographique de DEA, Université Claude Bernard - Lyon 1 (France), 30 p.
- Zobi I. C. 2002. Contribution à la gestion sylvicole des forêts humides ivoiriennes à travers l'analyse des dispositifs permanents de Mopri et d'Irobo. Thèse de l'Université Claude Bernard - Lyon 1 (France), 158 p.
- Zolman J. F. 1993. Biostatistics - Experimental design and statistical inference. Oxford University Press, New York, Oxford (USA), 343 p.