Etude comparative des paramètres floristiques du Parc National de la Ruvubu, Burundi

Comparative study of floristic parameters of the Ruvubu National Park, Burundi

Tatien MASHARABU 1822*, Nausicaa NORET 3, Jean LEJOLY 3, Marie José BIGENDAKO 2, & Jan BOGAERT 1

Abstract: The Ruvubu National Park, the biggest protected area of Burundi, is located in the north-eastern part of the country. The study of floristic parameters is indispensable if we want to set up sustainable management policies in a protected area. Species richness and biological diversity index were used to express differences in diversity within ecosystems. Various ecological spectra (life forms, phytogeographical patterns and dissemination types) were also used. Three main types of ecosystems have been identified; savannahs show the highest floristic diversity linked to diversity of habitats. The park comprises mainly phanerophytes (44%), anemochorous (47%) and widely distributed species (39%) with interpenetration of the zambezian and oriental domains.

Key words: ecological spectrum, ecosystems, evenness, diversity, Ruvubu, Burundi

Résumé: Le Parc National de la Ruvubu, la plus grande aire protégée du Burundi, est situé au nord-est du pays. L'étude des paramètres floristiques est indispensable si l'on veut mettre en place des aménagements durables dans une aire protégée. La richesse spécifique ainsi que les indices de diversité ont été calculés pour exprimer les différences en matière de diversité au sein des écosystèmes. Différents spectres écologiques (formes de vie, types de distribution phytogéographique et types de dissémination) ont également été utilisés. Trois principaux types d'écosystèmes ont été identifiés, les savanes étant les plus diversifiées floristiquement par la variété de leurs habitats. Le parc comprend principalement des phanérophytes (44%), des plantes anémochores (47%) et des espèces à large amplitude phytogéographique (39%) avec une nette interpénétration des domaines zambézien et oriental.

Mots-clés: spectre écologique, écosystèmes, équitabilité, diversité, Ruvubu, Burundi,

INTRODUCTION

Le Parc National de la Ruvubu (PNR) est situé au Nord-Est du Burundi entre les latitudes 2°54' et 3°22' sud et les longitudes 30°06' et 30°33' est. Sa superficie est de 50.800 ha, soit environ 1,8 % du territoire national burundais. Il s'étend sur une longueur de 62 km et sur une largeur variant de 5 à 13 km. Le parc est subdivisé en 4 secteurs qui se localisent dans les provinces de Karuzi, Muyinga, Ruyigi et Cankuzo. Ce parc est étiré le long de la rivière Ruvubu qui lui a donné son nom (Ruvubu signifie « la rivière aux hippopotames »). L'altitude du PNR varie de 1350 à 1830 m. Cette aire protégée est reprise dans la deuxième catégorie de l'UICN (Union Mondiale pour la Conservation de la Nature), laquelle comprend les aires protégées gérées principalement à des fins de conservation des écosystèmes et de loisirs (les différentes catégories d'aires protégées ont été définies en détail dans IUCN, 1994). Le PNR constitue également une Zone Importante de Conservation des Oiseaux (ZICO) au Burundi

¹ Université Libre de Bruxelles, Ecole Interfacultaire de Bioingénieurs, Service d'Ecologie du paysage et Systèmes de production végétale, CP 169. 50 Avenue F. Roosevelt, B-1050 Bruxelles, Belgique

² Université du Burundi, Faculté des Sciences, Département de Biologie, B.P. 2700 Bujumbura, Burundi

³ Université Libre de Bruxelles, Laboratoire d'Ecologie végétale et Biogéochimie, CP 244, Campus de la Plaine, Boulevard du Triomphe, B-1050 Bruxelles, Belgique

^{*} Auteur pour correspondance [masharabin@yahoo.fr]

(BirdLife International 2009, HAKIZIMANA et *al.* sous presse). NZIGIDAHERA (2000) signale néanmoins que la végétation du PNR reste mal connue dans son ensemble. Peu d'études y ont été conduites et les données relatives à sa composition floristique et à sa phytosociologie manquent ou sont insuffisantes (MASHARABU et *al.* 2008). En plus d'être un sanctuaire et un refuge pour des animaux disparus ailleurs dans le pays, l'intérêt du PNR réside aussi dans la diversité des formations végétales et des espèces qu'il contient. Il s'avère ainsi indispensable de procéder à une étude des paramètres floristiques du PNR à travers l'estimation de sa diversité et l'analyse des spectres écologiques.

De nombreuses hypothèses ont été proposées afin d'expliquer la coexistence des espèces et le maintien des communautés ultra-diversifiées (WILSON 1990, TILMAN & PACALA 1993, PALMER 1994, CHESSON 2000, WRIGHT 2001). Comme souvent en écologie, les mécanismes invoqués dépendent de l'échelle d'investigation (SCHNEIDER 2001). Aux échelles biogéographiques, les assemblages floristiques sont reliés à des causes géologiques (mouvements tectoniques), historiques et climatiques (gradients latitudinaux) (PHILLIPS et al. 1994, PITELKA et al. 1997, GASTON 2000). Aux échelles régionales, la géologie (relief, substrat), les changements climatiques (glaciations) et les migrations ont des effets majeurs sur la diversité floristique (CONNELL 1978, HUSTON 1980, TER STEEGE & ZONDERVAN 2000, CONDIT et al. 2000, PHILLIPS et al. 2003, TUOMISTO et al. 2003). A l'échelle locale, les conditions abiotiques imposées par le milieu modulent les interactions biotiques entre espèces (ZOBEL 1997, BROKAW & BUSING 2000). La topographie diversifiée, la géologie, la variabilité spatiale et temporelle du climat en Afrique de l'est et du sud ont créé une mosaïque de types de végétation distincts (GICHOHI et al., 1996). De surcroît, l'hétérogénéité du milieu crée des conditions variables, favorables à des espèces différentes dans l'espace et dans le temps (CHESSON & WARNER, 1981).

L'objectif global de la présente étude est d'analyser la variabilité floristique du PNR à travers certains paramètres floristiques entre autres les indices biocénotiques, les formes de vie, les modes de dissémination des diaspores et les types phytogéographiques. Trois hypothèses ont été formulées afin d'atteindre cet objectif:

Hypothèse 1: Les phanérophytes présentent un recouvrement relatif supérieur aux autres formes de vie étant donné que le PNR est constitué en grande partie de savanes arbustives;

Hypothèse 2: Le PNR étant riche en termes de faune mammalienne et avienne (NZIGIDAHERA 2000, HAKIZIMANA et *al.* sous presse), on s'attend à une prédominance des zoochores sur les autres types de diaspores;

Hypothèse 3: Le Burundi jouit des influences phytogéographiques diverses (NDABANEZE, 1983). Le PNR n'est pas épargné de ces influences. De par sa localisation, il jouirait beaucoup plus d'influences de la mosaïque régionale du Lac Victoria et du centre d'endémisme zambézien.

Les objectifs spécifiques suivants ont été fixés afin de pouvoir tester ces hypothèses:

- ° évaluer les affinités floristiques entre les écosystèmes du PNR
- ° identifier les formes de vie et les types de diaspores favorisées dans le PNR
- ° identifier le spectre d'appartenance phytogéographique des espèces et investiguer sur la position phytogéographique du PNR

MÉTHODOLOGIE

Milieu d'étude et collecte des données

La présente étude s'est basée sur 114 relevés effectués dans le PNR (67 en savanes, 23 dans les galeries forestières et 24 dans les marais), suivant des itinéraires recoupant les différentes situations topographiques, mésoclimatiques et géologiques du parc. Ces relevés ont été effectués d'une part sur l'axe des villages Kigamba-Gasave, et d'autre part sur l'axe village Bibara-Rivière Ruvubu. Seuls les milieux présentant une apparente uniformité des conditions écologiques ont été retenus. Les limites des relevés ont été fixées de manière à éviter les zones de contact entre phytocénoses différentes.

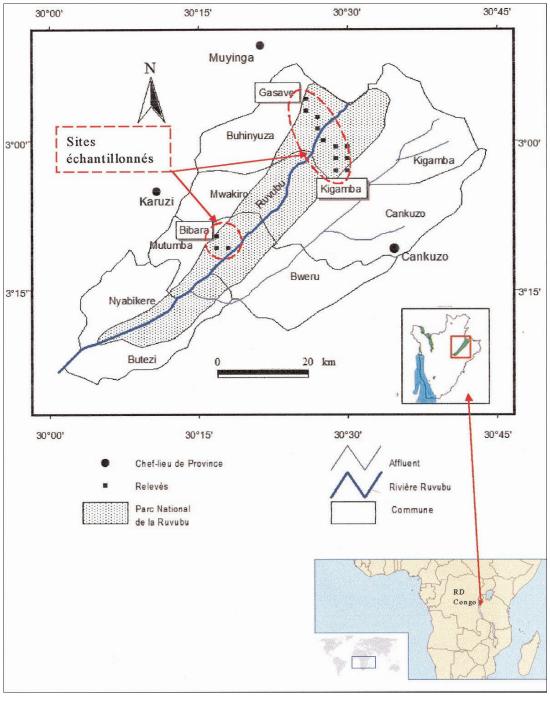


Figure 1 : Réseau hydrographique, divisions administratives et localisation des coordonnées GPS des groupes de relevés phytosociologiques réalisés dans le Parc National de la Ruvubu.



Photo: panorama du Parc national de la Ruvubu (document T. MASHARABU)

Au cours de cette étude, une attention particulière a été accordée à l'axe Kigamba-Gasave. Cette portion se situe entre le bureau de l'Institut National pour l'Environnement et la Conservation de la Nature (INECN) à Kigamba (altitude 1671 m, S 03° 03', E 030° 30'), commune Kigamba, province Cankuzo et le poste d'entrée de l'INECN à Gasave (altitude 1507 m, S 02° 56', E 030° 26'), commune Buhinyuza, province Muyinga, sur une longueur d'environ 25 km. Le choix de cette portion a été guidé par le fait qu'elle est représentative de l'hétérogénéité structurale du PNR. Elle montre une grande variabilité paysagère. La figure 1 montre la localisation des groupes de relevés via leurs coordonnées GPS.

Individualisation des écosystèmes

Il existe plusieurs méthodes d'analyse numérique des relevés et chacune d'entre elles a une part de subjectivité (FEOLI et *al.*, 2006). Néanmoins, parmi les méthodes indirectes d'ordination, l'analyse des correspondances redressées (Detrended Correspondence Analysis, DCA) est plus performante car non sujette à l'effet d'arche et de compression des données (KEVIN et *al.* 2000). Ainsi, afin d'individualiser les écosystèmes, l'ordination canonique avec CANOCO (Canonical Community Ordination) (JONGMAN et *al.*, 1995) a été utilisée. Nous en avons utilisé la DCA.

Estimation de la diversité

Pour comparer la diversité des groupes floristiques, nous nous sommes servis des indices de diversité de Shannon H et d'équitabilité de Piélou E (HUSTON 1994, DAJOZ 2003, FRONTIER et *al.* 2008). L'équitabilité (E), résulte du rapport de l'indice de diversité de Shannon-Weaver (H) ou diversité réelle et de la valeur théorique maximale (H'max).

Indice de diversité de Shannon et Weaver: ;
$$H = -\sum_{i=1}^{3} P_i \ln P_i$$
; (1)

avec s = nombre d'espèces ; ni correspond au recouvrement moyen de l'espèce i tandis que N

équivaut à la somme des recouvrements de l'ensemble des espèces. Le rapport ni/N = Pi exprime la probabilité de rencontrer l'espèce i dans le peuplement effectif total N.

Diversité maximale:
$$H' max = \ln S$$
. (2)

L'équitabilité (E) correspond à la diversité relative et est définie par la formule suivante:

$$E = \underbrace{H}_{\text{max}} = \underbrace{H}_{\text{In } S} \tag{3}$$

L'équitabilité (régularité ou encore d'équirépartition chez certains écologues) varie de 0 à 1. En effet, elle tend vers zéro lorsqu'une espèce domine largement le peuplement et elle est égale à 1 lorsque toutes les espèces ont la même abondance.

Dans l'optique de corriger le biais dû au fait que les sites étudiés n'ont pas la même taille, des calculs d'autres indices biocénotiques (diversité de Margalef R_{Mg} et diversité de Menhinick R_{Mn}) ont été effectués avec les inventaires floristiques obtenus.

$$R_{mg} = \frac{S - 1}{1n(N)} \tag{4}$$

$$R_{mg} = \frac{S}{\sqrt{N}} \tag{5}$$

avec S nombre d'espèces et N nombre d'individus. La division par N est incluse pour permettre la comparaison entre des communautés présentant un nombre différent d'individus, étant donné que $S \le N$ d'individus ; et constitue une correction de la taille de l'échantillon (MAGURRAN, 2004).

Le degré d'affinité floristique entre les écosystèmes a été estimé à l'aide du coefficient de similitude floristique de Sørensen:

$$C_s = \underbrace{2a}_{2a+b+c} \tag{6}$$

pour lequel a représente le nombre total d'espèces communes à deux écosystèmes ; b nombre total d'espèces de l'écosystème 1 et c nombre total d'espèces de l'écosystème 2.

Spectres écologiques

Différents spectres écologiques ont été calculés. Les formes de vie des espèces au sens de RAUNKAIER (1934) modifiés par LEBRUN (1947) ainsi que les types de diaspores comme définis par la classification de DANSEREAU & LEMS (1957), ont servi à déterminer respectivement les stratégies adaptatives ainsi que le mode de dissémination, tandis que les spectres phytogéographiques (WHITE 1986, 1993) ont servi à déterminer la position phytogéographique du parc. Nous avons retenu les spectres pondérés car ils tiennent compte de l'abondance de chaque forme vie, type de diaspore ou élément phytogéographique dans une formation, et pas seulement du nombre des espèces différentes. Ils présentent l'avantage de pouvoir être établis même si les espèces ne sont pas identifiées (LEWALLE, 1972).

RESULTATS

Différentiation floristique des écosystèmes du PNR

En soumettant à l'analyse CANOCO le tableau reprenant l'abondance-dominance des espèces, il ressort une individualisation des écosystèmes du parc, traduisant une forte variabilité floristique des écosystèmes échantillonnés (Figure 2). Les gradients environnementaux ainsi que l'individualisation et l'hiérarchisation des groupes écosociologiques de chaque écosystème seront développées dans les travaux ultérieurs.

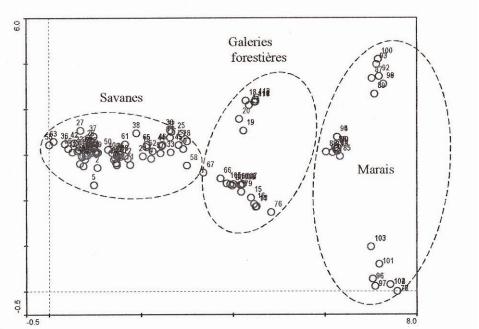


Figure 2: Représentation des écosystèmes étudiés en fonction de leur composition spécifique sur les 2 premiers axes de la DCA

Diversité biologique et affinités floristiques

Diversité- α

Les valeurs des indices biocénotiques (richesse taxonomique, diversité de Shannon-Weaver, de Margalef, de Menhinick et équitabilté de Piélou) sont consignées dans le tableau 1.

Tableau 1: Paramètres écologiques décrivant les caractéristiques des écosystèmes du Parc National de la Ruvubu

	Savanes	Galeries forestières	Marais
Indice de Shannon-Weaver	4.17	4.81	3.16
Indice d'équitabilité de Piélou	0.95	0.96	0.94
Indice de Margalef	36.77	21.78	7.34
Indice de Menhinick	6.96	5.23	2.46
Richesse spécifique	270	146	43
Nombre de relevés	67	23	24

Diversité- β

Il s'agit du coefficient de similarité de Sørensen dont il a été question dans cette étude. Les valeurs trouvées sont consignées dans le tableau 2.

Tableau 2: Cœfficient de similarité de Sørensen

Savanes	Galeries forestières	Marais	
1	1		
0.353	1		
0.108	0.241	1	
	1 0.353	1 1 0.353 1	1 1 0.353 1

Spectres écologiques

Formes biologiques

La figure 3 résume les résultats de l'analyse des formes de vie. L'importance des phanérophytes (44% du recouvrement relatif) est mise en évidence. Viennent ensuite par ordre décroissant les hémicryptophytes (30%), les géophytes (13%), les chaméphytes (11%), les thérophytes (2%) et enfin les hydrophytes avec 1 %. L'indice d'équitabilité des formes biologiques est de 0.74.

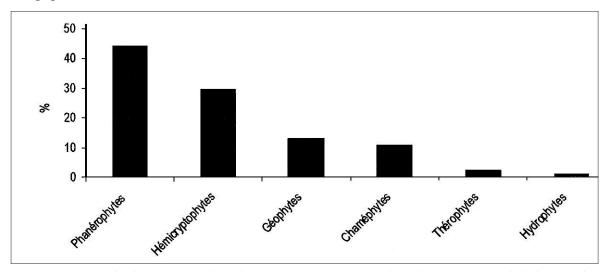


Figure 3: Spectre biologique pondéré des espèces inventoriées dans le Parc National de la Ruvubu (PNR ; Burundi)

Types de diaspores

La figure 4 résume les résultats de l'analyse des types de diaspores. Le spectre pondéré montre que les sclérochores recouvrent 44% de la superficie totale suivies par les sarccochores (26%) et les ballochores (26%). Les pogonochores, les desmochores, les ptérochores et les barochores sont faiblement représentées. L'indice d'équitabilité des types de diaspores est de 0.62.

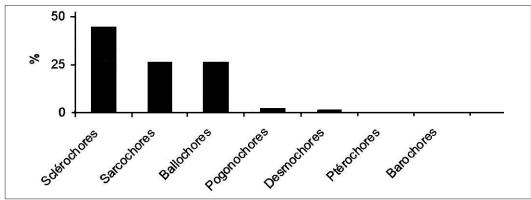


Figure 4: Spectre pondéré des types de diaspores dans le Parc National de la Ruvubu (PNR ; Burundi)

En regroupant les différentes catégories (figure 5) selon la classification autoécologique de MOLINIER & MÜLLER (1938), on constate que les plantes anémochores (sclérochores, ptérochores, pogonochores) viennent en tête avec 47% pour le spectre pondéré suivies par les espèces zoochores (sarcochores, desmochores) avec 27%. Ces deux groupes constituent le groupe des hétérotochores c'est-à-dire les diaspores munies d'appendices et extrêmement légères ou enveloppées de couches charnues et sont représentées à hauteur de 74% pour le spectre pondéré. Les autochores c'est-à-dire les diaspores ne présentant pas d'adaptations évidentes à un quelconque agent externe de dispersion (ballochores, barochores) représentent 26% du recouvrement relatif. L'indice d'équitabilité des différentes catégories de types de diaspores est de 0.96.

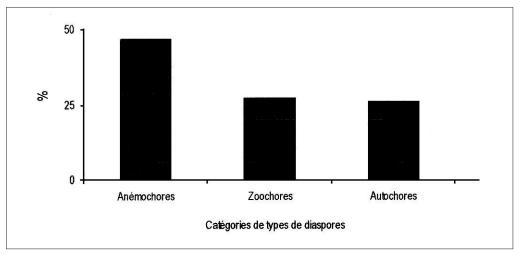


Figure 5: Spectre pondéré des différentes catégories de types de diaspores dans le Parc National de la Ruvubu (PNR ; Burundi)

Distribution phytogéographique

Pour l'ensemble du cortège floristique, le fonds floristique et le recouvrement sont dominés par les espèces largement distribuées (les espèces plurirégionales africaines, pantropicales, paléotropicales, afro-tropicales, subcosmopolites, afro-Malgaches, montagnardes et cosmopolites) qui viennent en tête avec 39% pour le spectre phytogéographique pondéré (figure 6). Au sein de ce groupe, les familles qui en ont le plus grand nombre sont: Poaceae, Fabaceae, Asteraceae. Le groupe des espèces soudano-zambéziennes vient en second lieu avec 35% du spectre pondéré. Au sein de ce groupe, les familles qui en ont le plus grand nombre sont: Fabaceae, Asteraceae, Euphorbiaceae,

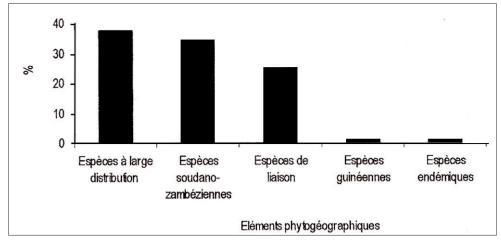


Figure 6: Distribution générale des espèces de la flore du Parc National de la Ruvubu (PNR; Burundi)

Rubiaceae. Les espèces de liaison (liaison soudano-zambézienne et montagnarde, liaison soudano-zambézienne et guinéenne) occupent la troisième place avec 25%. Les groupes des espèces guinéennes et des espèces cosmopolites sont faiblement représentés. L'indice d'équitabilité pour la distribution générale des espèces est de 0.71.

L'examen détaillé des types de distribution phytogéographique de l'ensemble spécifique (figure 7) montre une prédominance des espèces soudano-zambéziennes avec 35% de recouvrement relatif de tout le parc. L'indice d'équitabilité des différents types phytogéographiques est de 0.74.

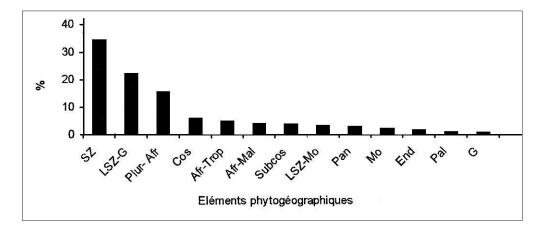


Figure 7: Spectre phytogéographique détaillé de la flore du Parc National de la Ruvubu, Burundi (SZ:Omni-soudano-zambéziennes, LSZ-G: Liaison soudano-zambézienne et guinéenne: Plur-Afr: Plurirégionales africaines, Cos: Cosmopolites, Afr-Trop: Afro-tropicales, Afr-Mal: Afro-Malgaches, Subcosm: Subcosmopolites, LSZ-Mo: Liaison soudano-zambézienne et montagnarde, Pan:Pantropicales, Mo: Montagnardes, End: Endémiques, Pal:Paléotropicales, G: Guinéennes)

La figure 8 montre la représentation de l'élément-base soudano-zambézien en sous-éléments des espèces inventoriées dans le PNR. Les espèces omni-soudano-zambéziennes dominent avec 49 % du recouvrement relatif (Indice d'équitabilité = 0.72).

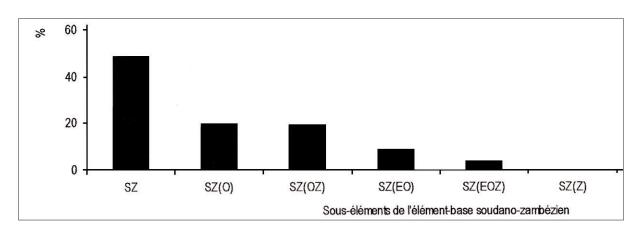


Figure 8: Spectre phytogéographique pondéré de l'élément-base soudano-zambézien en sous éléments des espèces inventoriées dans le Parc National de la Ruvubu, Burundi (SZ:Espèces omni-soudano-zambéziennes, SZ(O): Espèces soudano-zambéziennes à dominance orientale,SZ(OZ): Espèces soudano-zambéziennes à dominance orientale zambézienne, SZ(EO): Espèces soudano-zambéziennes à dominance éthiopienne orientale SZ(EOZ): Espèces soudano-zambéziennes à dominance éthiopienne orientale et zambézienne, SZ(Z): Espèces soudano-zambéziennes à dominance zambézienne)

DISCUSSION

Diversité biologique et affinités floristiques

Les indices biocénotiques montrent que ce sont les savanes qui présentent la plus grande diversité spécifique, suivies des galeries forestières et enfin des marais. Cette forte diversité est liée à la diversité des biotopes qu'on observe en savanes, lesquelles se trouvent depuis les bas fonds jusqu'aux sommets des plateaux en passant par les zones de pentes (piémonts). Les crêtes du parc quant à elles sont faites de tapis graminéens presque monospécifiques où *Loudetia simplex* (Poaceae) domine avec juste quelques arbustes épars adaptés aux sols squelettiques tels que *Parinari curatellifolia* (Chrysobalananceae), *Protea madiensis* (Proteaceae), *Psorospermum febrifugum* (Clusiaceae), *Hymenocardia acida* (Euphorbiaceae). La faible diversité des marais est quant à elle liée aux conditions extrêmes de ce milieu. Leur composition floristique est généralement réduite, ce qui a déjà été constaté pour la plupart des marais à *Cyperus* du Ruanda-Urundi (VAN DER BEN, 1961). Dans l'ensemble, l'indice d'équitabilité de Piélou est relativement élevé, ce qui stipule l'équilibre entre les espèces. Néanmoins, l'indice d'équitabilité pour les marais est des plus petits, ce qui suggère qu'il y a certainement une (des) espèce(s) dominante(s) dans les marais et c'est le cas pour les marais à dominance de *Cyperus papyrus* (Cyperaceae).

Analyse des spectres écologiques

Formes biologiques

La coexistence des espèces est basée sur le partage et l'utilisation des ressources communes, où les espèces s'adaptent aux différentes formes de compétition, de stress ou de perturbation (GRIME 1973, 1974). C'est ainsi que les phanérophytes de notre dition sont constitués en grande partie par des arbres et arbustes de savanes qui sont dotés de dispositifs leur permettant de résister au passage des feux. LEWALLE (1972) a fait le même constat dans les savanes plus ou moins boisées à Protea madiensis et à Entada abyssinica rencontrées dans certaines localités au Burundi occidental. La strate arborescente est constituée d'espèces qui présentent le plus souvent comme mode de résistance aux feux courants l'épaississement de l'écorce: Protea madiensis (Proteaceae), Entada abyssinica (Mimosaceae), Parinari curatellifolia (Chrysobalanaceae), Hymenocardia acida (Euphorbiaceae), Pericopsis angolensis (Fabaceae), Cussonia arborea (Araliaceae), Combretum div sp (Combretaceae) sont particulièrement démonstratifs à cet égard; ces arbres ne sont jamais jointifs. Les végétaux des régions qui subissent le feu avec une certaine périodicité présentent une série d'adaptations assurant la survie ou permettant une colonisation rapide du milieu. Parmi ces adaptations, soulignons la capacité à rejeter de souches, l'existence d'organes souterrains (bulbes, rhizomes), une écorce épaisse permettant de résister aux températures élevées, la libération des graines ou la stimulation de leurs capacités germinatives après le passage des feux (GILL 1977 cité dans LEPART & ESCARRE 1983). Il ne faudra pas voir dans ces caractères une adaptation exclusive aux incendies; certains d'entre eux jouent aussi un rôle de protection contre la sécheresse qui sévit souvent dans les régions à incendies fréquents (TRABAUD 1980 cité dans LEPART & ESCARRE 1983). L'importance des feux dans le maintien et l'évolution des écosystèmes du PNR est bien réelle et se retrouve confirmée dans de nombreuses situations. Ainsi en Afrique de l'Est, certains botanistes ne considèrent pas le miombo comme une végétation climacique, mais plutôt comme un "pyroclimax". Le climax serait la forêt dense sèche, remplacée par le miombo, puis en fin de série régressive par une savane de dégradation (BELLEFONTAINE et al., 1997).

L'importance considérable des phanénophytes traduit les stratégies adaptatives des végétaux qui correspondent à la stratégie compétitive. La stratégie hémicryptophytique est la plus performante (le plus grand nombre d'espèces végétales sur terre, colonisant tous les milieux) car la moins tranchée. La stratégie non viable correspond à la stratégie géophytique.

Les chaméphytes correspondent à la stratégie de tolérance au stress tandis que les thérophytes correspondent à la stratégie rudérale (GRIME 1977 cité dans JULVE 1989). L'importance des chaméphytes serait liée d'un côté au stress d'ordre anthropique en savanes surtout, suite aux feux de gestion et aux feux d'origine criminelle, et d'un autre côté au stress hydrique dans les marais suite aux inondations.

Spectre des types de diaspores

Les espèces à diaspores non charnues et relativement légères c'est-à-dire les sclérochores, occupent la première place avec 44 % du recouvrement relatif total. Ces espèces font partie pour la plupart du tapis graminéen. Les diaspores pourvues de couches externes charnues et molles c'est-à-dire les sarcochores, occupent la deuxième position avec 26% (spectre pondéré) et leur importance peut se justifier par le fait que les espèces autres que les sarcochores ont plus de malchance de tomber dans l'eau lors de la migration, et disparaître, alors que ces espèces sarcochores sont transportées soit par les oiseaux, soit par d'autres animaux et ont toutes les chances d'arriver à destination. La prédominance des sarcochores sur les autres types de diaspores est mise en évidence dans la plupart de travaux réalisés en Afrique intertropicale (NSHIMBA, 2008). Les relations de dispersion et prédation des graines impliquant plusieurs espèces végétales et mammaliennes, sont sources de diversité et modèlent les communautés et écosystèmes (LAZURE, 2006). Pour CHARLES-DOMINIQUE (1995), la dissémination efficace des graines participe à la régénération forestière par l'entremise des interactions plantes-animaux. Selon la théorie de l'hypothèse d'échappement (Escape hypothesis) [ou hypothèse de mortalité compensatoire (CONNELL et al., 1984)], la probabilité d'apparition de nouveaux individus à proximité d'un arbre parent de la même espèce est plus faible qu'à une distance plus élevée. Les prédateurs spécifiques à une espèce seraient attirés par les fortes densités de graines et de plantules à faible distance de l'arbre parent. Cette «mise à distance» des individus (spacing mechanism) empêche la dominance locale d'une espèce, favorisant ainsi la diversité.

Spectre phytogéographique

Les espèces largement répandues apparaissent un peu mieux représentées dans le PNR, conséquence, semble-t-il, de la dégradation, un constat fait d'ailleurs par REEKMANS (1980) dans la plaine de la basse Rusizi. Il s'agit en grande partie des espèces pantropicales, paléotropicales, plurirégionales africaines, et afrotropicales. L'importance des espèces à large amplitude phytogéographique traduit la perte d'identité de la végétation par la pénétration d'espèces à large distribution. La proportion élevée de taxons largement distribués traduit l'ouverture de cette flore aux influences extérieures. Les espèces à large répartition, cosmopolites, pantropicales ou plurirégionales, sont le plus souvent des rudérales ou des espèces de milieux perturbés. Une forte proportion d'espèces à large répartition peut être un indice de dégradation: la flore perd de sa spécificité (DEVINEAU & FOURNIER, 1997).

Pour l'ensemble de tout le territoire burundais, NZIGIDAHERA (2000) signale que la situation biogéographique de ce pays ainsi que la diversité des conditions écologiques lui confèrent une grande richesse des écosystèmes naturels et des espèces végétales et animales sur son étendue pourtant modeste. Soumis à des influences phytogéographiques diverses (orientale, zambézienne, afro-montagnarde et guinéo-congolaise), le Burundi présente une grande diversité floristique (NDABANEZE, 1983). Le PNR n'est donc pas à l'abri de ces influences. En effet, bien que le district du Mosso et de la Malagarazi fasse partie de la mosaïque régionale du Lac Victoria (WHITE, 1986), elle a beaucoup plus d'affinités phytogéographiques avec le centre d'endémisme régional zambézien. Dans la classification de LEBRUN (1956), ce district faisait entièrement partie du domaine Zambézien. Il est à noter que la mosaïque régionale du Lac Victoria constitue un lieu de rencontre de cinq flores régionales: Guinéo-congolaise, Soudanienne, Zambézienne, Somalie-Masaï et Afromontagnarde (WHITE, 1993).

Les valeurs obtenues par TROUPIN (1966) pour le Parc National de l'Akagera et le Rwanda oriental montrent beaucoup de ressemblances lorsqu'elles sont comparées aux nôtres. Dans les deux cas, l'influence de l'élément soudano-zambézien est nettement prépondérante et l'effacement de l'influence guinéo-congolaise se confirme. Les espèces soudano-zambéziennes sont des plantes distribuées dans le centre régional d'endémisme soudanien d'une part, et dans le centre régional d'endémisme zambézien et dans la mosaïque régionale du lac Victoria (WHITE, 1986). Dans la représentation de l'élément-base soudano-zambézien en sous-éléments des espèces inventoriées, le spectre phytogéographique pondéré montre néanmoins une prédominance des espèces omni-soudano-zambéziennes (SZ) suivies des espèces soudano-zambéziennes à dominance orientale (SZ(O)) avec un recouvrement relatif de 49% et 20% respectivement, pour l'ensemble du parc. Cela laisse prévaloir une nette interpénétration des domaines zambézien et oriental dans le PNR. Leur limite n'est pas bien tranchée. La rivière Ruvubu constituerait la limite entre les deux domaines (VANDE WEGHE & KABAYANDA, 1992). Toutefois, l'importance des espèces soudano-zambéziennes à dominance orientale confirme sa position dans le domaine oriental. Par ailleurs, dans le centre d'endémisme zambézien, l'unité de végétation la plus largement répandue est «la forêt claire zambézienne de type Miombo» (MALAISSE, 1993). L'absence des Julbernardia et des Brachystegia, des espèces caractéristiques du type du miombo (VANCUTSEM et al., 2006), vient corroborer les recherches sur les territoires phytogéographiques du Burundi sur base de la carte de WHITE (1986, 1993) en plaçant le PNR dans le domaine oriental, mosaïque régionale du Lac Victoria. En Tanzanie voisine, le miombo est caractérisé par des arbres de la famille des Caesalpiniaceae, et presque toujours à dominance des espèces du genre Brachystegia seule ou en association avec les espères du genre Julbernardia (RODGERS, 1996). Les influences zambéziennes se font néanmoins manifester dans l'extrême sud du parc avec les forêts claires à Uapaca.

Les espèces de liaison soudano-zambézienne et guinéenne (LSZ-G) qui sont des espèces présentes dans les régions guinéennes, soudaniennes et zambéziennes sont pour la plupart dans le PNR des espèces des formations forestières: Chrysophyllum gorungosanum (Sapotaceae), Steganotaenia araliacea (Apiaceae), Voacanga africana (Apocynaceae), Ficus vallis-choudae (Moraceae), Ficus asperifolia (Moraceae), Dodonea viscosa (Sapindaceae), Sapium ellipticum (Euphorbiaceae), Dioscorea dumetorum (Dioscoreaceae), Anthocleista grandiflora (Loganiaceae), A. schweinfurthii (Loganiaceae), Alchornea cordifolia (Euphorbiaceae), Syzygium cordatum (Myrataceae). Les galeries forestières constituent leur zone d'occurrence dans le PNR. Les espèces de liaison soudano-zambézienne et montagnarde (LSZ-Mo) enregistrent leurs pics dans les galeries forestières et marais: Allophyllus macrobotrys (Sapindaceae), Biophytum helenae (Oxalidaceae), Bridelia bridelifolia (Euphorbiaceae), Newtonia buchananii (Mimosaceae), Pavetta ternifolia (Rubiaceae), Solenostemon platostomoides (Lamiaceae), Vernonia lasiopus (Asteraceae), Vernonia perrottettii (Asteraceae), Xymalos monospora (Monimiaceae).

Les quelques rares espèces guinéennes (*Pycnanthus angolensis*, Myristicaceae et *Teramnus labialis*, Fabaceae) avec 0,2% de spectre pondéré, n'ont été enregistrées que dans les galeries forestières.

CONCLUSION

L'objectif de la présente étude était d'analyser la variabilité floristique du PNR à travers certains paramètres floristiques entre autres les indices biocénotiques, les formes de vie, les modes de dissémination des diaspores et les types phytogéographiques. Les indices biocénotiques ont montré que ce sont les savanes qui présentent la plus grande diversité spécifique, suivies des galeries forestières et enfin des marais. Cette forte diversité est liée à la diversité des biotopes qu'on observe en savanes. Les phanérophytes présentent un recouvrement relatif (44%) supérieur aux autres formes de vie, ce qui nous a conduit à accepter notre première hypothèse. Les plantes anémochores (sclérochores, ptérochores, pogonochores) viennent en tête avec 47% pour le spectre pondéré suivies par les espèces

zoochores (sarcochores, desmochores) avec 27%, d'où le rejet de la deuxième hypothèse selon laquelle les zoochores domineraient sur les autres types de diaspores étant donné que le PNR est riche en termes de faune mammalienne et avienne.

Pour l'ensemble du cortège floristique, le fonds floristique et le recouvrement sont dominés par les espèces largement distribuées (les espèces plurirégionales africaines, pantropicales, paléotropicales, afro-tropicales, subcosmopolites, afro-Malgaches. montagnardes et cosmopolites) qui viennent en tête avec 39% pour le spectre phytogéographique pondéré. Dans la représentation de l'élément-base soudano-zambézien en sous-éléments des espèces inventoriées, le spectre phytogéographique pondéré a montré une prédominance des espèces omni-soudano-zambéziennes suivies des espèces soudano-zambéziennes à dominance orientale avec un recouvrement relatif de 49% et 20% respectivement, pour l'ensemble du parc. Cela laisse prévaloir une nette interpénétration des domaines zambézien et oriental dans le PNR. Leur limite n'est pas bien tranchée. La rivière Ruvubu constituerait la limite entre les deux domaines (VANDE WEGHE & KABAYANDA, 1992). Toutefois, l'importance des espèces soudano-zambéziennes à dominance orientale confirme sa position dans le domaine oriental. Par ailleurs, dans le centre d'endémisme zambézien, l'unité de végétation la plus largement répandue est «la forêt claire zambézienne de type Miombo» (MALAISSE, 1993). L'absence des Julbernardia et des Brachystegia, des genres caractéristiques du type miombo (VANCUTSEM et al., 2006), vient corroborer les recherches sur les territoires phytogéographiques du Burundi sur base de la carte de WHITE (1996, 1993) en plaçant le PNR dans le domaine oriental, mosaïque régionale du Lac Victoria. Ce qui précède pousse à accepter la troisième hypothèse qui stipule que le PNR jouit des influences phytogéographiques diverses de la part de la mosaïque régionale du Lac Victoria et du centre d'endémisme zambézien, la mosaïque régionale du Lac Victotia constituant un lieu de rencontre de cinq flores régionales: Guinéo-congolaise, Soudanienne, Zambézienne, Somalie-Masaï et Afromontagnarde (WHITE, 1993).

Afin de promouvoir une bonne gestion et un aménagement durable du PNR, la conduite de telles analyses de manière échelonnée dans le temps et dans l'espace s'avère indispensable. En effet, pour évaluer les différents changements d'état, ou les modifications de fonctionnement du milieu, induits par les perturbations naturelles, et surtout par les interventions de l'homme, l'observateur a le plus souvent recours à la mesure ou à l'évaluation de simples paramètres, attributs et caractéristiques du système écologique étudié, mais aussi à l'utilisation d'indices complexes calculés à partir de paramètres élémentaires (PONTANIER & FORET, 2002).

REMERCIEMENTS

Les auteurs adressent d'abord leurs remerciements au Gouvernement du Burundi et au petit contribuable pour la bourse de Tatien Masharabu. Un sentiment de remerciement est également exprimé à l'endroit du Service d'Ecologie du Paysage et Systèmes de production végétale de l'Université Libre de Bruxelles pour la collaboration de ses membres ainsi qu'à l'Institut National pour l'Environnement et la Conservation de la Nature (INECN) pour la collaboration de son personnel déployé sur terrain.

BIBLIOGRAPHIE

BELLEFONTAINE, R., GASTON A. & PETRUCCI, Y., 1997. Aménagement des forêts naturelles des zones tropicales sèches. *Cahiers FAO Conservation* 32, Rome.

BROKAW, N. & BUSING, R., 2000. Niche versus chance and tree diversity in forest gaps. *Trends in Ecology and Evolution*, 15, (5): 183-188.

CHARLES-DOMINIQUE, P., 1995. Interactions plantes-animaux frugivores, conséquences sur la dissémination des grains et la régénération forestière. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 50 : 223-235.

- CHESSON, P. 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 31: 343-366.
- CHESSON, P. & WARNER, R., 1981. Environmental variability promotes coexistence in lottery competitive systems. *The American Naturalist*, 117, (6): 923-943.
- CONDIT, R., ASHTON, P., BAKER, P., BUNYAVEJCHEWIN, S., GUNATILLEKE, S., GUNATILLEKE, N., HUBBELL, S., FOSTER, R., ITOH, A., LAFRANKIE, J., LEE, H., LOSOS, E., MANOKARANA, N.,
- SUKUMAR, R. & YAMAKURA, T., 2000. Spatial patterns in the distribution of tropical tree species. *Science*, 288: 1414-1418.
- CONNELL, J., 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. Science, 199: 1302-1310
- CONNELL, J., TRACEY, J.& WEBB, L., 1984. Compensatory recruitment, growth, and mortality as factors maintaining rain forest tree diversity, *Ecological Monographs*, 54, (2): 141-164.
- DAJOZ, R., 2003. Précis d'écologie. Dunod, Paris, 615 p.
- DANSEREAU, P.& LEMS, K., 1957. The grading of dispersal types in plant communities and their ecological significance. *Contrib. Inst. Bot. Univ. de Montréal*, 71 : 1-52.
- DEVINEAU, J.L.& FOURNIER A., 1997. La flore et la végétation. In DEVINEAU J.L., FOURNIER A. & KALOGA B. Les sols et la végétation de la région de Bondoukuy (Ouest burkinabé), présentation générale et cartographie préliminaire par télédétection satellitaire (SPOT), *ORSTOM éditions*: 29-47.
- FEOLI, E., FERRO G.& GANIS P. 2006. Validation of phytosociological classifications based on a fuzzy set approach. *Community Ecology*, 7: 99-108.
- FRONTIER, S., PICHOD-VIALE, D., LEPRETRE, A., DAVOULT, D. & LUCZAK, C. 2008. Ecosystèmes: structure, fonctionnement, évolution. 4è édition. Dunod, Paris. 558p.
- GASTON, K., 2000. Global patterns in biodiversity. *Nature*, 405: 220-227.
- GICHOHI, H., GAKAHU, C. & MWANGI, E., 1996. Savanna ecosystems. In: McClanahan, T.R. & Young, T.P. (eds.) *East African ecosystems and their conservation*, pp. 273-298., Oxford University Press, New York.
- GRIME, J.P., 1973. Competitive exclusion in herbaceous vegetation. *Nature*, 242: 344-347.
- GRIME, J.P., 1974. Vegetation classification by reference to strategies. Nature, 250: 26-31.
- HAKIZIMANA, D., MASHARABU, T., CITEGETSE, G., BIZIMANA, D. & MANIRAMBONA, A. Zones importantes de Conservation des Oiseaux au Burundi. *Bull. Sc. INECN.* Sous presse.
- HUSTON, M., 1980. Soil nutrients and tree species richness in Costa Rican forests. *Journal of Biogeography*, 7: 147-157.
- HUSTON, M.A., 1994. Biological diversity. The coexistence of species on changing landscapes. Cambridge University Press. 681 p.
- IUCN, 1994. Guidelines for Protected Area Management Categories. CNPPA with the assistance of WCMC. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK. 261pp.
- JONGMAN R.H.G., TER BRAAK C.J.F. & VAN TONGEREN, O.F.R.,1995. Data analysis in community and landscape ecology. Cambridge University Press.299 p.
- JULVE, P., 1989. Sur les relations entre les types biologiques et stratégies adaptatives chez les végétaux. *Bull. Ecol.*, 20,1: 79-80.
- KEVIN, M.G., SAM C. & SUSAN S. 2000. Multivariate statistics for wildlife and ecology research. Ed. Springer, 283 p.
- LAZURE, L., 2006. Impacts des mammifères néotropicaux sur les graines. *Neotropical Biology* and Conservation, 1(2):51-61
- LEBRUN, J., 1947. La végétation de la plaine alluviale au Sud du lac Edouard. *Institut des Parcs Nationaux du Congo Belge*, Exploration du Parc National Albert. Mission Lebrun (1937-1938). Fascicule 1. 472- 800. Bruxelles.
- LEBRUN, J., 1956. La végétation et les territoires botaniques du Rwanda-Urundi; Les Naturalistes belges, 37: 230-256.
- LEPART, J. & ESCARRE J., 1983. La succession végétale, mécanismes et modèles: analyse bibliographique. *Bull. Ecol.*, 14, 3: 133-178
- LEWALLE, J., 1972. Les étages de végétation du Burundi occidental. *Bull. Jard. Bot. Nat. Belg.*, 42 (1/2): 1-247.
- MAGURRAN, A.E., 2004. Measuring biological diversity. Blackwell Publishing, Oxford. 256 p.
- MALAISSE, F., 1993. Endémisme, biodiversité et spéciation dans le centre « domanial » d'endémisme shabo-zambien: remarques préliminaires. Actes du colloque international de Phytogéographie tropicale : 193-203. Paris, juin 1993.
- MASHARABU, T., LEJOLY, J., BIGENDAKO, M.J., BOGAERT, J. & GODART, M.-F. 2008. Diversité floristique du Parc National de la Ruvubu (Burundi). *Bull.Sc.* INECN n°6 : 2-7

- MOLINIER, R. & MULLER, P., 1938. La dissémination des espèces végétales. *Rev. Gén. Bot.* 50 : 178 p. NDABANEZE, P., 1983. La flore graminéenne du Burundi, Taxonomie et Ecogéographie. Thèse de doctorat, Université de Liège, 293 p.
- NSHIMBA, H., 2008. Etude floristique, écologique et phytosociologique des forêts de l'île Mbiye à Kisangani, RDCongo. Thèse de doctorat. Université Libre de Bruxelles. 271 p.
- NZIGIDAHERA, B., 2000. Analyse de la diversité biologique végétale nationale et identification des priorités pour sa conservation. Bujumbura, INECN ,126 p
- PALMER, M., 1994. Variation in Species richness towards an unification of Hypothesis. *Folia Geobotanica & Phytotaxonomica* 29(4): 511-530.
- PHILLIPS, O., NUNEZ VARGAS, P., LORENZO MONTEAGUDO, A., PENA CRUZ, A., CHUSPE ZANS, M., GALIANA SACNHEZ, W., YLI HALLA, M. & ROSE, S., 2003. Habitat association among *Amazonian* tree species: a landscape-scale approach. *Journal of Ecology*, 91(5): 757-775.
- PHILLIPS, O., HALL, P., GENTRY, A., SAWYER, S. & VASQUEZ, R., 1994. Dynamics and species richness of tropical rain forests. *Proc. Natl. Acad. Sci.* USA, 99: 2805-2809.
- PITELKA, L., GARDNER, R., ASH, J., BERRY, S., GITAY, H., NOBLE, I., SAUNDERS, A., BRADSHAW, R., BRUBAKER, L., CLARK, J., DAVIS, M., SUGITA, S., DYER, J., HENGEVELD, R., HOPE, G., HUNT-LEY, B., KING, G., LAVOREL, S., MACK, R., MALANSON, G., MCGLONE, M., PRENTICE, I. & REJMANEK, M., 1997. Plant migration and climate change. *American Scientist*, 85: 464-473.
- PONTANIER, R. & FLORET, C., 2002. Les indicateurs du fonctionnement et du changement du milieu naturel. In : Jamin J.Y., Seiny Boukar L., Floret C. (éditeurs scientifiques), 2003. Savanes africaines: des espaces en mutation, des acteurs face à de nouveaux défis. Actes du colloque, mai 2002, Garoua, Cameroun.
- RAUNKIAER, C., 1934. The life forms of plants and statistical plant geography. Oxford University Press, London, 632 p.
- REEKMANS, M., 1980. La végétation de la plaine de la basse Rusizi (Burundi). *Bull. Jard. Bot. Belg.* 50: 401- 444.
- RODGERS, W.A., 1996. The Miombo Woodlands. In: McClanahan, T.R. & Young, T.P. (eds.) *East African ecosystems and their conservation*, pp. 299-326. Oxford University Press, New York.
- SCHNEIDER, D. 2001. The Rise of the Concept of Scale in Ecology. *BioScience* 51, (7): 545-553.
- TER STEEGE, H. & ZONDERVAN, G. 2000. A preliminary analysis of large scale inventory data of the Guiana shield. In H. Ter Steege (Réd.), *Plant diversity in Guyana*. With recommendations for a national protected area strategy. Tropenbos Series, 18: 35-54. The Tropenbos Foundation, Wageningen.
- TILMAN, D. & PACALA, S., 1993. The maintenance of species richness in plant communities. In: R.Ricklefs & D. Schluet (Réds.), *Species diversity in ecological communities*, p. 13-25, University of Chicago press, Chicago.
- TROUPIN, G., 1966. Etude phytocénologique du Parc National de l'Akagera et du Rwanda Oriental. Recherche d'une méthode d'analyse appropriée à la végétation d'Afrique Intertropicale. INRS, Butare, Publication n° 2, 293 p.
- TUOMISTO, H., RUOKOLAINEN, K. & YLI-HALLA, M., 2003. Dispersal, environment, and floristic variation of western Amazonian Forests. *Science* 299: 214-244.
- VANCUTSEM, C., PEKEL, J.-F., EVRARD, C., MALAISPour SE, F. & DEFOURNY, P., 2006. Carte de l'occupation du sol de la République Démocratique du Congo au 1 : 3 000 000.
- Notice explicative.UCL-Geomatics (Louvain-la-Neuve, Belgique). Presses Universitaires de Louvain. 30p.
- VANDE WEGHE, J.P. & KABAYANDA, A., 1992. Le Parc National de la Ruvubu et sa région limitrophe: étude d'identification de la Ruvubu: Etude N° ET/44/2/92. MINATE-CEE, 195p.
- VAN DER BEÑ, D., 1961. Phytosociologie. Archives de la mission de la Karuzi (Urundi). Service des publ. ass. tech. Min. Aff. Etrangères et Com. Ext., Bruxelles, Vol. 1: 109-133.
- WHITE, F., 1986. La végétation d'Afrique. Mémoire accompagnant la carte de la végétation d'Afrique. UNESCO/AETFAT/UNSO, ORSTOM-UNESCO, 384 p.
- WHITE, F., 1993. The AETFAT chorological classification of Africa: history, methods and applications. *Bull. Jard. Bot. Nat. Belg.* 62: 225-281.
- WILSON J., 1990. Mechanisms of species coexistence: twelve explanations for Hutchinson's "paradox of the plankton": evidence from New Zealand plant communities. New Zealand Journal of Ecology, 13: 17-42.
- WRIGHT S., 2001. Plant diversity in tropical forest: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia* 130: 1-14.

ZOBEL, M., 1997. The relative role of species pool in determining plant species richness: an alternative explanation of species coexistence. *Trends in ecology and Evolution*, 12 (7): 266-269.