

Analyse floristique et impact du déterminisme édaphique sur l'organisation de la végétation dans les forêts de l'île Kongolo (R. D. Congo)

Floristic analysis and impact of soil determinism on vegetation features in forests of Kongolo Island (D.R. Congo)

AMANI A. CHRISTIAN⁽¹⁾, MILENGE K. HÉRITIER⁽²⁾, LISINGO JANVIER⁽³⁾
& NSHIMBA HIPPOLYTE⁽⁴⁾

Abstract : The knowledge of factors that explain the spatial organization of biodiversity remains an important tool to define strategies for natural resources' inventory, biodiversity conservation as well as sustainable management of tropical rainforests. Island forests are particularly defined as fragile ecosystems that present peculiar biological and ecological features that are very crucial for conservation. Many studies explain that soil plays a crucial role in the species spatial distribution and their maintenance in the environment. Kongolo Island is home of tropical rainforests established on different soil types. They also show differences in their floristic and structural composition. Based on a multi-strata phytosociological approach, this study aims to characterize the floristic and structural composition, and to analyze the factors that explain specific patterns observed in the arborescent forest layers' of the two forest types of Kongolo Island.

Keywords: D.R.Congo, Kongolo Island, vegetation, arborescent layer, stochastic factor, soil heterogeneity, diametric structure, deterministic factor

Résumé : La connaissance des facteurs expliquant l'organisation spatiale de la diversité biologique demeure jusqu'ici l'outil indispensable pour la définition de stratégies d'inventaire des ressources naturelles, de conservation de la biodiversité et de gestion durable des forêts tropicales. Les forêts insulaires en particulier sont définies comme des écosystèmes fragiles, présentant des particularités biologiques et écologiques avec nécessité de conservation.

Bien des études expliquent que la nature du substrat et les conditions physico-chimiques du sol jouent un rôle crucial dans la distribution spatiale ainsi que le maintien des espèces dans leur milieu. Les forêts de l'île Kongolo sont réparties en deux types selon les substrats: les forêts de terre ferme et les forêts inondables, qui présentent entre-elles des différences dans leur composition floristique et structurale. Sur base d'une approche phytosociologique multistrate, l'étude vise à caractériser la composition floristique et structurale ainsi qu'à analyser les facteurs expliquant les aspects spécifiques observés dans les synusies arborescentes des deux types forestiers de l'île Kongolo.

Mots clés : R.D.Congo, Ile Kongolo, végétation, strate arborescente, hétérogénéité édaphique, structure diamétrique, facteur stochastique, facteur déterministe.

INTRODUCTION

En milieu tropical, la recherche sur la diversité floristique et la variabilité organisationnelle des écosystèmes forestiers s'est traduite par une nécessité de développer des outils d'analyse et de suivi de l'état de la biodiversité. Actuellement, la connaissance des patrons écologiques et des mécanismes régissant l'organisation et la distribution spatiale des végétaux revêt un intérêt scientifique fondamental pour la gestion des écosystèmes forestiers tropicaux. PELISSIER *et al.* (2010) soulignent que les échanges au sujet des processus déterminant l'organisation spatiale de la phytodiversité ont des profondes implications pratiques dans la définition de stratégies d'inventaire des ressources naturelles, de conservation de la biodiversité et de gestion durable des forêts tropicales humides.

⁽¹⁾ Center for International Forestry Research ; 25 avenue Grévilléas, Goma, R. D. Congo ;
Email : c.amani@cgiar.org

⁽²⁾ Université Officielle de Bukavu, Faculté des Sciences et Sciences Appliquées, R. D. Congo

^{(3),(4)} Université de Kisangani, Faculté des Sciences, R. D. Congo

La coexistence des espèces dans les communautés et le maintien de ces dernières a attiré l'attention des écologues depuis des années et de nombreuses hypothèses ont été avancées à ce sujet (PALMER, 1994; HUBBELL, 2001; WRIGHT, 2001; RICKLEFS, 2006; CHAVE, 2004). Comme le reconnaissent plusieurs auteurs, les mécanismes de coexistence spécifique sont dépendants de l'échelle d'investigation. Si, à l'échelle biogéographique, les communautés sont reliées à des causes géologiques, historiques et climatiques (RICKLEFS, 2006; GASTON, 2000), les facteurs du relief, du substrat et les conditions abiotiques sont les plus à même d'expliquer la coexistence des espèces à une échelle régionale ou locale (CONDIT *et al.* 2002). Ainsi, deux principaux courants écologiques se sont développés, opposant d'une part les tenants de la théorie dite neutraliste à ceux de la théorie déterministe. Si l'approche contingente (qui se focalise sur les particularités historiques propres aux espèces) reste le fondement des théories neutres (HUBBELL 2001; HUBBELL, 2005), les partisans de la théorie déterministe mettent plus d'accent sur les facteurs environnementaux et les interactions spécifiques (CHESSON & WARNER, 1981 ; KELLY & BOWLER, 2002).

En zone de basse altitude du bassin congolais, les forêts sont drainées par d'importants cours d'eau, dont le fleuve Congo. L'importance hydrographique de ce fleuve et la physiographie plane de la zone drainée par son cours moyen, favorisent l'enclavement des certains espaces forestiers en son sein.

En fonction de la nature du substrat, les forêts insulaires du fleuve Congo présentent différentes formations végétales dont les forêts inondables pendant les crues et les forêts de terre ferme (MOSANGO, 1990 ; NSHIMBA, 2008). Les deux types forestiers soumis à différentes fluctuations environnementales sont sensés développer des adaptations particulières. Bien d'études (SABATIER *et al.* 1997 ; CLARK *et al.* 1998 ; TRICHON, 1997) expliquent que la nature du substrat (terre ferme, sols hydromorphes) ainsi que les conditions physico-chimiques du sol (texture, pH) jouent un rôle important dans la distribution spatiale et le maintien de certaines espèces. Cette hétérogénéité environnementale observée dans les écosystèmes forestiers insulaires du fleuve Congo est donc susceptible de déterminer des variations dans la composition floristique et la structure des peuplements, comme le soulignent de nombreux auteurs (FOURNIER & SASSON, 1983; FAVRICHON *ET AL.*, 1998; LESCURE & BOULET, 1985; PAGET, 1999; CLARK & CLARK, 2000).

La présente étude a eu comme objectifs:

- 1 - analyser la diversité floristique et la richesse spécifique des strates arborescentes dans les forêts de l'île Kongolo (forêt de terre ferme et forêt inondable) ;
- 2 - caractériser la structure floristique des différentes synusies arborescentes définies dans les deux types de forêts ;
- 3 - déterminer les facteurs environnementaux patrons de la distribution spatiale des végétaux dans chaque synusie arborescente des deux types forestiers.

METHODE D'ETUDE

Milieu d'étude

L'île Kongolo (figure 1) est située à environ 15 km au nord-ouest de la ville de Kisangani (Province Orientale) en République Démocratique du Congo. Longue de 5 km environ et large de plus ou moins 500 m, l'île couvre près de 100 ha de superficie. Elle est localisée à une altitude moyenne de 390 m à la confluence de deux branches de la rivière Lindi avec le fleuve Congo entre 0°37'N et 25°11'E (MOSANGO, 1990).

Le sanctuaire forestier de l'île Kongolo appartenait, selon les sources locales, aux ancêtres Turumbu. Depuis toujours, c'est un espace forestier inhabité qui, au courant de l'année 1978 a été consacré à la recherche scientifique sous la gestion de la Faculté des Sciences de l'Université de Kisangani. Toutefois, deux villages se sont installés à ses extrémités. Du côté de Kisangani, se trouve le village Linoko habité par une population allochtone Lokele venu de Yaokandja. A l'opposé, est érigé le village Yelenge habité par la population autochtone Yelenge.

Située près de l'Equateur, la région de Kisangani incluant le sanctuaire forestier de l'île Kongolo bénéficie d'un climat équatorial chaud et humide caractérisé par des températures élevées et

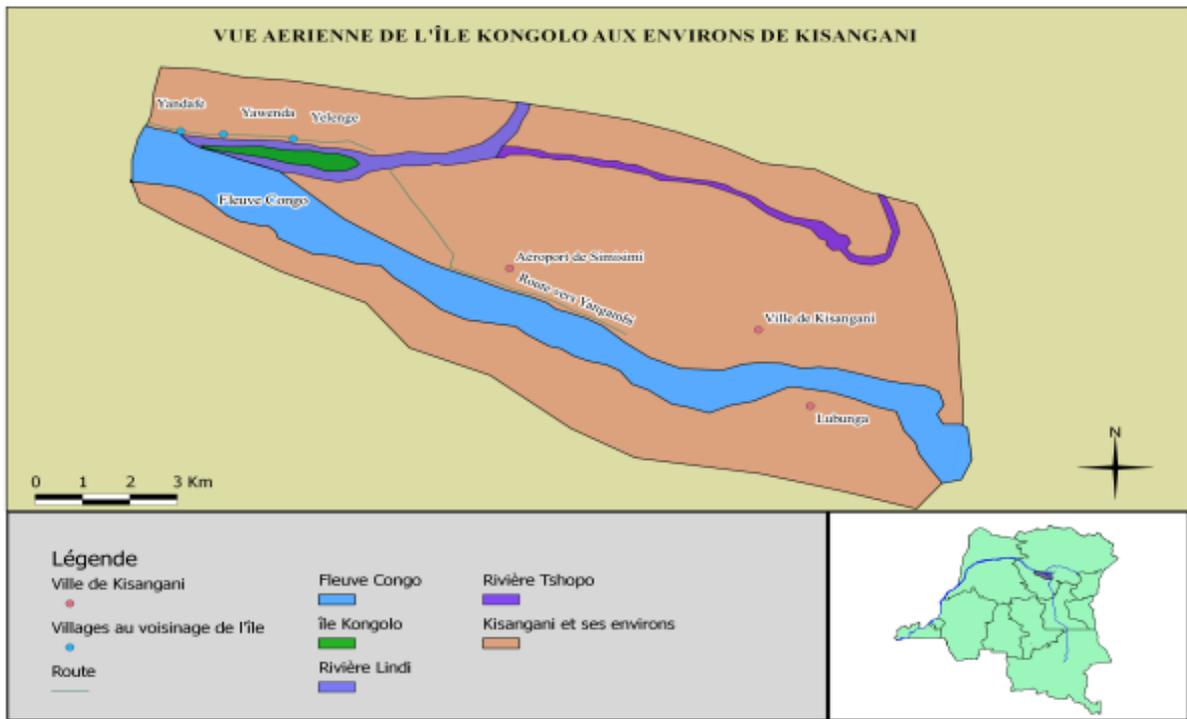


Figure 1 : Localisation de l'île de Kongolo en R.D.Congo



Figure 2 : Emplacement des dispositifs d'échantillonnage
 A : parcelles d'inventaire dans les forêts de terre ferme
 B : parcelles d'inventaire en forêts inondables

constantes (NYAKABWA, 2003 ; MOSANGO, 1990). La moyenne des températures mensuelles varie entre 22,4 et 29,3°C entre les années 1987 et 1996 (BOYEMBA, 2011). Les précipitations varient entre 1500 et 2000 mm. La région jouit d'un climat de type Af selon Koppen, avec absence de mois sec où le double de la température mensuelle est supérieur ou égale à la précipitation. Selon Kombele (2004), cette région est caractérisée par des anciens sols ferrallitiques. Les sols hydromorphes (Gleysols) plus fertiles n'occupent que les zones alluviales du fleuve Congo et ses affluents (FAHEM, 1978 in : BOYEMBA, 2011).

Deux types forestiers évolutifs se distinguent sur l'île Kongolo (MOSANGO, 1990):

- Les forêts primaires: dominées par les espèces *Piptadeniastrum africanum* et *Celtis mildbraedii*. On y trouve également les espèces *Petersianthus macrocarpus*, *Isolona thonneri*, *Antiaris toxicaria*, *Hannoa klaineana*, *Trichilia welwitschii*, *Anonidium mannii*, *Tabernaemontana crassa*, *Pycnanthus angolensis*, *Guarea cedrata*, *Anthonotha macrophylla*.

- Les forêts secondaires

Elles comprennent:

*la forêt secondaire jeune à *Musanga cecropioides*;

*la forêt secondaire âgée à *Zanthoxylum gillettii* où l'on trouve également les espèces *Pycnanthus angolensis*, *Petersianthus macrocarpus* et *Trilepisium madagascariensis*.

Collecte des données

Inventaires floristiques

L'inventaire et la collecte des données ont été effectués à partir d'un échantillonnage stratifié à fraction sondée constante au sein des parcelles emboîtées dans des habitats homogènes climaciques de deux types des forêts de l'île Kongolo. Au total 8 parcelles (chacune divisée en quatre parties) étaient installées, dont 4 parcelles carrées de 100 m de côté dans les forêts de terre ferme et 4 parcelles rectangulaires de 50 x 200 m dans les forêts inondables. Au centre de chaque parcelle, était délimitée une sous parcelle de 20 x 100 m (dans les parcelles de terre ferme) et de 10 x 200 m (dans les parcelles de forêts inondables), orientée dans le sens du layon central de l'île.

Des prospections préliminaires avaient été préalablement effectuées autour de l'île et le long des percées de sondage de plus ou moins 200 m, perpendiculaires au layon central de l'île pour l'identification des structures homogènes. Le tracé des transects et des parcelles était orientée par une boussole et matérialisée par des machettes. Des coordonnées géographiques étaient enregistrées au centre et aux quatre coins de chaque parcelle à l'aide d'un GPS. Des pentadécamètres ont été utilisés pour délimiter le périmètre parcellaire, pour mesurer la longueur des transects et des percées des sondages. La disposition des parcelles dans les types de forêts est illustrée à la figure 2.

Pour les inventaires floristiques, deux synusies arborescentes étaient définies: la synusie A formée par les strates arborescentes supérieures, les strates des arbres dominants et des **émergents**, et la synusie Ad formée par les strates arborescentes inférieures, les strates des arbres dominés (SENTERRE, 2005; NSHIMBA, 2008; LISINGO, 2009; VLEMINCKX, 2009; AMANI, 2011). La synusie A est composée de tous les individus à DHP (diamètre à hauteur de poitrine) \square 10 cm et de hauteur supérieure à 20 m. La synusie Ad comprend tous les individus à DHP \square 10 cm et de hauteur variant entre 6 et 20 m.

La méthodologie consistait à fournir un échantillonnage d'1 ha pour les strates supérieures et de 0.2 ha pour les strates inférieures. Dans les forêts de terre ferme, les individus des strates arborescentes supérieures étaient inventoriés dans les parcelles carrées de 100 m de côté (1 ha). L'inventaire dans les strates inférieures était effectué dans les sous-parcelles de 20 x 100 m (0.2 ha). Dans les forêts inondables, l'inventaire a eu lieu dans des parcelles de 50 x 200 m pour les strates supérieures et dans 10 x 200 m pour les strates inférieures. Pour chaque individu inventorié était noté le DHP mesuré à 1.30 m du sol à l'aide d'un DHP-mètre. La hauteur des arbres pour chaque strate était mesurée à l'aide d'un Vertex. La mesure du DHP pour les arbres présentant des irrégularités à la base du tronc (racines échasses, racines contreforts, malformations, empattements et accolement des troncs), était faite

suivant les indications fournies par RONDEUX (1999) mais également suivant les instructions du module “ Dendrométrie ” de l’ATIBT (2006).

Relevé des paramètres environnementaux

La nature du substrat (terre ferme ou inondable) et les conditions physico-chimiques du sol ont été analysées afin d’évaluer les liens entre les facteurs environnementaux et les variables floristiques. Des échantillons composites du sol ont été prélevés dans chaque parcelle pour l’analyse du pH, de la capacité d’échange cationique, du phosphore assimilable et de la texture du sol. A l’aide d’une tarière, un échantillon composite du sol était constitué à partir de sondes pédologiques effectuées dans une tranche de 30 cm dans les quatre sous-unités de chaque parcelle. L’hydromorphie du sol a été évaluée par une observation directe de la permanence ou de l’étiage de l’eau au niveau de la surface du sol, mais également par la morphologie externe des ligneux en place (racines échasses, pneumatophores, etc.). Les techniques d’échantillonnage adaptées dans ce travail sont inspirées de LISINGO (2009), VLEMINCKX (2009) et AMANI (2011).

Analyse et traitement des données

Analyse des paramètres floristiques et structuraux

La structure diamétrique des communautés étudiées a été déterminée sur base des valeurs de DHP prélevées sur les différents individus. La surface terrière (G : quantification de la concurrence entre les arbres d’un groupement forestier) a aussi été calculée et cela par la formule suivante:

$$G = \frac{D^2}{4} \pi$$

Elle représente la surface exprimée en m² de la section transversale du tronc des arbres au niveau de la hauteur de la poitrine. La diversité des familles a été examinée, ce qui a permis de déceler les familles les plus représentatives dans les écosystèmes forestiers sur l’île Kongolo.

Mesure de la diversité biologique

Le choix des indices de diversité a été fait en fonction de la nature des données récoltées. Nous avons utilisé les abondances spécifiques (nombre d’individus des espèces) pour évaluer la diversité biologique des communautés en étude. L’indice de diversité de Simpson (D) a été utilisé pour l’analyse de la diversité □. Cet indice a permis, à partir des données d’abondance, d’analyser la diversité biologique locale □ des différentes communautés végétales étudiées.

Analyses pédologiques

Pour les analyses physiques du sol, les classes texturales ont été déterminées par un triangle textural dont les côtés sont des segments de 100%. Les classes texturales correspondent à la jonction des vecteurs passant par les proportions en sable, argile et limon et parallèles au côté droit du triangle. Les analyses chimiques du sol ont surtout porté sur l’acidité du sol, la teneur en aluminium, la teneur en phosphore et la capacité d’échange cationique.

Traitements statistiques et analyses de la variabilité biologique

Les tests de comparaisons statistiques disponibles dans le logiciel R et les calculs de paramètres statistiques de base ont permis d’expliquer les différences entre les aspects floristiques et structuraux étudiés. Le choix du test était fait en fonction de la nature des valeurs à analyser. La comparaison sur les moyennes de diversité, de densité et richesse spécifiques ainsi que celles de surface terrière a été effectuée par le test ANOVA. Le test de TUKEY a permis de comparer les valeurs deux à deux. La comparaison sur la distribution diamétrique des individus dans les différentes

strates de deux types de forêt a été faite par le test Chi-carré. La signification des tests au seuil de 5% a été orientée par la “ p-value ” (statistique inférentielle).

En vue d’expliquer les aspects spécifiques observés sur le terrain, nous avons fait usage de l’analyse en composantes principales (ACP) qui a permis de faire la corrélation entre les paramètres environnementaux dans les deux types des forêts tandis que l’ACC (analyse canonique de correspondance) ou CCA (canonical correspondance analysis) a alors permis de grouper ou de dissocier les différents relevés en fonction de leur similarité floristique et environnementale. Elle a également permis de mettre en évidence les facteurs du milieu qui expliquent la distribution des espèces dans les communautés étudiées.

RESULTATS ET DISCUSSION

Caractérisation des paramètres édaphiques stationnels

Les caractéristiques du sol et les valeurs des paramètres édaphiques analysés dans les types forestiers sont présentées dans le tableau 1. Sur base des proportions en argile, limon et sable, il ressort du tableau 1 que les parcelles des forêts inondables sont établies sur des sols argileux à argilo-sableux (tableau 1a) alors que dans les forêts de terre ferme le sol est sablo-limoneux (tableau 1b).

Tableau 1a. Caractéristiques édaphiques stationnelles et valeurs des paramètres analysés pour les forêts inondables

Paramètres analysés	Parcelles						
	P1	P2	P3	P4	X	□	CV
% Argile	36	44	44	32	39,00	5,20	0,133
% Limon	16	20	24	16	19,00	3,32	0,175
% Sable	48	36	32	52	42,00	8,25	0,196
Al ³⁺	0,235	0,19	0,08	0,195	0,18	0,06	0,329
H ⁺	0,08	0,065	0,025	0,05	0,06	0,02	0,369
S	89,25	87,5	88,25	88,25	88,31	0,62	0,007
CEC	89,565	87,755	88,355	88,495	88,54	0,65	0,007
pH	4,66	3,71	4,73	3,94	4,26	0,44	0,104
P (ppm)	0,1085	0,0455	0,1365	0,0315	0,08	0,04	0,540
Classe texturale	Argilo-sableux	Argileux	Argileux	Argilo-sableux			

Tableau 1b. Caractéristiques édaphiques stationnelles et valeurs des paramètres analysés pour les forêts de terre ferme

Paramètres analysés	Parcelles						
	P1	P2	P3	P4	X	□	CV
% Argile	20	16	28	20	21,00	4,36	0,21
% Limon	12	12	8	8	10,00	2,00	0,20
% Sable	68	72	64	72	69,00	3,32	0,05
Al ³⁺	0,12	0,05	0,28	0,03	0,12	0,10	0,82
H ⁺	0,07	0,005	0,06	0,01	0,04	0,03	0,80
S	88,75	88	89,75	90,25	89,19	0,87	0,01
CEC	88,94	88,055	90,09	90,29	89,34	0,91	0,01
pH	4,97	4,68	4,28	5,17	4,78	0,33	0,07
P (ppm)	0,063	0,0455	0,0175	0,0035	0,03	0,02	0,72
Classe texturale	Sablo-argileux	Sablo-argileux	Argilo-sableux	Sablo-argileux			

Les valeurs de l'écart-type et du coefficient de variation montrent une concentration en argile et limon plus homogène et plus dispersée dans les forêts de terre ferme que dans les forêts inondables. Par ailleurs, la concentration en sable est plus homogène dans les forêts de terre ferme mais plus dispersée dans les forêts inondables. Les moyennes des concentrations ioniques montrent que le sol des forêts inondables a plus d'acidité et est plus concentré en phosphore assimilable (P). Dans les forêts inondables, l'acidité du sol varie d'un pH acide ($4.2 < \text{pH} \leq 5.0$) au pH très acide ($3.5 < \text{pH} \leq 4.2$) pendant que dans les forêts de terre ferme l'acidité varie d'un pH peu acide au pH acide. La concentration cationique ($\text{Al}^{3+} + \text{H}^+$) et en bases échangeables (S) a permis de calculer la capacité d'échange cationique (CEC) qui est plus élevée pour le sol de terre ferme que pour celui inondable.

Corrélation entre les paramètres édaphiques stationnels

La figure 3 présente la corrélation entre les paramètres environnementaux analysés dans les deux types de forêts de l'île Kongolo.

Plusieurs auteurs mentionnent que les écosystèmes forestiers tropicaux du bassin congolais sont caractérisés par des anciens sols ferrallitiques et récents avec une alternance d'interfaces texturales de type argileux et sableux (KOMBELE, 2004; AMANI, 2011; ALONGO 2013). MOSANGO (1990) indique que l'acidité des sols de l'île Kongolo est liée davantage à une forte teneur en cation aluminium (Al^{3+}) qu'en cation hydrogène (H^+). Selon SOLLINS (1998), le pH et la concentration en cations métalliques sont plus élevés sur un sol argileux que sur un sol sableux.

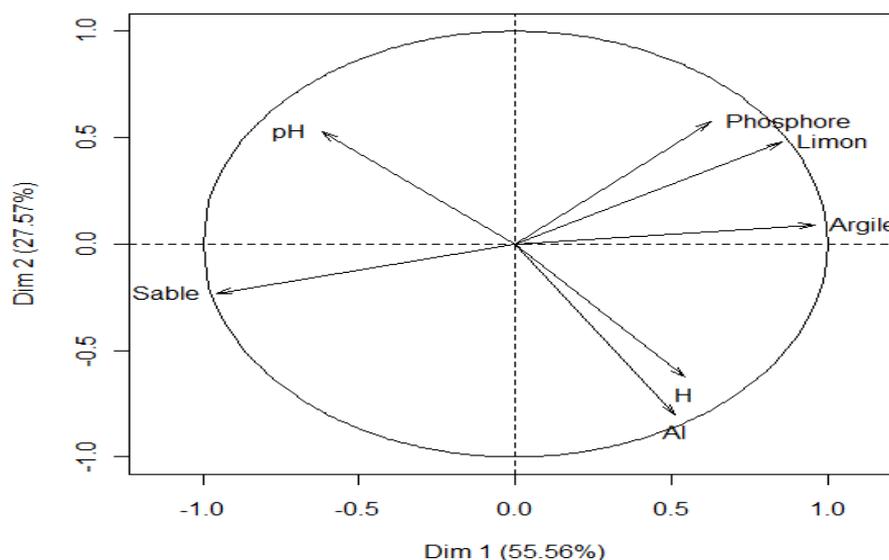


Figure 3 : Corrélation entre les paramètres environnementaux

Les résultats de la présente étude font mention de la présence des sols argileux et argilo-sableux dans les forêts inondables et des sols sablo-argileux dans les forêts de terre ferme avec une forte concentration en cation aluminique dans le sol des deux types forestiers. La moyenne de concentration en phosphore assimilable est plus élevée dans les sols argileux et argilo-sableux que dans les sols sablo-argileux. Le phosphore assimilable est en plus, positivement corrélé à la concentration en argile. Ceci expliquerait les affirmations selon lesquelles le sol argileux est plus fertile que le sol sableux qui est négativement corrélé au phosphore, un des oligoéléments biochimiques du sol. Contrairement à l'affirmation de SOLLINS (1998), la moyenne des valeurs de pH est plus élevée dans le sol sablo-argileux de terre ferme que dans le sol argileux à argilo-sableux des forêts inondables de l'île Kongolo. L'absence des strates supérieures dans les parcelles de forêt inondable à forte concentration en argile serait due à une forte capacité de rétention d'eau des sols argileux qui asphyxieraient le système racinaire pivotant très profond des arbres de grande hauteur.

La corrélation négative observée entre les proportions en argile et les proportions en sable a également été constatée par ALONGO (2013) dans les sols des forêts denses et des lisières forestières

à Yangambi. Il y a observé une forte corrélation entre les concentrations en cation H^+ et Al^{3+} qui sont négativement corrélées au pH.

Déterminisme environnemental et analyses canonique de correspondances (ACC)

Le déterminisme environnemental au sein des strates inférieures et supérieures des forêts de l'île Kongolo est illustré dans par les figures 4 et 5.

La figure 4 montre que la composition floristique des parcelles 1 et 3 des strates inférieures dans les forêts inondables ainsi que celle des parcelles 1 et 3 des strates inférieures dans les forêts de terre ferme sont liées aux proportions en phosphore assimilable, en argile et limon et aux concentrations en cations H^+ et Al^{3+} . Les parcelles 2 et 4 des strates inférieures de deux types de forêts, sont indépendantes et ne présentent aucune préférence pour les paramètres édaphiques étudiés.

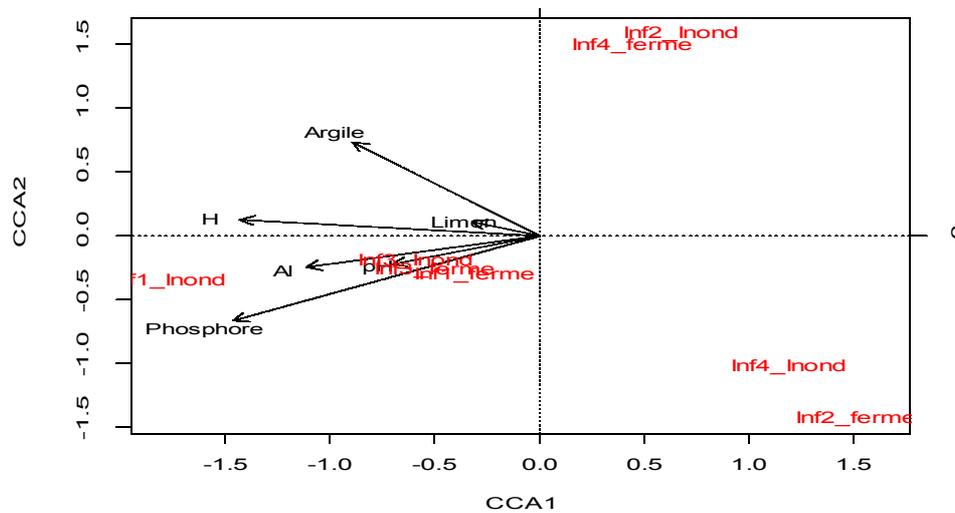


Figure 4 : Correspondance entre les strates inférieures et les paramètres environnementaux

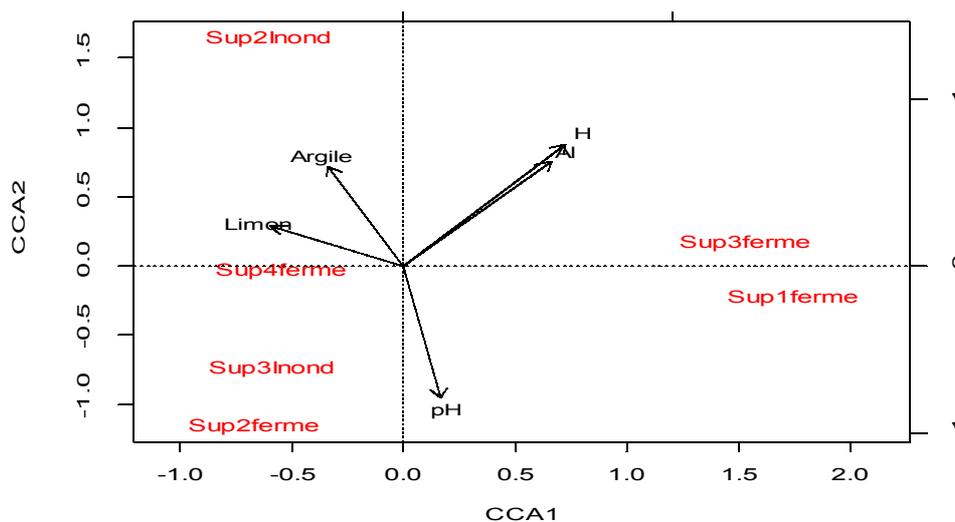


Figure 5 : Correspondance entre les strates supérieures et les paramètres environnementaux

Il ressort de la figure 5 que les strates supérieures sont définies sur base de la teneur en argile et en limon mais également, en fonction du pH. Deux parcelles (la parcelle 2 des forêts inondables et la parcelle 4 des forêts de terre ferme) dépendent plus de la concentration en argile et en limon. Les parcelles 3 et 2 respectivement des forêts inondables et des forêts de terre ferme sont plus déterminées par le pH que la concentration en argile et limon.

Ces résultats montrent que la composition floristique et la structure des peuplements forestiers des strates arborescentes des forêts de terre ferme et des forêts inondables de l'île Kongolo sont à la fois liées à la texture et à la composition chimique du sol.

On remarque sur la figure 5 que les strates supérieures sont définies sur base de la teneur en argile et en limon mais également en fonction du pH. Deux parcelles (la parcelle 2 des forêts inondables et la parcelle 4 des forêts de terre ferme) dépendent plus de la concentration en argile et en limon. Les parcelles 3 et 2 respectivement des forêts inondables et des forêts de terre ferme sont plus déterminées par le pH que la concentration en argile et limon.

Ces résultats indiquent que la composition floristique et la structure des peuplements forestiers des strates arborescentes des forêts de terre ferme et des forêts inondables de l'île Kongolo sont à la fois liées à la texture et la composition chimique du sol.

Composition floristique

Au total, 724 individus d'arbres ont été recensés dans les forêts de terre ferme, répartis en 111 espèces et 35 familles dont 44 espèces groupées en 25 familles pour les strates supérieures et 96 espèces réparties en 32 familles pour les strates inférieures. Dans les forêts inondables, 542 individus d'arbres répartis en 66 espèces et 26 familles ont été recensés dont 62 espèces groupées en 26 familles pour les strates inférieures et 13 espèces réparties en 8 familles pour les strates supérieures.

Familles représentatives

Les familles les mieux représentées dans les strates inférieures et les strates supérieures de deux types de forêt sont données dans le tableau 2.

Tableau 2. Familles les mieux représentées

	Strates inférieures			Strates supérieures		
	Familles	Nombre d'espèces	Nombre d'individus	Familles	Nombre d'espèces	Nombre d'individus
Forêts de terre ferme	<i>Fabaceae</i>	16	56	<i>Fabaceae</i>	11	24
	<i>Rubiaceae</i>	12	39	<i>Malvaceae</i>	4	12
	<i>Annonaceae</i>	7	59	<i>Cannabaceae</i>	3	12
	<i>Malvaceae</i>	7	45	<i>Meliaceae</i>	3	10
	<i>Meliaceae</i>	6	41	<i>Moraceae</i>	3	39
	<i>Apocynaceae</i>	5	24	<i>Annonaceae</i>	1	1
Forêts inondables	<i>Fabaceae</i>	8	21	<i>Fabaceae</i>	3	14
	<i>Malvaceae</i>	7	42	<i>Anacardiaceae</i>	2	6
	<i>Moraceae</i>	5	14	<i>Irvingiaceae</i>	2	32
	<i>Rubiaceae</i>	5	20	<i>Malvaceae</i>	2	9
	<i>Phyllanthaceae</i>	4	86	<i>Annonaceae</i>	1	4

Le tableau 2 montre que la famille des *Fabaceae* est la mieux représentée dans les deux types de forêts de l'île Kongolo avec 16 espèces et 56 individus dans les strates inférieures de terre ferme, contre 11 espèces et 24 individus dans les strates supérieures. Dans les forêts inondables, les strates inférieures sont représentées par 8 espèces et 21 individus contre 3 espèces et 14 individus dans les

strates supérieures. Les familles *Rubiaceae*, *Annonaceae*, *Malvaceae* et *Moraceae* présentent également une bonne richesse dans les deux types de forêts. En revanche, dans les forêts inondables, les familles *Irvingiaceae* et *Phyllanthaceae* présentent des faibles richesses spécifiques mais des fortes densités au sein des espèces *Irvingia smithii* (*Irvingiaceae*), *Bridelia ripicola* et *B. atroviridis* (*Phyllanthaceae*) qui sont toutes caractéristiques des forêts ripicoles au même titre que l'espèce *Pseudospondias microcarpa* de la famille des *Anacardiaceae* (LEJOLY *et al.*, 2010).

Ces observations corroborent la thèse selon laquelle les forêts tropicales humides sont spécifiquement riches (DUPUY 1998; PASCAL, 2003); avec une grande représentation en légumineuses (*Fabaceae*) (WHITE, 1986). Le même constat a été fait par NEBEL *et al.* (2001) en Amazonie. En Afrique centrale, SONKE (1998) et DOUCET (2003) ont constaté une forte densité des *Fabaceae* dans les forêts du centre du Gabon, avec une bonne représentation au sein des familles des *Euphorbiaceae*, *Olacaceae*, *Myristicaceae*, *Annonaceae* et *Rubiaceae*. Dans les forêts tropicales semi-décidues du Ghana, PAPPOE *et al.*, (2010) ont fait également le constat sur une bonne représentation des familles des *Meliaceae*, *Malvaceae*, *Fabaceae*, *Moraceae* et *Annonaceae*. En République Démocratique du Congo, dans les districts de la Tshopo et de Kisangani, LEJOLY *et al.* (2010) mentionnent aussi une meilleure représentation de la famille des *Fabaceae*.

Dans les parcelles emboîtées d'1 ha pour les strates supérieures et de 0.2 ha pour les strates inférieures, la richesse spécifique moyenne par parcelle est de 53 espèces dans les strates inférieures et 22 espèces dans les strates supérieures en ce qui concerne les forêts sur terre ferme. Dans les forêts inondables, la richesse spécifique moyenne est de 29 espèces pour les strates inférieures et varie entre 12 et 13 espèces dans les strates supérieures. Selon PASCAL (2003), la richesse spécifique à l'hectare pour toutes les strates arborescentes confondues est de l'ordre de 120 à 200 espèces dans les forêts tropicales humides. Dans l'ensemble, les valeurs moyennes de richesse spécifique de toutes les strates ont montré des différences très significatives entre-elles (ANOVA, p-value= 1,448.10⁻⁵). Les résultats de la comparaison des moyennes multiples avec le test de TUKEY sont présentés dans le tableau 3:

Tableau 3. Comparaison statistique des richesses spécifiques

		Forêts de terre ferme (TF)		Forêts inondables (FI)	
Strates		Supérieures	Inférieures	Supérieures	Inférieures
TF	Supérieures		p-value=0.0001639	p-value=0.2099928	p-value=0.4861604
	Inférieures	p-value=0.0001639		p-value=0.0000101	p-value=0.0015927
FI	Supérieures	p-value=0.2099928	p-value=0.0000101		p-value=0.0178661
	Inférieures	P-value=0.4861604	p-value=0.0015927	p-value=0.0178661	

Il n'existe pratiquement pas de différences entre les moyennes de richesses spécifiques des strates supérieures de deux types de forêt et entre les strates inférieures des forêts inondables et les strates supérieures des forêts de terre ferme (tableau 3). L'hypothèse selon laquelle les strates supérieures et inférieures des forêts de terre ferme sont plus riches en espèces que celles des forêts inondables est nuancée. Seules les strates inférieures des forêts de terre de terre ferme sont plus riches en espèces que celles des forêts inondables.

NSHIMBA (2008) a également trouvé des différences dans les effectifs spécifiques des forêts de l'île Mbiye avec une richesse spécifique plus élevée dans les forêts de terre ferme que dans les forêts périodiquement inondées. Les faibles richesses spécifiques observées dans les forêts de l'île Kongolo par rapport aux prévisions de PASCAL (2003) seraient dues à un taux élevé d'extinction spécifique liée à une forte compétition spécifique dans les petits espaces insulaires (MACARTHUR & WILSON, 1967).

A surface égale (1ha), les strates inférieures des deux types de forêts présentent des moyennes de densités plus élevées que les strates supérieures. ROLLET (1983) et PASCAL (2003) précisent que pour un diamètre minimal de 10 cm, la densité des tiges à l'hectare varie entre 450 et 750 individus dans les forêts tropicales avec une densité de l'ordre de 40-60 tiges pour la classe de diamètre

supérieur à 40 cm (DUPUY, 1998). Au Gabon, DOUCET (2003) a trouvé une densité de 411 tiges à l'hectare. Au Ghana, PHILLIPS *et al.* (1994) ont trouvé une densité variant entre 500 et 625 individus à l'hectare dans les forêts denses humides climaciques. Les résultats de la présente étude montrent une densité moyenne à l'hectare de 650 individus pour les strates inférieures et 51 individus pour les strates supérieures dans les forêts de terre ferme. Dans les forêts inondables, il s'est observé une moyenne de 581 individus pour les strates inférieures et 38 pour les strates supérieures. La comparaison par le test ANOVA a montré une différence très significative entre les densités à l'hectare de toutes les strates ($p\text{-value} = 1,872.10^{-8}$). Le tableau 4 présente les résultats de la comparaison des moyennes multiples.

Tableau 4. Comparaison statistique entre les densités floristiques des deux types forestiers.

		Forêts de terre ferme (TF)		Forêts inondables (FI)	
Strates		Supérieures	Inférieures	Supérieures	Inférieures
TF	Supérieures		p-value=0.0000002	p-value=0.9941172	p-value=0.0000009
	Inférieures	p-value=0.0000002		p-value=0.0000002	p-value=0.5322936
FI	Supérieures	p-value=0.9941172	p-value=0.0000002		p-value=0.0000007
	Inférieures	p-value=0.0000009	p-value=0.5322936	p-value=0.0000007	

Il ressort du tableau 4 que les nombres d'individus des strates supérieures de ces deux types de forêts et ceux de strates inférieures, ne présentent pas de différences significatives entre-elles. Les différences sont observées entre les strates inférieures et supérieures d'un même type forestier et de type forestiers différents. Ces résultats ont conduit à l'infirmité de l'hypothèse selon laquelle les strates supérieures et inférieures des forêts de terre ferme ont plus d'individus que celles des forêts inondables.

Dominance spécifique

L'espèce *Anonidium mannii* domine dans les strates inférieures avec un taux de 9.3 %. Dans les strates supérieures, *Petersianthus macrocarpus* est la plus dominante avec 15.7% (Figure 6).

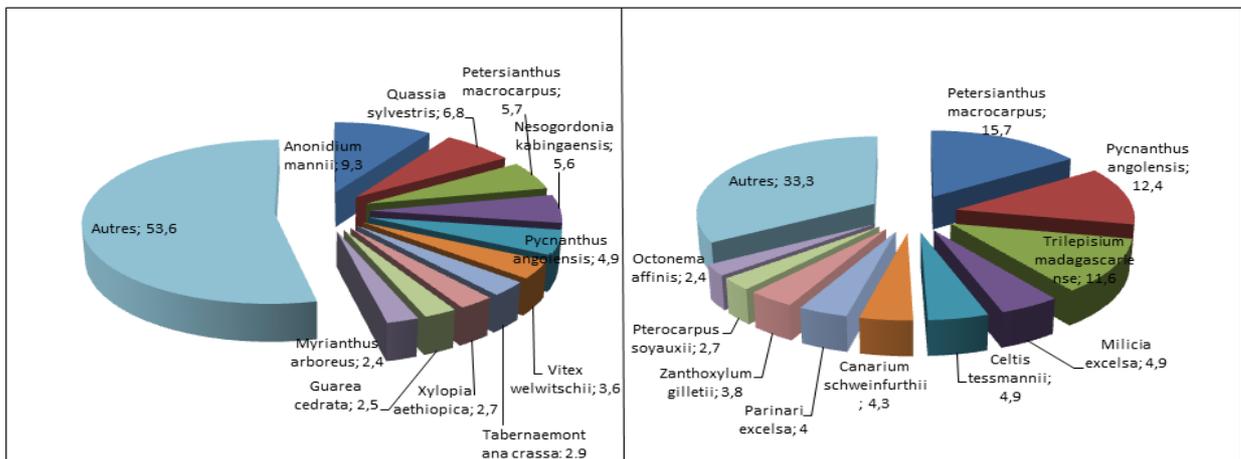


Figure 6 : Répartition des espèces en fonction de leur dominance au sein des strates des forêts de terre ferme. A gauche : Strates inférieures. A droite : Strates supérieures.

Pour ce qui est des forêts inondées (figure 7), *Pseudospondias microcarpa* est l'espèce dominante des strates inférieures avec 30.4 %. Dans les strates supérieures, *Irvingia wombulu* est la plus dominante avec 22.5%.

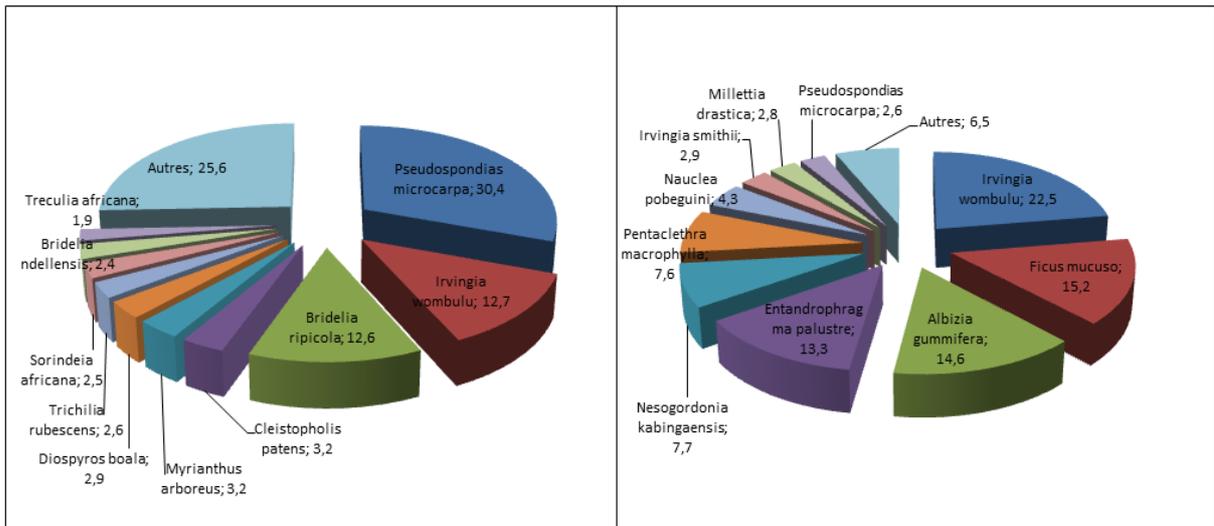


Figure 7 : Répartition des espèces en fonction de leur dominance au sein des strates des forêts inondées. A gauche : Strates inférieures. A droite : Strates supérieures.

Dans les forêts denses tropicales du bassin congolais, LISINGO (2009), VLEMINCKX (2009) et AMANI (2011) ont trouvé une prédominance des espèces *Scorodophloeus zenkeri*, *Julbernardia serretii*, *Polyalthia suaveolens* et *Gilbertiodendron dewevrei* dans les forêts monodominantes. L'absence de ces espèces caractéristiques de la zone de basse altitude du bassin congolais a été observée à l'île Mbiye par NSHIMBA (2008). L'exclusion de certaines espèces caractéristiques du secteur forestier central du domaine congolais dans la composition floristique des forêts insulaires du fleuve, particulièrement celles de l'île Kongolo serait expliquée par l'exigence d'un large champ écologique de la part de ces espèces ou par le manque d'un habitat favorable comme c'est le cas de *Scorodophloeus zenkeri* répandue sur sols sableux et absente sur le sol argileux (AMANI, 2011).

Diversité spécifique

La distribution des valeurs des indices de diversité au sein des strates des forêts de terre ferme et des forêts inondables de l'île Kongolo est illustrée à la figure 8.

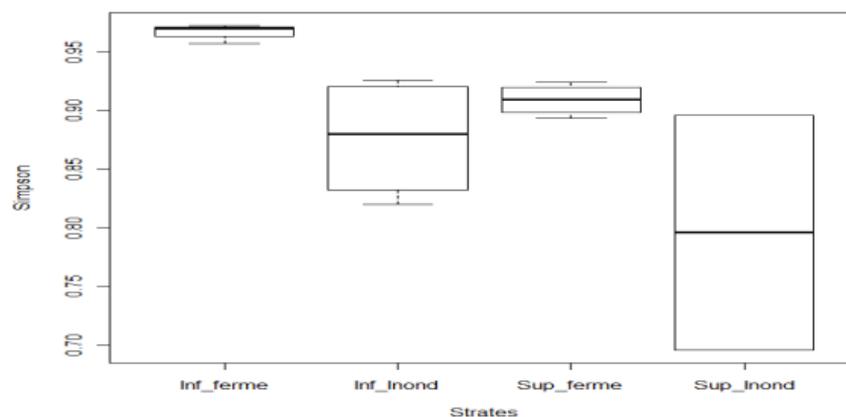


Figure 8 : Distribution des valeurs d'indices de diversité au sein des parcelles

Les moyennes d'indices de diversité de SIMPSON de toutes les strates diffèrent légèrement entre-elles (ANOVA, p -value= 0.01735 *). La répartition des individus est équitable dans toutes les strates (p -value= 0.0953). La comparaison des moyennes des valeurs de diversité avec le test de TUKEY présentée dans le tableau 5, a montré uniquement une différence peu significative entre les

moyennes de diversité des strates inférieures de la forêt de terre ferme et celles des strates supérieures de forêts inondables.

Tableau 5. Comparaison statistique entre les valeurs de diversité floristiques dans les strates inférieures et supérieures des forêts de terre ferme et des forêts inondables.

		Forêts de terre ferme (TF)		Forêts inondables (FI)	
Strates		Supérieures	Inférieures	Supérieures	Inférieures
TF	Supérieures		p-value=0.5832867	p-value=0.1087308	p-value=0.8868649
	Inférieures	p-value=0.5832867		p-value=0.0116248	p-value=0.2357677
FI	Supérieures	p-value=0.1087308	p-value=0.0116248		p-value=0.3248286
	Inférieures	p-value=0.8868649	p-value=0.2357677	p-value=0.3248286	

A l'île Mbiye, NSHIMBA (2008) a également trouvé une diversité floristique élevée dans les forêts inondables comme dans les forêts de terre ferme.

Structure des peuplements

Individus par classe de diamètre

La distribution des individus des strates inférieures de deux types forestiers dans les classes de diamètres est présentée à la figure 9. La figure 10 reprend la distribution diamétrique des individus des strates supérieures.

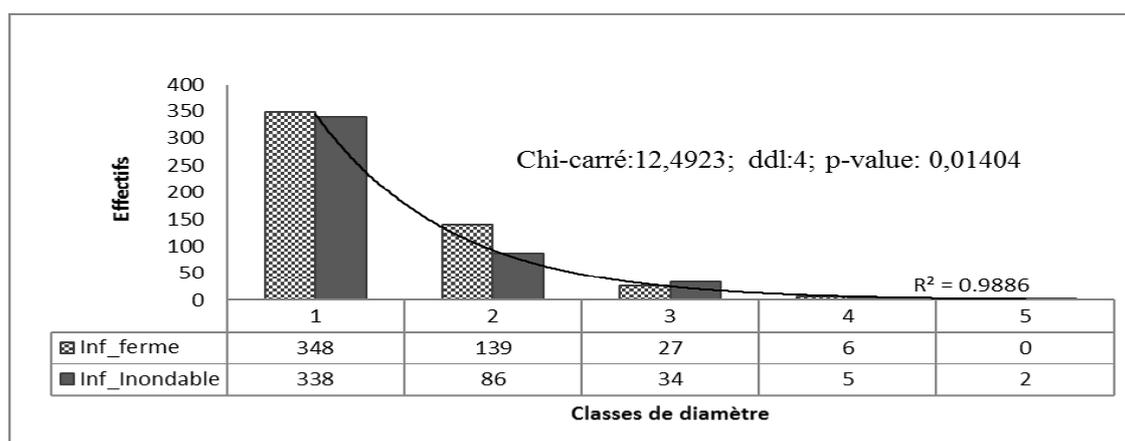


Figure 9 : Distribution diamétrique des individus des strates inférieures.

La distribution diamétrique des individus des strates inférieures décroît exponentiellement dans les deux types de forêts. Au sein des strates supérieures, la tendance est légèrement irrégulière avec des valeurs élevées au sein des classes 3, 4, 5 et 6. Les strates supérieures des forêts inondables ont présenté des effectifs élevés au sein de la classe 9. Le test Chi-carré a montré des différences significatives dans la distribution des individus au sein des classes de diamètre des strates inférieures et supérieures dans les deux types de forêts.

DUPUY (1998) précise que le peuplement forestier des forêts denses tropicales présente une structure décroissante où le nombre de tiges diminue au fur et à mesure que le diamètre augmente. Les fortes densités observées dans les forêts de l'île Kongolo avec concentration d'individus dans les classes de faible diamètre laissent constater que ces forêts seraient en dynamique progressive (HALLE *et al.*, 1978) où des essences arborescentes à potentiel végétatif cicatrisent les trouées causées par la chute des grands arbres de forêt secondaire en remplacement (RIERA & ALEXANDRE, 1986).

Quelques observations faites dans la distribution diamétrique des forêts inondables montrent que les arbres proches du littoral fluvial développent des gros diamètres avec des hauteurs relativement faibles afin de réduire les conséquences liées aux fluctuations environnementales et à l'effet de la lisière.

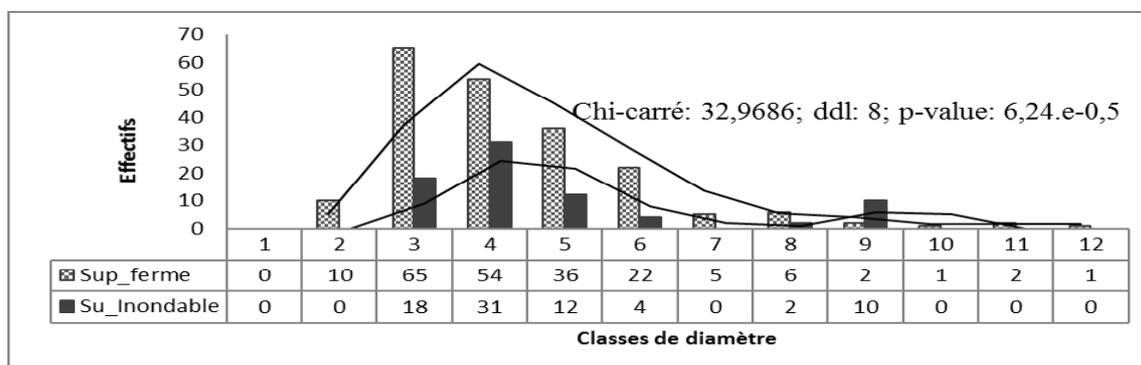


Figure 10 : Distribution diamétrique des individus des strates supérieures.

Surface terrière

La répartition de la surface terrière (quantification de la concurrence entre les arbres d'un groupement forestier) au sein des espèces dans les forêts de terre ferme de l'île Kongolo est présentée à la figure 11. Dans les strates inférieures des forêts de terre ferme, l'espèce *Anonidium mannii* a présenté la plus grande surface terrière à l'hectare (soit 1.8 m²) pour un total de 19.8 m²) alors que dans les strates supérieures, c'est *Petersianthus macrocarpus* qui a produit une grande surface terrière, soit 1.7 m²/ha pour un total 10.7 m². Dans les forêts inondables (figure 12), l'espèce *Pseudospondias microcarpa* occupe une grande surface terrière (soit 5 m²/ha) pour un total de 16.6 m² dans les strates inférieures. Dans les strates supérieures, c'est l'espèce *Irvingia wombulu* qui occupe une grande surface terrière soit 2.1 m²/ha pour un total 9.33 m².

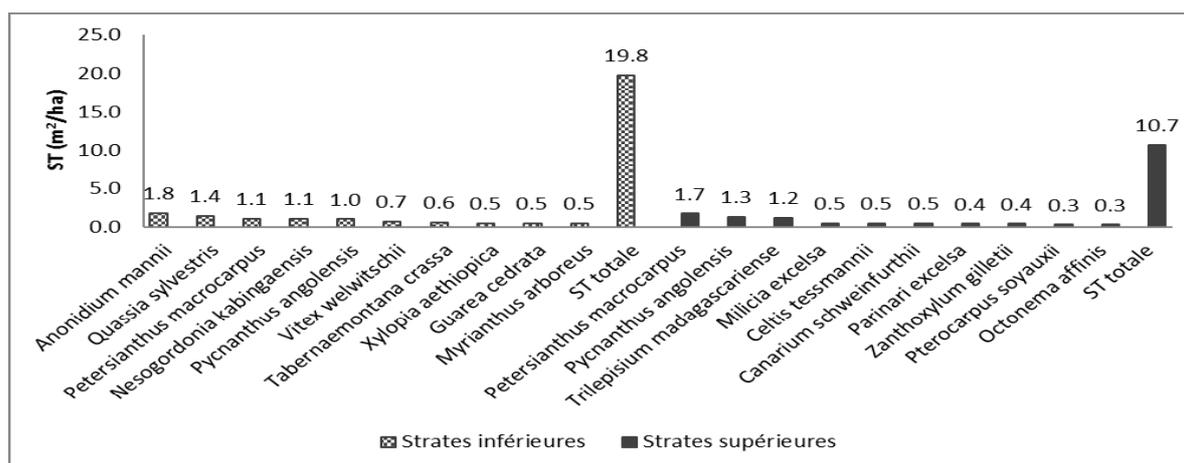


Figure 11 : Répartition de la surface terrière au sein des espèces de forêt de terre ferme

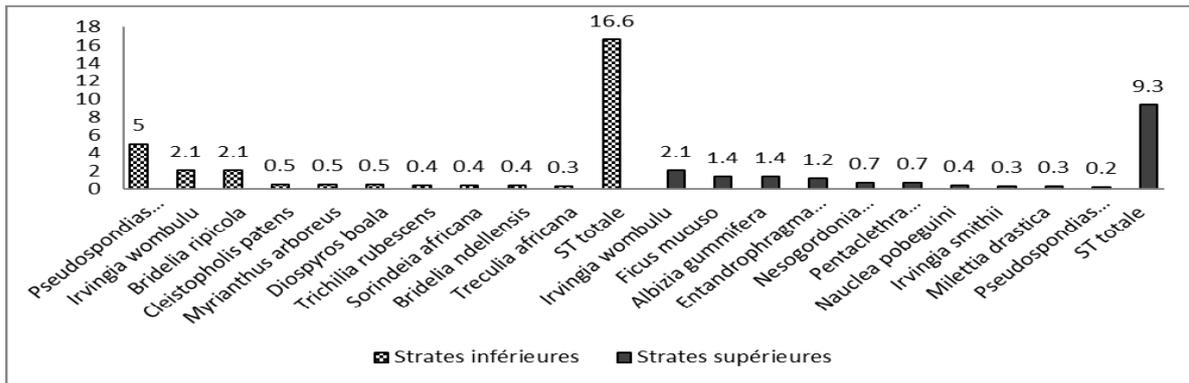


Figure 12 : Répartition de la surface terrière au sein des espèces des forêts inondables.

La variation des valeurs de surface terrière des strates inférieures et supérieures de deux types de forêts de l'île Kongolo est illustrée à la figure 13. Selon DOUCET (2003), considérant un DHP \square 10 cm, la surface terrière moyenne des forêts tropicales africaines est de l'ordre de 30-35 m²/ha. En moyenne, les forêts de terre ferme de l'île Kongolo ont présenté une surface terrière de 30.5 m²/ha avec respectivement 19.8 m²/ha et 10.7 m²/ha pour les strates inférieures et supérieures. Les forêts inondables ont, quant à elles une surface terrière moyenne de 25.9 m²/ha avec 16.6 m²/ha pour les strates inférieures et 9.3 m²/ha pour les strates supérieures. Le test statistique a montré une différence très significative entre les valeurs de surface terrière des strates de deux types de forêt (ANOVA, p-value= 0.0004075 ***). Les résultats de la comparaison interstrate sont présentés dans le tableau 6.

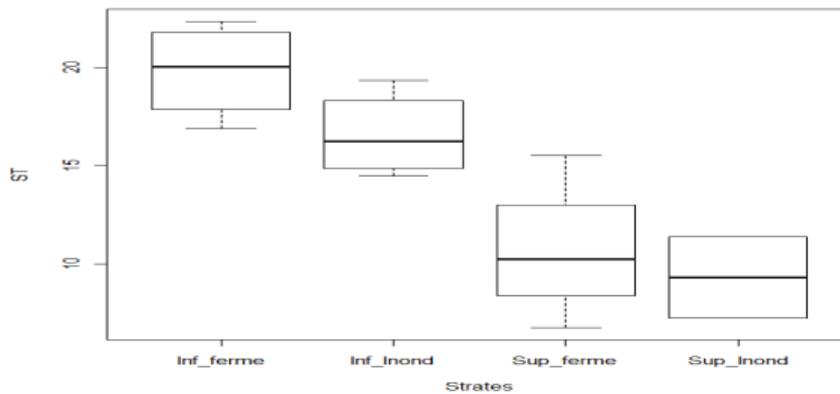


Figure 13 : Variation des valeurs de surface terrière au sein des parcelles.

Tableau 6. Comparaison statistique entre les valeurs de surface terrière

	Strates	Forêts de terre ferme (TF)		Forêts inondables (FI)	
		Supérieures	Inférieures	Supérieures	Inférieures
TF	Supérieures		p-value=0.0022997	p-value=0.8867380	p-value=0.0427467
	Inférieures	p-value=0.0022997		p-value=0.0007114	p-value=0.3699134
FI	Supérieures	p-value=0.8867380	p-value=0.0007114		p-value=0.0121062
	Inférieures	p-value=0.0427467	p-value=0.3699134	p-value=0.0121062	

Aucune différence significative n'existe entre les surfaces terrières des strates inférieures de deux types de forêts ainsi qu'entre les surfaces terrières des strates supérieures.

CONCLUSION

Les deux types de forêt étudiés à l'île Kongolo, à savoir les forêts de terre ferme et les forêts inondables, ont présenté des différences dans leur composition floristique et structurale. Les facteurs environnementaux évalués sont différemment corrélés dans les deux types de forêt.

Sur l'île de Kongolo, les forêts de terre ferme sont érigées sur des sols sablo-argileux alors que dans les forêts inondables, le sol est argileux à argilo-sableux. La densité à l'hectare dans les strates supérieures des forêts de terre ferme est de 51 individus à l'hectare alors que celle des strates inférieures est de 650 individus. Dans les forêts inondables, les strates supérieures ont présenté une densité de 38 individus à l'hectare contre 581 individus pour les strates inférieures. Dans les parcelles emboîtées de 1 ha pour les strates supérieures et 0.2 ha pour les strates inférieures, la richesse spécifique est de 53 espèces dans les strates inférieures contre 22 espèces dans les strates supérieures des forêts de terre ferme. Dans les forêts inondables la richesse spécifique est de 29 espèces pour les strates inférieures et varie entre 12 et 13 espèces dans les strates supérieures. La moyenne des indices de diversité floristique apparaît plus élevée dans les forêts de terre ferme que dans les forêts inondables. Les strates inférieures de deux types de forêts ont également présenté des moyennes plus élevées des valeurs des indices de diversité que les strates supérieures. Dans l'ensemble, les paramètres environnementaux analysés expliquent 35% des aspects spécifiques observés dans les strates inférieures et 23% de ceux observés dans les strates supérieures.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ALONGO, S. L., 2013. Etude microclimatique et pédologique de l'effet de lisière en Cuvette centrale congolaise: impact écologique de la fragmentation des écosystèmes. Cas des séries Yangambi et Yakonde à la région de Yangambi (R.D. Congo).Thèse de Doctorat, Université Libre de Bruxelles, 316 p.
- AMANI, C., 2011. Vegetation patterns and role of edaphic heterogeneity in semi-deciduous forests from the Congo Basin. Thèse de Doctorat, Université Libre de Bruxelles, 262 p.
- ATIBT, 2006. Formation de forestier aménagiste et de gestionnaire forestier. Module 2, Dendrométrie et topographie. Ecole nationale des Eaux et Forêts du cap Estérias, Libreville Gabon, 47 p.
- BOYEMBA, F. B., 2011. Ecologie de *Pericopsis elata* (Harms) Van Meeuwen (Fabaceae), arbre de forêt tropicale africaine à répartition agrégée. Thèse de doctorat, Université Libre de Bruxelles, Belgique, 181 p.
- CHAVE, J., 2004. Neutral theory and community ecology. *Ecology Letters* 7: 241-253
- CHESSON, P., & WARNER, P., 1981. – Environmental variability promotes coexistence in lottery competitive systems. *American Naturalist* 117, (6): 923-943.
- CLARK, D.B. & CLARK, D.A., 2000. Landscape-scale variation in forest structure and biomass in a tropical rain forest. *Forest Ecology and Management* 137: 185-198.
- CLARK, D.B., CLARK D.A. & READ, J.M., 1998. Edaphic variation and the mesoscale distribution of tree species in a neotropical rain forest. *Journal of Ecology* 86: 101-112.
- CONDIT, R., PITMAN, N., LEIGH, E., CHAVE, J., TERBORGH, J., FOSTER, R., NUNEZ, V., AGUILAR, S., VAENCIA, R., VILLA, G., H.C., M.-L., LOSOS, E., HUBBELL, S., 2002. Beta-diversity in tropical forest trees. *Science* 295: 666-669.
- DOUCET, J.L., 2003. L'alliance délicate de la gestion forestière et de la biodiversité dans les forêts du Centre du Gabon. Thèse de doctorat, Faculté Universitaire des Sciences Agronomiques de Gembloux, 323 p.
- DUPUY, B., 1998. Bases pour une sylviculture en forêt dense humide africaine. Série FORAFRI 1998, document 4. CIRAD-Forêt, Montpellier, 328 p.
- FAVRICHON, V., GOURLET-FLEURY S., BAR-HEN A. & DESSARD, H., 1998. Parcelles permanentes de recherche en forêt dense tropicale humide. Eléments pour une méthodologie d'analyse des données. CIRAD-Forêt, 67 p.
- FOURNIER & SASSON, 1983. Ecosystème: Structure, Fonctionnement, Evolution. Collection d'écologie 21, Masson Paris, 2ème édition, 447 p.
- GASTON, K., 2000. – Global patterns in biodiversity. *Nature* 405: 220-227.
- HALLÉ, F., OLDEMAN A. A. & TOMLINSON P. B., 1978. Tropical trees and forests. An architectural analysis. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New-York, 441 p.
- HUBBELL, S.P., 2001. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Princeton University Press, Oxford. 375 p.

- HUBBELL, S.P., 2005. "Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence". *Functional Ecology* 19:166–172.
- KELLY, C. & BOWLER, M., 2002. – Coexistence and relative abundance in forest trees. *Nature* 417:437-440
- KOMBELE, B. M. 2004. Diagnostic de la fertilité des sols dans la Cuvette centrale congolaise, cas des séries Yangambi et Yakonde. Thèse de doctorat, Fac. Sc. Agronomiques de Gembloux, 464 p.
- LEJOLY, J., NDJELE, M-B. & GEERINCK, D., 2010. Catalogue-flore des plantes vasculaires des districts de Kisangani et de la Tshopo (RD Congo). *Taxonomania* 30: 1-308.
- LESCURE, J. P. & BOULET, R., 1985. Relationships between soil and vegetation in a tropical rain forest in French Guiana. *Biotropica* 17: 155-164.
- LISINGO, J., 2009. Typologie des forêts denses des environs de Kisangani par une méthode d'analyse phytosociologique multistratée. Mémoire, Faculté des Sciences UNIKIS, 111 p.
- MCARTHUR, R. & LEVINS, R. 1967. The limiting similarity, convergence and divergence of coexisting species. *American Naturalist* 101: 377-385
- MOSANGO, M., 1990. Contribution à l'étude botanique et biogéochimique de l'écosystème forêt en région équatoriale (île Kongolo, Zaïre). Thèse de doctorat. Université Libre de Bruxelles, 442 p.
- NEBEL, G., KVIST, L. P., VANCLAY, J. K., CHRISTENSEN, H. & FREISTAS, L. 2001. Structure and floristic composition of flood plain forests in the Peruvian Amazon: I. Overstorey. *Forest Ecology and Management* 150 (1-2): 27-57
- NSHIMBA, H., 2008. Etude floristique, écologique et phytosociologique des forêts de l'île Mbiye à Kisangani, R. D. Congo. Thèse, Université Libre de Bruxelles, 272 p.
- NYAKABWA, M., 2003. Ilots forestiers de Kisangani (R. D. Congo). Observations floristiques et sauvegarde. Mémoire soumis au XII^e congrès forestier mondial. Québec City, 0935-B3
- PAGET, D., 1999. Etude de la diversité spatiale des écosystèmes forestiers guyanais : réflexion méthodologique et application. Thèse de Doctorat, ENGREF, Paris. 154 p.
- PALMER, M. W., 1994. Variation in species richness: towards a unification of hypotheses. *Folia Geobotanica & Phytotaxonomica* 29: 511-530.
- PAPPOE, A. N. M., ARMAH, F. A., QUAYE, E. C., KWAKYE, P. K. & BUXTON, G. N. T. 2010. Composition and stand structure of a tropical moist semi-deciduous forest in Ghana. *International Research Journal of Plant Science* 1 (4): 95-106
- PASCAL, J.P., 2003. Notions sur les structures et dynamique des forêts tropicales. *Rev. For. Fr.* LV, Numéro spécial 2003
- PELLISSIER, R., COUTERON, P. & HARDY, O., 2010. Organisation spatiale de la diversité des arbres des forêts tropicales aux échelles régionales: enjeux méthodologiques et application. *Tropical Forest Ecology*, IRD: 149-163.
- RICKLEFS R. E., 2006. The unified neutral theory of biodiversity: Do the numbers add up? *Ecology* 87(6): 1424–1431
- ROLLET, B., 1983. La régénération dans les trouées. *Bois et Forêts des Tropiques* 201, 3-4: 19-33
- SABATIER, D., GRIMALDI, M., PRÉVOST, M.-F., GUILLAUME, J., GODRON, M., DOSSO, M. & CURMI, P., 1997. The influence of soil cover organization on the floristic and structural heterogeneity of a Guianan rain forest. *Plant Ecology* 131: 81-108.
- SENTERRE, B., 2005. Recherches méthodologiques pour la typologie de la végétation et la phytogéographie des forêts denses d'Afrique tropicale. Thèse de doctorat, Université Libre de Bruxelles, 345 p.
- SOLLINS, P. 1998. Factors influencing species composition in tropical lowland forest: does soil matter? *Ecology* 79 (1): 23-30
- SONKE, B., 1986. Etudes floristiques et structurales des forêts de la Réserve de Faune du Dja (Cameroun). Thèse de Doctorat, Université Libre de Bruxelles, 267 p.
- TRICHON, V., 1997. Hétérogénéité spatiale d'une forêt tropicale humide de Sumatra: effet de la topographie sur la structure floristique. *Annales de Sciences Forestières* 54: 431-446.
- VLEMINCKX, J., 2009. Facteurs déterminant l'organisation de la diversité végétale des strates supérieures dans les forêts tropicales humides du bassin congolais. Mémoire, Université Libre de Bruxelles, 88 p.
- WHITE, F. 1983. The vegetation of Africa, a descriptive memoir to accompany the UNESCO/AETFAT/UNSO Vegetation Map of Africa (3 Plates, Northwestern Africa, Northeastern Africa, and Southern Africa, 1:5 000 000). UNESCO, Paris.
- WRIGHT, S., 2001. Plant diversity in tropical forest: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia*, 130: 1-14.

