

Interactions inter/intra stades de développement et régénération de *Pterocarpus angolensis* en population naturelle dans le *miombo* du Katanga méridional

Cuma Mushagalusa Fidèle^{(a)*}, Useni Sikuzani Yannick^(a), Nge Okwe Augustin^(a), Munyemba Kankumbi François^(a), Ngoy Shutcha Mylor^(a), Pierre Meerts^(b)

^(a) Faculté des Sciences Agronomiques, Université de Lubumbashi, BP 1825, Lubumbashi, RD Congo.

^(b) Laboratoire d'Écologie végétale et Biogéochimie, 244 Université Libre de Bruxelles, Av FD Roosevelt 50 B-1050 Bruxelles, Belgique

*auteur pour correspondance : fidele.Cuma@gmail.com;

Original submitted in on 27th August 2013 Published online at www.m.elewa.org on 31st January 2014.

RÉSUMÉ

Objectifs : Cette étude a été réalisée dans l'objectif de comprendre la dynamique de régénération via la répartition spatiale et interaction inter/intra stade de développement de *Pterocarpus angolensis* (Mulombwa).

Méthodologie et résultats : La position en coordonnées cartésiennes et la circonférence ont été prélevées systématiquement sur les pieds de *P. angolensis* de tout âge dans un carré de quatre hectares du dispositif permanent installé dans le sanctuaire *Mikembo*. Les résultats obtenus après analyses de la répartition spatiale et de diverses interactions respectivement par le cas univarié et bivarié de la fonction Ripley de R montrent que cette espèce présente un comportement grégaire attribué à la dispersion dans le jeune stade et aux mosaïques d'habitats pour les stades vieux.

Conclusion et application de la recherche : La connaissance de la répartition spatiale et des types d'interaction existant au sein et entre les stades de développement permettra d'une part de comprendre les mécanismes de recrutement dans les populations d'arbres indigènes du *miombo* katangais et de l'autre d'approfondir les connaissances concernant les stratégies biologiques par lesquelles elles maintiennent leurs populations qui restent par ailleurs limitées.

Mots clés : *Pterocarpus angolensis*, répartition spatiale, stades de développement, interactions, régénération naturelle, fonction Ripley, *miombo*.

Abstract

Interactions inter / intra stages of development and regeneration of *Pterocarpus angolensis* in natural population in southern Katanga *miombo*

Objectives: This study was conducted with the aim of understanding the dynamics of regeneration via the spatial interaction and inter / intra stage of *Pterocarpus angolensis* development.

Methodology and results: The position in Cartesian coordinates and circumferences were collected systematically on the feet of *P. angolensis* of all ages in a square of four hectares of the permanent device installed in the *Mikembo* sanctuary. The results obtained after analysis of the spatial distribution and various interactions respectively the univariate as well as bivariate cases of Ripley function R show that this

species is gregarious behavior attributed to the dispersion in the young stage and to the mosaic of habitats for the old stages.

Conclusion and application: The knowledge of the spatial distribution and types of interaction that exist within and between stages of development will on one hand help to understand the mechanisms of recruitment in populations of native trees in Katanga *miombo* and on the other to deepen knowledge about the biological strategies by which they maintain their populations which are somewhat limited.

INTRODUCTION

Miombo, la formation végétale la plus large d'Afrique, couvrant près de 12% de ce continent (Campbell et al, 2006), est le grand centre d'endémisme en Afrique avec une originalité floristique très élevée (White, 1983). Il joue un rôle écologique, économique et culturel indiscutable (Nasi et al, 2008). Les populations qui vivent dans cette zone dépendent de cette forêt, d'où sa déforestation excessive causée principalement par l'agriculture sur brûlis et la récolte de bois de feu (Luoga et al. 2004). Cependant les études menées sur cet écosystème demeurent insuffisantes d'où il reste peu connu. Comment pourrait-on prétendre gérer durablement un écosystème sans chercher à en comprendre le fonctionnement? Cette connaissance de la dynamique forestière est donc nécessaire pour le maintien de la ressource et passe par la compréhension des mécanismes de son renouvellement. Toutes les solutions envisagées aujourd'hui pour la conservation des forêts, *i.e.* la mise en place des réserves biologiques, l'exploitation forestière durable, la restauration des forêts dégradées ou la création des plantations forestières, nécessitent un approfondissement des connaissances sur l'écologie et la dynamique de la régénération des espèces d'arbres dans leurs écosystèmes (Janzen et Vasquez-Yañes 1991 ; Sheil et van Heist, 2000). Le renouvellement des populations d'arbres est en effet mal apprécié. Les connaissances concernant les stratégies des espèces d'arbres ou les moyens biologiques par les quels elles maintiennent leurs populations restent limités en forêt claire du *miombo*, en particulier les mécanismes du

recrutement (l'apparition durable des nouveaux individus dans la population est mal connue). L'amélioration des connaissances sur le recrutement des espèces d'arbres dans le *miombo* permettra de mieux comprendre leur régénération et aidera à la gestion durable de cet écosystème. La dynamique d'une population intègre dans le temps la résultante des processus de régénération et peut être décrite par l'évolution de la distribution de ses effectifs dans des classes populationnelles et leur répartition dans l'espace (Jesel, 2005). Elle est également influencée par les interactions s'exerçant entre les générations d'individus qui la composent. La dissémination des graines en est un élément essentiel dans la mesure où elle constitue le lien entre les répartitions spatiales des générations successives. Ainsi, la distribution spatiale des pieds-mère et celle des zones de dispersion des graines influence la probabilité d'installation de la régénération. Plusieurs études ont été menées en forêt claire du *miombo*, notamment sur le tarif de cubage (Abbot et al., 1997), la gestion durable (Schwartz, 2002), la structure des populations (Caro et al., 2005) et des communautés (Frost, 1996) et la compétition intra/inter spécifique (Grundy et al., 1994 ; Shackleton, 2002). Ainsi, l'originalité de cette étude est qu'elle s'oriente vers la caractérisation (i) de la répartition spatiale, (ii) des interactions intrastades de développement (iii) des interactions entre semis et semencier et leurs influences sur la régénération de *P. angolensis* en population naturelle.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Milieu d'étude : La présente étude a été menée dans le sanctuaire *Mikembo* (11°28'36,43" de latitude Sud et 27°39'58,00" de longitude Est et à 1181 m d'altitude)

situé à 35 km de la ville de Lubumbashi, sur l'axe Lubumbashi – Kasenga.

Matériel et méthodes : Cette recherche s'est focalisée sur *P. angolensis* choisie pour son mode de dispersion. Les implications du processus de dispersion sur l'organisation et la distribution du vivant sont extrêmement vastes, d'où elle a orienté notre choix pour cette espèce au delà d'autres raisons liées à ses valeurs d'usage. En effet, dans la région de Lubumbashi, *P. angolensis* est trop recherché pour son bois d'œuvre de qualité. Le choix des stades de développement de *P. angolensis* a été opéré sur base d'une étude préliminaire de détermination du diamètre minimum de reproduction à l'issue de laquelle trois stades ont été distingué en fonction du diamètre à la hauteur de la poitrine (DBH) : semis (DBH < 10 cm) ; adulte (DBH compris entre 10 et 25 cm), semencier où probables pieds mère des semis établis (DBH > 25 cm). Les données ont été récoltées dans un carré de quatre hectares constitué par les 16 premières parcelles du grand dispositif permanent à *Marquesia macroura* du sanctuaire *Mikembo*. La position en coordonnées cartésiennes (x,y) et la circonférence de chaque

individu appartenant à cette espèce ont été prélevées respectivement grâce aux triples décimètres et aux mètres ruban gradués en millimètres. Ces mesures ont été faites successivement de façon systématique sur tous les individus quelque soit l'âge aux mois de novembre et décembre 2011. En effet, même les arbres de diamètre inférieur à 10 cm ont été concernés par l'étude. La fonction de Ripley du logiciel statistique R a été choisie pour l'analyse de la répartition spatiale et les interactions entre et au sein des stades de développement car elle caractérise la structure spatiale d'un semis (agrégation ou régularité) simultanément pour plusieurs distances mais elle est aussi adaptée sur des dispositifs trop grands comparativement à celle de Clark et Evans (Goreaud, 2000). La transformée $L(r)$ de la fonction Ripley $K(r)$ a été utilisée dans son cas univarié sous l'hypothèse nulle de répartition aléatoire (H_0) pour caractériser la répartition spatiale. Par contre pour la relation entre deux types de stade (marques), la transformée $L_{12}(r)$ de la fonction intertype $K_{12}(r)$ de Ripley a été utilisée.

RÉSULTATS

Analyse de la structure spatiale : La figure 1 présente la fonction $L(r)$ pour l'ensemble du processus ponctuel et la figure 2 la carte des nuages des points

des arbres de *P. angolensis* dans le grand dispositif à *M. macroura* du sanctuaire *Mikembo*.

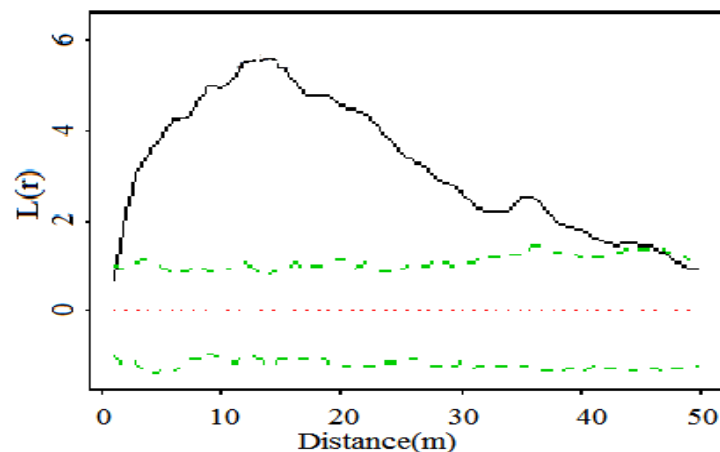


Figure 1. Caractérisation de la répartition spatiale *P. angolensis*. La courbe noire représente l'estimation de $L(r)$ pour le nuage des points. La zone encadrée par les traits verts représente l'intervalle de confiance à 99% sous l'hypothèse nulle de répartition aléatoire des arbres. Le trait rouge reprend la valeur théorique de $L(r)$ sous cette hypothèse nulle.

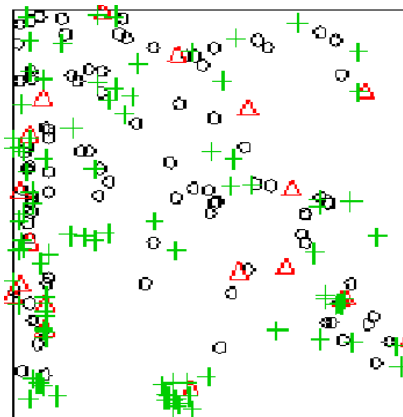


Figure 2. Cartographie de trois stades de développement de *P. angolensis*. Les triangles rouges indiquent les probables semenciers des semis établis, les points noirs indiquent les arbres adultes de diamètre compris entre 10 et 25 cm et les signes plus en vert représentent les semis dont le diamètre est inférieur à celui de pré comptage soit 10cm

Quelle que soit la distance, la fonction $L(r)$ pour cette espèce est très largement au dessus de l'intervalle de confiance à 99% sous l'hypothèse de répartition aléatoire. *P. angolensis* présente une agrégation spatiale très marquée jusqu'à 40 m de distance (cela est beaucoup plus accentuée à 15 m) mais une distribution aléatoire au-delà de 40 m (figure 1).

L'examen visuel de la cartographie montre une agrégation des adultes et des semenciers (figure 2).

Analyse des interactions intrastade : La figure 3 montre la fonction intertype $L_{12}(r)$ qui caractérise les interactions au sein d'un même stade de développement.

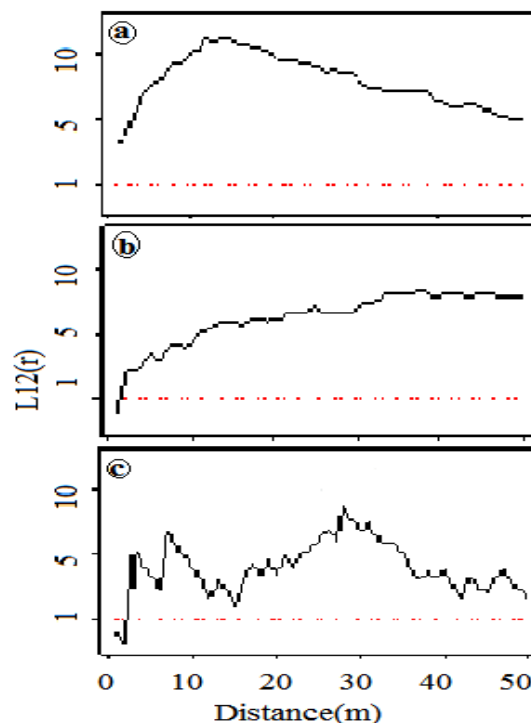


Figure 3. Analyse des interactions intrastades de *P. angolensis*. La courbe en noir représente les estimations de $L_{12}(r)$ et le trait rouge correspond à la valeur théorique sous l'hypothèse nulle (en l'occurrence zéro) d'indépendance entre répartition spatiale (a) semis-semis, (b) adultes-adultes et (c) semenciers-semenciers.

Les semis et les adultes présentent une répartition nettement agrégée avec une attraction positive clairement établie entre pieds installés. Cependant les agrégats sont beaucoup plus importants chez les semis avec un pic d'attraction à 15 m, alors que chez les adultes les agrégats sont presque de même taille. Au sein des semenciers, la dépendance dans les interactions entre stades semenciers est bien visible,

les agrégats étant prononcés entre 5 et 10 m et entre 25 et 40 m (Figure 3).

Analyse des interactions semis-semenciers : La figure 4 illustre les fonctions intertypes $L_{12}(r)$ qui caractérisent l'interaction entre la répartition spatiale des semis par rapport à celle de leurs semenciers.

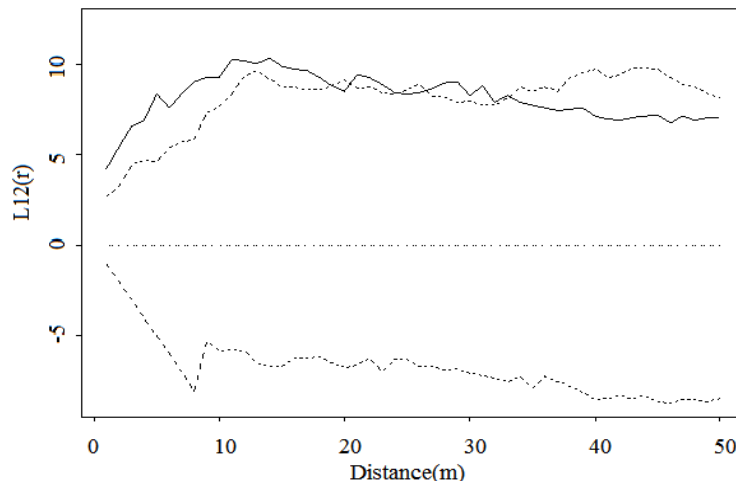


Figure 4. Analyse des interactions semis-semenciers de *P. angolensis*. La courbe noire pleine reprend l'estimation de $L_{12}(r)$, la zone encadrée par les traits correspond à l'intervalle de confiance à 99% sous l'hypothèse d'indépendance entre la répartition spatiale des semis et celle des semenciers. La droite discontinue correspond à la valeur théorique $L_{12}(r)$ sous l'hypothèse nulle retenue.

Il ressort de la figure ci-dessus que la position des semis centrés sur un semencier dépend positivement de celui-ci dans un rayon de 30 m. Après cette

distance, l'installation de semis devient aléatoire (non dépendant des semenciers).

DISCUSSION

Les résultats présentés sur les figures 1 et 2 montrent que *P. angolensis* a un comportement grégaire. Cette caractéristique augmente la possibilité de rencontrer un pied de même espèce à son voisinage mais aussi sa vulnérabilité dans le cas d'une exploitation non durable. La répartition agrégée avec dépendance positive des semis et des adultes dépend probablement de la morphologie de la diaspore de cette espèce qui rend sa dispersion limitée. Les agrégats plus importants de par la densité chez les semis, comparativement aux adultes, traduit la compétition des arbres à différents stades de régénération et l'action des filtres qui brouillent progressivement l'effet de dispersion. Dans le même sens, Olivier (2005) note que la répartition spatiale des juvéniles d'une espèce dépend des événements de dispersion et de l'action des filtres sur le recrutement ultérieur, qui, selon leur nature,

induisent des répartitions spatiales marquées et à des échelles différentes. En effet, plus la distance de dispersion est courte plus les agrégats sont importantes dans le jeune stade. En outre, les filtres du milieu agissent sur les stades précoces de la régénération et effacent dans les stades ultérieurs l'empreinte de la dispersion (Olivier, 2005). Les résultats de Whithmore (1989) relatifs à la taille des agrégats entre différents stades montrent également que les semis sont en général plus abondants et groupés avec une structuration à plus grande échelle que les adultes, et encore moins que les semenciers. Quant aux interactions existant entre les semenciers, les agrégats sont localisés (figure 3). Cela révèle que les semenciers ne sont pas repartis de manière homogène dans le domaine d'étude, *i.e.* les individus sont plus denses à certains endroits qu'à d'autres. Une

certaine hétérogénéité du sol influencerait donc l'agrégation. A ce sujet, Tilman (1990) soutient qu'une fois un individu a dépassé le stade plantule, pour survivre et soutenir une bonne croissance, il lui faut avoir un accès aux ressources en eau et nutriments de façon continue. Hogberg (1992) renforce en disant que le phosphore, par exemple, est un nutriment essentiel pour la croissance des plantes, et la variation de sa teneur peut conditionner la répartition spatiale d'arbres à l'échelle locale. L'information « dispersion » n'est pas à négliger dans la stratégie d'occupation de l'espace pour les semenciers de *P. angolensis* car la distribution reste agrégée sur toute la ligne. Traissac (2003) suggère que, théoriquement, la présence d'un arbre sur un site est le produit de la probabilité de son arrivée sur le site sous forme de diaspore et de la probabilité de sa survie. Pour les interactions semis-semencier, l'hypothèse d'indépendance révèle nettement la dépendance positive significative de semis vis-à-vis de leurs semenciers dans un rayon de 30 m centré sur le semencier (figure 4). Au delà, la position de semis devient indépendante, mettant en évidence la dispersion limitée de *P. angolensis*. Howe (2000) montre que la pluie des graines issue de la dispersion influence les étapes suivantes de la régénération. Selon le même auteur, la dispersion des graines dans le milieu conduit à une pluie de graines agrégées ou au

contraire plutôt régulière, ce qui conditionne le recrutement des stades ultérieurs. Toute fois il est bien perceptible que le degré de dépendance des semis vis-à-vis des semenciers augmente plus on s'éloigne du pied mère, et atteint le pic à 15 m avant de se stabiliser. Cette observation faite sur *P. angolensis* est typique d'interaction négative fournie par l'hypothèse de Janzen (1970) et Connell (1971). Ces deux auteurs ont émis l'hypothèse que la mortalité des graines et des semis est plus élevée lorsque la densité locale des semis de la même espèce augmente (effet densité) ou lorsque ces semis ou graines se trouvent à proximité d'adultes de la même espèce (effet distance). Cette surmortalité serait liée à l'action de prédateurs et/ou pathogènes. L'existence d'un effet densité-distance a été mis en évidence en forêt tropicale (Augspurger, 1984) et plus récemment en forêt tempérée (HilleRis Lambert et al., 2002). Cela implique, en particulier, que la compétition intra-spécifique est plus forte que la compétition inter-spécifique. Deux individus de deux espèces différentes coexisteront plus facilement dans un même lieu, si leurs niches diffèrent suffisamment, que deux individus d'une même espèce qui possèdent, par définition, la même niche. Il y a bien là un mécanisme densité-dépendant qui favorise les espèces rares, moins concurrencées par leurs congénères que les espèces communes.

CONCLUSION

En vue d'étudier la régénération de *P. angolensis* en population naturelle, ce travail a été initié avec comme objectifs spécifiques la description de la répartition spatiale et l'identification d'une part des interactions intra stades et de l'autre les interactions semis-semenciers. Les résultats obtenus ont montré que *P. angolensis* a un comportement grégaire attribué aux événements de dispersion dans le jeune stade avec diminution de taille d'agrégats dans le vieux stade par perte de l'information « dispersion » et la forte dépendance par rapport aux facteurs abiotiques. L'effet

densité-distance-dépendance négative a été mis en évidence par les analyses spatiales testant les interactions entre semis-semenciers et a révélé que la régénération de *P. angolensis* en population naturelle est plus favorisée loin des semenciers qu'à proximité. La connaissance de l'écologie de la régénération des espèces arborescentes de cet écosystème en population naturelle s'avère importante pour qu'à terme des modèles de leur exploitation durable, qui ne mettent pas en péril leur survie, soient proposés.

REFERENCES

- Abbot T.P., Lowore J., Werren M., 1997. Models for the estimation of single tree volume in four miombo woodland types. *Forest Ecology and Management* 97: 25-37
- Augspurger C. K., 1984. *Offspring recruitment around tropical trees: changes in cohort distance with time.* *Oikos* 40: 189-196.
- Campbell, B.M., Frost, P., Byron N., 2006. *Miombo Woodlands and their use: overview and key issues.* In: Campbell, B. (ed.) *The Miombo in Transition: Woodlands and Welfare in Africa.* pp. 1-10. Centre for International Forestry Research, Bogor, Indonesia.
- Caro, T.M., Sungula, M., Schwartz, M.W. and Bella, E.M. 2005. Recruitment of *Pterocarpus angolensis* in the wild. *Forest Ecology and Management* 219 (2-3): 169-175.

- Connell J.H., 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. In: Den Boer, P.J. & Gradwell, G. (Eds). *Dynamics of populations*. PUDOC, pp. 298-312.
- Frost, P., 1996. The ecology of miombo woodlands. In: Campbell, B. (Ed.), *The Miombo in Transition: Woodlands and Welfare in Africa*. CIFOR, Bogor, pp. 11–57.
- Goreaud F., 2000. Apports de l'analyse de la structure spatiale en forêt tempérée à l'étude et la modélisation des peuplements complexes. Thèse de doctorat, Laboratoire de Recherche en Science Forestières, ENGREF, 526p
- Grundy I.M., Campbell B.M., Frost E.G. H., 1994. Spatial pattern, regeneration and growth rates of *Brachystegia spiciformis* and *Julbernardia globiflora*. *Vegetation* 115: 101-107.
- HilleRis Lambers J., Clark J.S., Beckage B., 2002. Density-dependent mortality and the latitudinal gradient in species diversity. *Nature* 417: 732-735.
- Hogberg P 1992 Root symbioses in African dry tropical forests. *J. Veg. Sci.* 3: 393-400.
- Howe H., 2000. No question: seed dispersal matters. *Trends in Ecology and Evolution*. 15(11): 434-436.
- Hubbell S. P., 1980. Seed predation and the coexistence of trees species in tropical forest. *Oikos* 35: 201-229.
- Janzen D.H. & Vasquez-Yañes C. 1991 - Aspects of tropical seed ecology of relevance to
- Janzen D.H., 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *Am. Nat.* 104: 501-528.
- Jesel S., 2005. *Ecologie et dynamique de la régénération de *Dicorynia guianensis* (Caesalpinaceae) dans une forêt guyanaise*. Thèse de doctorat, Institut National Agronomique Paris-Grignon, 288 p.
- Luoga E.J., Witkowski E.T.F., Balkwill K., 2005. Regeneration by coppicing (resprouting) of *miombo* (African savanna) trees in relation to land use. *For Ecol Manage* 189: 23-35.
- management of tropical forested wildlands. in Gomez-Pompa A., Whitmore T.C. &
- Schwartz MW, Caro TM, & Banda-Sakala T. 2002. Assessing the sustainability of harvest of *Pterocarpus angolensis* in Rukwa Region, Tanzania. *Forest Ecology and Management* 170 :259-269.
- Sheil D. et van Heist M., 2000. Ecology for tropical forest management. *International Forestry Review* 2(4): 261-270, 317, 319.
- Tilman D., 1990. Constraints and trade-offs: toward a predictive theory of competition and succession. *Oikos* 58: 3-15.
- Tilman D., 1994. Competition and biodiversity in spatially structured habitats. *Ecology* 75: 2-16.
- Tilman D., 2000. Causes, consequences and ethics of biodiversity. *Nature* 405: 208-211.
- Traissac S., 2003. *Dynamique Spatiale De Vouacapoua Americana (Aublet), Arbre De Forêt Tropicale Humide À Répartition Agrégée*. Thèse De Doctorat, Laboratoire de Biométrie Et De Biologie Evolutive UMR 5558 & CIRAD, Université Claude Bernard – Lyon 1, 221 P.
- Westoby M., Jurado E., Leishman M., 1992. Comparative evolutionary ecology of seed size. *Trends in Ecology and Evolution* 7: 368-372.
- White, F., 1983. The vegetation map of Africa. A descriptive memoir, *UNESCO, Natural Resource Research* 20: 1-356.