

ROBERT NASI
CIRAD-Forêt

LES PEUPLEMENTS D'OKOUMÉS AU GABON

Leur dynamique et croissance en zone côtière



Mosaïque de forêts et savanes dans la région d'Oyane. On note l'absence totale de ligneux dans les savanes qui, sur cette photo, sont d'origine paléoclimatique.
A forest-savanna mosaic in the Oyane region. Note the total absence of woody vegetation in the savannas which, in this picture, are of palaeo-climatic origin.

Cette synthèse présente les résultats des travaux accomplis depuis 1987 sur le suivi de la croissance et de la dynamique des peuplements naturels d'Okoumés dans la zone des savanes côtières du Gabon.

Le projet d'aménagement forestier en zone de savanes côtières au Gabon, démarré en 1987 et mené conjointement par la Direction Générale des Eaux et Forêts du Gabon, la Coopération Française et le CIRAD-Forêt, a pour objectifs principaux :

- De mettre au point des techniques sylvicoles pour améliorer les peuplements naturels d'Okoumés, simples et peu onéreuses, avec pour but l'aménagement et la gestion durable de la zone côtière où ces peuplements sont fréquents et où l'exploitation et la commercialisation de ces bois sont particulièrement faciles.
- D'étudier l'interface forêt-savane et la dynamique de colonisation des savanes par la forêt en l'absence des feux.

Le présent travail concerne le premier de ces objectifs et s'intéresse plus particulièrement aux résultats disponibles sur la croissance et la dynamique des peuplements purs d'Okoumés issus de la colonisation d'anciennes zones de culture. Nous aborderons toutefois le problème de la colonisation des savanes à l'occasion de l'étude des phénomènes de recrutement.

MATÉRIELS ET MÉTHODES

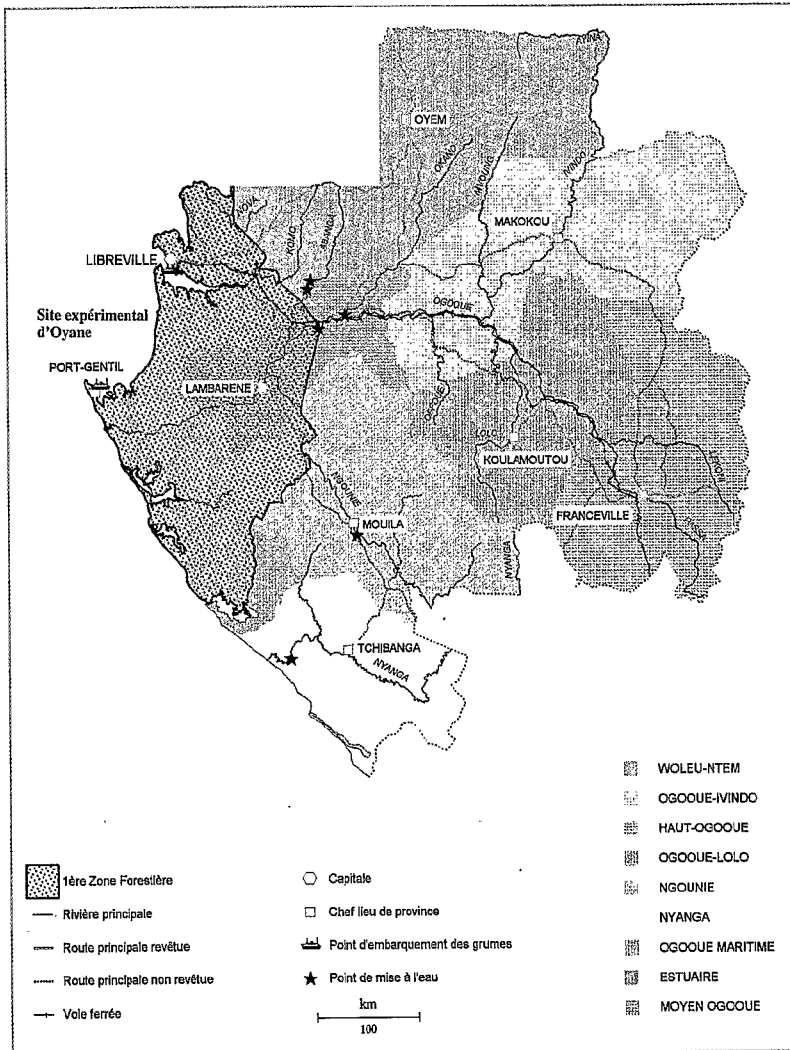
SITE D'ÉTUDE

Le site expérimental d'Oyane (ou Oyan) se situe sur le littoral, dans la province de l'Estuaire (Département de Komo-Mondah), à 55 km au sud de Libreville dont il est séparé par l'estuaire du Gabon (cartes 1 et 2). Cette partie de la province, au sud de l'estuaire du Gabon, est fréquemment appelée région du Sud-Estuaire, appellation que nous utiliserons par la suite bien qu'elle n'ait pas de valeur administrative réelle.

Le climat est de type équatorial austral à quatre saisons, très similaire à celui de Port-Gentil distant de 95 km, avec une pluviosité annuelle moyenne ($P_{\text{moy. 90-94}} = 1\ 880$ mm/an au pluviomètre d'Oyane) nettement plus faible que celle de Libreville ($P_{\text{moy.}} > 2\ 500$ mm) pourtant plus proche. La grande saison sèche est très marquée de juin à septembre ($P < 100$ mm sur 4 mois) et correspond aux températures les plus basses de l'année. Ce phénomène est lié à la présence d'une masse d'air austral refroidi par son passage sur le courant de Benguela (NICOLAS, 1977), ce qui provoque la présence d'un voile atmosphérique diurne sur toute la région. Ce dernier, en maintenant une forte humidité atmosphérique et en réduisant l'évaporation, atténue les effets de l'absence de pluies. La petite saison sèche (janvier et février) est toute théorique puisque ces mois reçoivent en moyenne plus de 150 mm.

Le relief est plat ou légèrement ondulé, parfois profondément entaillé par une érosion régressive sous forme de cirques liée à la nature du substratum constitué par une épaisse couche de sables. Les sols (MOUTSINGA, 1991 ; P.D.F.G., 1979) sont pauvres, largement désaturés (somme des bases échangeables $< 0,5$ meq/100 g de sol), de pH plutôt acide. La texture est sableuse en surface, devenant argilo-sableuse en profondeur, le taux d'argile dépassant rarement 15 %. Le drainage est bon à excessif. Les sols sous savane ou sous forêt sont très similaires, les derniers se caractérisant toutefois par une teneur légèrement plus forte en matière organique dans les horizons de surface.

Cette région du Sud-Estuaire est couverte par une mosaïque de forêts et savanes (photo, p. 5) initialement décrite par AUBREVILLE (1948), puis par ST-AUBIN (1961) et NICOLAS (1977). La zone d'Oyane a été plus particulièrement étudiée par CHRISTY



Carte 1. Gabon, sites d'Oyane et de La Lopé.
Gabon, Oyane and La Lopé sites.

et al. (1990) dans le cadre d'une étude environnementale pour une société pétrolière. D'après cette étude, les formations végétales rencontrées sur 2 350 ha étudiés sont :

- la forêt « mature » (11 %),
- la forêt « secondaire » (17,50 %),
- les marécages et zones inondables (19 %),
- les savanes (52 %),
- la végétation côtière (0,5 %).

□ La « forêt mature », qui correspond à une forêt exploitée sélectivement dans le passé et qui présente un aspect actuel « primaire », est une forêt à Okoumé/Ozouga ou forêt de type II (ST-AUBIN, 1963). C'est une association complexe d'espèces reliques d'une vieille forêt à affinités sud-américaines avec une abondance de représentants de familles néotropicales comme les Humiriacées et Vochysiées (NICOLAS,

1977). Les espèces les plus représentées dans l'étage dominant sont : *Aucoumea klaineana* (Okoumé), *Sacoglottis gabonensis* (Ozouga), *Erismadelphus exsul* (Angoa), *Coula edulis* (Noisetier), *Xylopia aethiopica* (Okala). Le sous-bois est remarquablement clair et dégagé.

□ La « forêt secondaire » (photo ci-dessous) correspond à des peuplements pauci-spécifiques largement dominés par l'Okoumé et issus de la colonisation de zones de cultures traditionnelles. Dans ces peuplements, qui constituent l'objet principal de la présente étude, l'Okoumé représente plus de 80 % des individus présents et près de 95 % de l'étage dominant.

Les marécages et zones inondables sont couverts par une forêt similaire à la « forêt mature » dans les zones périodiquement inondables, correspondant aux galeries forestières, et par des peuplements de palmiers raphia (*Raphia spp.*) et de Bahia (*Hal-*



Peuplement d'Okoumés âgé de 40 ans (parcelle 27).
Okoumé stand, about 40 years old (Plot 27).

lea ciliata) dans les zones régulièrement inondées qui sont les véritables marécages. Un sous-arbrisseau buissonnant, *Dissotis congolensis*, colonise l'essentiel des zones marécageuses ouvertes.

Il faut noter la présence de l'Okoumé en grande quantité dans tous les types de forêt, à l'exception des zones inondées à Raphiales et Bahia. La similitude physiologique et floristique entre la forêt des zones inondables et la « forêt mature » généralement développée sur les interfluvies est frappante. Pour NICOLAS (1977), « la forêt à Ozouga est une association complexe... proliférant à partir des galeries forestières dans les savanes qui ont occupé largement les sables tertiaires, à la suite des dernières périodes sèches quaternaires ». Pour WHITE (1995 a et 1995 b), les peuplements à Okoumé, Ozouga et *Lophira alata* (Azobé) ne sont aussi qu'une étape de la série de végétation qui mène des savanes herbeuses à la forêt dense climatique, laquelle est dominée par les Césalpiniacées.

Dans la zone d'Oyane, il n'existe quasiment pas de forêts « primaires » à Césalpiniacées (les forêts biafréennes de LETOUZEY, 1968), la région étant le siège d'une intense occupation humaine depuis la préhistoire (CLIST, 1995). En ce qui concerne l'histoire récente, la présence de nombreux villages Mpongwé est attestée par les récits des premiers navigateurs portugais qui arrivèrent dans l'Estuaire entre 1471 et 1475 (MERLET, 1990 b). En 1857, DU CHAILLU (MERLET, 1990 a) traverse, pour aller de la Pointe Denis à Sangatanga (ce qui équivaut à traverser le Sud-Estuaire du nord au sud), un paysage, de « vallons verdoyants et riantes collines où alternent bananeraies et plantations d'ignames, de manioc et de pistaches, cultivées par les femmes industrielles du roi Denis et leurs centaines d'esclaves... » puis « ... un pays accidenté, ondulé, aux immenses prairies, domaine

du buffle, aux clairières bordées de forêts touffues où se réfugient l'éléphant et le léopard ». La zone, qui est déjà une mosaïque de forêts et savanes suite à la dernière période sèche quaternaire, compte alors de nombreux villages. Plus tard, dès la fin du XIX^e siècle, la forêt sera l'objet d'une exploitation de plus en plus intensive qui culminera vers les années 50-60. La cessation de ces activités vers 1965 sera le signal d'un dépeuplement rapide de la zone qui ne compte plus de nos jours qu'une maigre population. Il est donc probable que l'ensemble des formations forestières de la région, à l'exception peut-être des forêts inondées, est secondarisé d'une manière ou d'une autre.

Les savanes sont soit d'origine paléoclimatique, elles sont alors appelées plaines et sont généralement assez étendues, soit d'origine anthropique récente (moins d'une centaine d'années), de plus petite taille et correspondent à des défrichements effectués pour des cultures vivrières. Les premières, quasiment dépourvues de végétation ligneuse, devraient plutôt être appelées steppes et sont dominées par un tapis discontinu de graminoides de petite taille : *Pobeguinea arrecta*, *Panicum congoense*, *Elionurus argenteus*, *Bulbostylis laniceps* ; les secondes portent un tapis continu d'*Imperata cylindrica* et montrent l'amorce d'une colonisation ligneuse par *Anthocleista nobilis*, *Cnestis ferruginea*, etc. Certaines de ces savanes ont été recolonisées par une végétation de type forestier très généralement dominée par *Aucoumea klaineana*. Il s'est ainsi créé, en bordure des plaines, de véritables bandes de peuplements quasiment purs de cette espèce très similaires aux forêts secondaires.

Il existe aussi des savanes plus « humides » dans les parties basses. Elles sont couvertes d'une végétation herbeuse graminoides en touffes, dominée par *Aristida recta*,

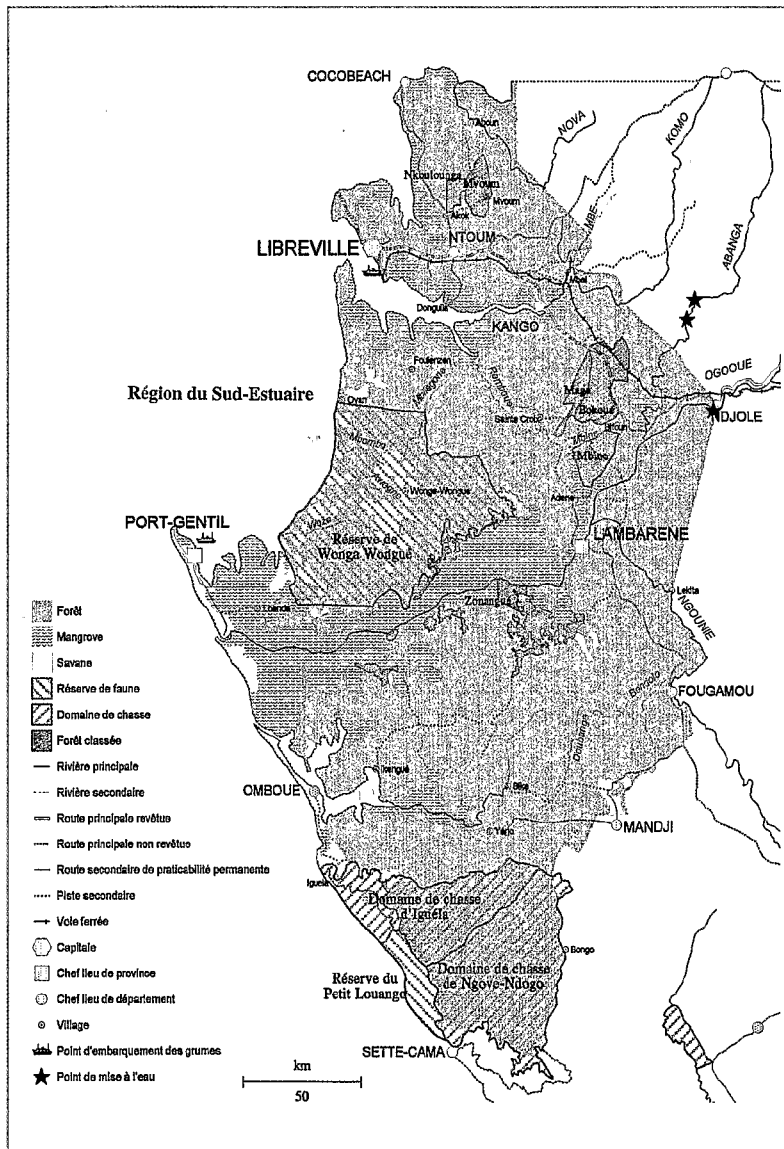
Panicum nervatum, *Rhynchospora candida* et de nombreux *Eriocaulon* spp.

La végétation côtière est une forêt basse inondable constituée d'un peuplement presque pur de *Chrysobalanus icaco atacorensis* à sous-bois clairsemé mais riche en épiphytes. Elle borde souvent des petites mangroves à *Rhizophora* sp.

ÉCOLOGIE ET CARACTÉRISTIQUES PARTICULIÈRES DE L'OKOUMÉ

L'Okoumé (*Aucoumea klaineana*) occupe une place particulière à la fois dans l'économie forestière gabonaise, où il représente près de 80 % des bois exploités, et dans la flore forestière gabonaise de par son écologie et sa chorologie. Sans entrer dans le détail, de nombreuses études ayant été consacrées à cette espèce (AUBRÉVILLE, 1948 ; BIRAUD, 1959 ; BRUNCK *et al.*, 1990 ; LEROY DEVAL, 1976 ; MAÎTRE *et al.*, 1982), il est bon de rappeler quelques-unes de ses caractéristiques écologiques particulières.

Le genre est dioïque et parmi les autres Burséracées présentes au Gabon (*Canarium*, *Dacryodes* et *Santiria*), *Aucoumea* est le seul dont le fruit est une drupe déhiscente dont les cinq valves en s'ouvrant libèrent cinq pyrènes ailées contenant chacune une graine. Le genre est donc anémochore, les graines d'un individu pouvant être ainsi dispersées sur plus de 200 m en l'absence d'obstacles. La graine ne possède pas de dormance et se trouve prête à germer dès son arrivée sur le sol ; la germination est parfois commencée avant même la dispersion des graines. Le pouvoir germinatif est de courte durée, le plus souvent inférieur à un mois, pouvant atteindre 2,5 mois dans des conditions extrêmement favorables. La fructification est annuelle, mais les quantités de



Carte 2. La région du Sud-Estuaire.
The Sud-Estuaire region.

graines produites sont très variables d'une année et d'un individu à l'autre. LEROY DEVAL (1976) annonce une bonne année de fructification tous les trois ans environ. En moyenne, un porte-graines peut donner annuellement entre 8 000 et 25 000 graines et ensemencer près de 0,25 ha.

Par ailleurs, l'Okoumé est un héliophile marqué : il... « est l'une des rares espèces arborées tropicales dont la dynamique a été favorisée par l'action de l'homme et, plus particulièrement, par l'agriculture itinérante. Il peut constituer des peuplements purs, fait exceptionnel pour la forêt dense humide réputée pour son hétérogénéité et sa diversité floris-

tique » (BRUNCK *et al.*, 1990). Il faut ajouter à ce gréganisme le comportement « social » de cette espèce. En effet, l'Okoumé n'est pas seulement une espèce héliophile grégaire, c'est aussi une espèce sociale, organisée en « cellules biologiques » composées d'un dominant et de quelques codominants ou dominés reliés entre eux par des anastomoses racinaires (LEROY DEVAL, 1973 et 1976). Il existe ainsi, au sein des peuplements équiennes, une hiérarchisation rapide débutée entre 9 et 12 ans et en place vers 15 ans (BRUNCK *et al.*, 1990 ; DUPUY, 1984 ; LEROY DEVAL, 1976 ; RIVIÈRE, 1992), avec apparition d'une strate dominante à croissance rapide et d'une strate dominée à croissance lente ou ralentie et qui dépend, pour sa survie à l'ombre des dominants, des anastomoses racinaires avec ces derniers.

L'arbre est de grande taille et atteint couramment une hauteur de 45 à 50 m pour un diamètre de 1 à 1,2 m. Les quelques données disponibles sur la durée de vie de l'Okoumé (LEROY DEVAL, 1976) montrent qu'un individu dominant âgé de cent ans présente encore une croissance radiale notable de 0,8 cm/an. On peut donc penser qu'un Okoumé dominant placé en conditions favorables peut vivre jusqu'à 150 ans, voire plus, ce qui est confirmé indirectement par l'existence d'individus de plus de 1,2 m de diamètre, sachant que la croissance radiale moyenne sur la vie de l'arbre est inférieure à 1 cm/an (cf. § Accroissements, p. 17).

L'Okoumé, qui présente ainsi des caractéristiques intermédiaires entre les espèces pionnières ou cicatricielles éphémères (MANGENOT, 1955) et les espèces cicatricielles durables (MANGENOT, 1955) ou nomades (VAN STEENIS, 1956), semble parfaitement adapté à la colonisation des fronts pionniers des interfaces forêts-savanes et à un maintien

sous la forme de pieds isolés dans la forêt reconstituée. L'apparition de peuplements denses d'Okoumés sur des terrains de culture abandonnés ou des savanes est d'ailleurs connue depuis fort longtemps (AUBREVILLE, 1948 ; BIRAUD, 1959 ; CAPDEVIELLE, 1949).

DISPOSITIF ET MESURES

Le dispositif d'étude des peuplements d'Okoumés comprend 34 parcelles permanentes de superficie, imposée par la taille effective des peuplements, comprise entre 0,38 et 1,5 ha. En 1990, l'âge de ces peuplements estimé par analyse de cernes (RIVIÈRE, 1992) s'échelonnait entre 1 et 55 ans. Ces valeurs sont tout à fait cohérentes avec l'origine de ces peuplements, pour la plupart issus de la colonisation de terrains de culture, et avec les observations de la couverture photographique aérienne de 1955, sur laquelle les parcelles actuellement en forêt étaient soit à l'état de savane, soit au stade perchis.

Dans les peuplements jeunes (moins de 10 ans), tous les individus dont la hauteur est supérieure à 1,3 m, sont identifiés, numérotés, mesurés en hauteur (jusqu'à 10 m) et/ou en circonférence (à partir de 10 cm). Dans les parcelles plus âgées, tous les arbres $C_{1,30} \geq 30$ cm sont identifiés botaniquement, positionnés géographiquement à l'intérieur de la parcelle, affectés à une strate (dominants, codominants, dominés), mesurés annuellement en circonférence, et ils reçoivent une note de forme.

L'ensemble du dispositif a été mis en place entre 1987 et 1990 (RIVIÈRE, 1992). Il représente environ 22 ha de parcelles permanentes et 14 000 individus étudiés, dont près de 10 000 Okoumés.

En décembre 1989, une éclaircie par dévitalisation des arbres sur pied a été conduite sur 13 parcelles,

les autres servant de témoins. Il s'agit d'une éclaircie sélective, par le haut, menée uniquement dans l'étage dominant au profit des Okoumés les plus beaux. Les premiers résultats ont été présentés dans un rapport intermédiaire (PAGET, LOFFEIER, 1994) et semblent montrer que l'éclaircie n'a pas eu d'effet quantifiable sur la croissance des dominants.

En décembre 1995, deux parcelles âgées de plus de 50 ans (un témoin, une éclaircie) ont été exploitées par une société d'exploitation forestière afin de pouvoir installer un dispositif d'étude de la régénération après exploitation (DELÈGUE, FUHR, 1995 ; EYL, 1996).

Pour les besoins de l'analyse, les parcelles ont été groupées par tranche d'âge en 1994 (annexe 1, p. 22) afin de disposer d'un nombre suffisant d'individus pour les divers calculs. Les individus ont été regroupés en Okoumés dominants, Okoumés dominés et divers (ou autres espèces). Il n'y a en effet pas assez de représentants de chaque espèce, hormis pour l'Okoumé, pour pouvoir effectuer des calculs valides par espèce ou pour les divers dominants et dominés. Dans le cas des parcelles jeunes, la hiérarchisation ne s'étant pas encore faite sentir, nous avons considéré que tous les individus appartenaient à la même classe sociale, en l'occurrence dominante pour les Okoumés et dominée pour les divers dont la croissance en hauteur est plus faible.

Succinctement, le dispositif d'étude des savanes (DELÈGUE, FUHR, 1996), dont l'analyse sera simplement abordée au niveau du recrutement, est constitué d'une série de transects formés de plusieurs bandes (2 à 6) de 10 m de large (perpendiculairement à la lisière) et de 15 m de long (longeant la lisière). Ces transects ont été mis en place dans quatre savanes (deux « plaines » d'origine paléoclimatique, deux savanes d'ori-

gine anthropique). Toutes les tiges ligneuses de hauteur supérieure à 30 cm sont identifiées et comptées annuellement, mesurées en hauteur et circonférence (si celle-ci dépasse 10 cm). Les semis d'Okoumés de hauteur inférieure à 30 cm sont simplement dénombrés.

RÉSULTATS ET COMMENTAIRES

CARACTÉRISTIQUES DES PEUPELEMENTS

□ Composition floristique

Si une centaine de taxons différents ont pu être identifiés sur le terrain (annexe 2, p. 23), moins d'une trentaine sont véritablement courants et constituent plus de 90 % des individus recensés (tableau I). L'Okoumé, avec 50 à 80 % des individus présents, est de très loin l'espèce la plus représentée, suivie par *Xylopia aethiopica* (5-10 %) et *Sacoglottis gabonensis* (2-5 %).

La lecture du tableau I montre l'existence d'un fonds floristique commun composé de 11 espèces généralement toujours présentes quel que soit l'âge du peuplement. A ce fonds floristique commun vient s'ajouter un groupe d'espèces pionnières plutôt caractéristique des parcelles jeunes (jusqu'à 20 ans environ) qui disparaît ensuite vers 30 ans au profit d'un groupe d'espèces plutôt sciaphiles, caractéristiques de la forêt « à Okoumé/Ozouga ». La période entre 20 et 30 ans se caractérise d'ailleurs par une diminution très nette de la diversité floristique, les pionnières ayant disparu et les caractéristiques de forêts plus « âgées » ne s'étant pas encore installées.

□ Caractéristiques dendrométriques

La surface terrière totale (fig. 1, tableau II, pp. 12 et 13) des peuple-

TABLEAU I
COMPOSITION FLORISTIQUE (% DU NOMBRE D'INDIVIDUS) EN FONCTION DE L'ÂGE

	Code	Age							
		5 ans	12 ans	25 ans	30 ans	40 ans	45 ans	50 ans	55 ans
Caractéristiques des parcelles jeunes									
<i>Dichostemma glaucescens</i>	71	9,3							
<i>Macaranga sp. cf. monandra</i>	82	3	0,3						
<i>Urophyllum callicarpoides</i>	89	1,5	1,1						
<i>Harungana madagascariensis</i>	51	6,1	0,1		0,1				
<i>Chrysobalanus icaco</i>	54	3,2	2,7	1,1	0,2	0,3			
<i>Barteria fistulosa</i>	77	6,1	0,5		0,1	0,1			0,1
Caractéristiques de parcelles plus âgées									
<i>Xylopia quintasii</i>	16				0,2	0,1	0,2	1,7	0,7
<i>Anthostema aubryanum</i>	30				0,3		2,3	4,3	5,3
<i>Erismadelphus exsul</i>	4	0,2			0,4	7,4	1,3	9,7	4,9
<i>Vitex pachyphylla</i>	15		1,7		0,1	0,4	0,7	0,6	0,4
<i>Picalima nitida</i>	20		0,1		0,1	0,8	0,7	1,2	0,3
<i>Rabdophyllum sp.</i>	39					0,5	0,2	0,3	1,3
<i>Coula edulis</i>	10					0,4	1,2	0,7	0,1
<i>Ctenolophon englerianus</i>	59					0,8		0,4	2,1
<i>Irvingia gabonensis</i>	27		0,3			0,3	0,2	0,3	2
Fonds floristique commun									
<i>Anthocleista nobilis</i>	11	1,6	0,4	0,2	0,1	0,4	0,2	0,4	0,3
<i>Bertiera racemosa</i>	29		0,2	1,1	0,8	0,2	0,5	0,1	0,3
<i>Dialium dinklagei</i>	14	0,3	0,2	0,2	0,4	0,2	1,9	0,4	0,3
<i>Klainedoxa gabonensis</i>	7	0,3	0,2		0,1	0,9	1,2	0,3	2,1
<i>Erythrophleum ivorense</i>	5	0,3	0,1	5	1,3	0,4	0,4	0,1	0,4
<i>Baphia sp. cf. laurifolia</i>	40	2,5	1,5		0,1	0,8		0,4	1,8
<i>Psychotria gabonica</i>	28	2	3,8	1	2,5	3,2	0,3	0,1	1
<i>Maprounea membranacea</i>	25	4,2	2,7	1,6	2	1,6	1,9	0,7	0,4
<i>Sacoglottis gabonensis</i>	2		5,2	2,8	2,3	2	5,3	5,4	4,2
<i>Xylopia aethiopica</i>	3	1,7	6,6	6,7	10,2	4,4	6,8	3,8	8
<i>Aucoumea klaineana</i>	1	49,2	69,6	80,3	77,6	69,9	67,2	63,6	58,8
TOTAL (%)		91,5	97,3	100	98,9	95,1	92,5	94,5	94,8
Nombre d'espèces		16	19	10	19	21	18	20	21

Note : ne sont indiqués que les taxons représentant au moins 0,1 % des individus dans au minimum l'un des âges ; le total n'est donc pas égal à 100 %.

ments augmente avec l'âge pour sembler se stabiliser vers 40 ans aux alentours de 45 m²/ha. La surface terrière des Okoumés dominants suit la même évolution et se stabilise vers 40 ans aux alentours de 30 m²/ha. Par ailleurs, pour les peuplements de 15 ans et plus, le rapport :

$G_{\text{Okoumés dominants}}/G_{\text{totale}}$ est quasi-

ment constant

($\bar{x} = 0,700$, $Cv = 7,5\%$, $n = 26$ parcelles). La surface terrière des Okoumés dominants représente donc environ 70 % de la surface terrière totale des peuplements, entre 15 et 55 ans ; les 30 % restants se partageant à peu près équitablement entre les Okoumés dominés et les autres espèces.

La densité totale (fig. 2, tableau II, pp. 12 et 13) diminue quand l'âge augmente, mais la variabilité entre parcelles est assez élevée. Les Okoumés dominants ont un comportement identique et leur nombre se stabilise vers 50 ans aux alentours de 100 tiges/ha

($\bar{x} = 105$ tiges/ha, $Cv = 11,0\%$, $n = 3$ parcelles).

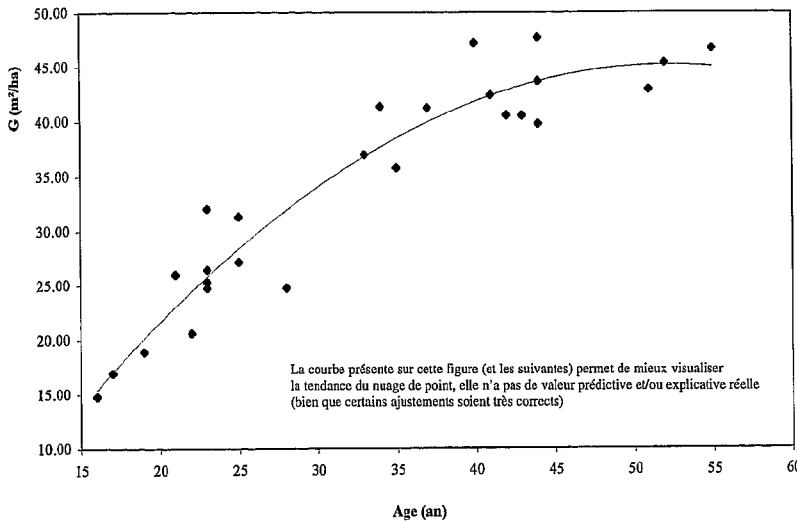


Figure 1. Evolution de la surface terrière en fonction de l'âge.
Evolution of basal area with age.

On note de plus une augmentation avec l'âge de la proportion d'essences autres que l'Okoumé (de 20 % avant 30 ans à 30 % après 35-40 ans), alors que la proportion d'Okoumés dominants décroît pour se stabiliser autour de 25-30 % de l'ensemble des tiges. Une analyse de variance sur les effectifs moyens par groupes d'âges montre cependant qu'il n'existe de différences véritablement significatives que chez les Okoumés dominants pour lesquels on peut distinguer les parcelles entre 20 et 30 ans :

(\bar{x} = 253 tiges/ha, C_v = 22,5 %, n = 12 parcelles) des parcelles de plus de 35 ans :
(\bar{x} = 137 tiges/ha, C_v = 24 %, n = 11 parcelles).

Un certain équilibre dendrométrique semble ainsi atteint vers 40-45 ans : $D_{totale} \approx 400-450$ tiges/ha dont 100 en Okoumés dominants ;

$G_{totale} \approx 45$ m²/ha dont 70 % représentés par les Okoumés dominants. Ces valeurs sont très similaires à celles proposées par LEROY DEVAL (1976) pour une plantation artificielle d'Okoumés.

Les parcelles les plus âgées du dispositif ont atteint cet équilibre et sont en voie de diversification par apparition d'un sous-étage plus abondant et plus varié n'attendant

que la mort des dominants pour se développer, ce qui paraît cohérent avec l'évolution de la composition floristique et la série de végétation proposée par WHITE (1995 b) pour la Lopé.

□ Effectifs, mortalité et recrutement

• Recrutement et phénomènes de colonisation

Les peuplements, objets de notre étude, sont quasiment équiennes car issus d'une régénération naturelle après abandon de terres cultivées. Il n'y a donc pas, contrairement à ce que l'on observe en forêt dense humide mélangée, de recrutement continu d'individus tant que le peuplement monospécifique installé n'atteint pas une phase de sénescence caractérisée par la mort des grands individus, créant des trouées dans lesquelles des espèces nouvelles ou présentes mais dominées vont pouvoir se développer.

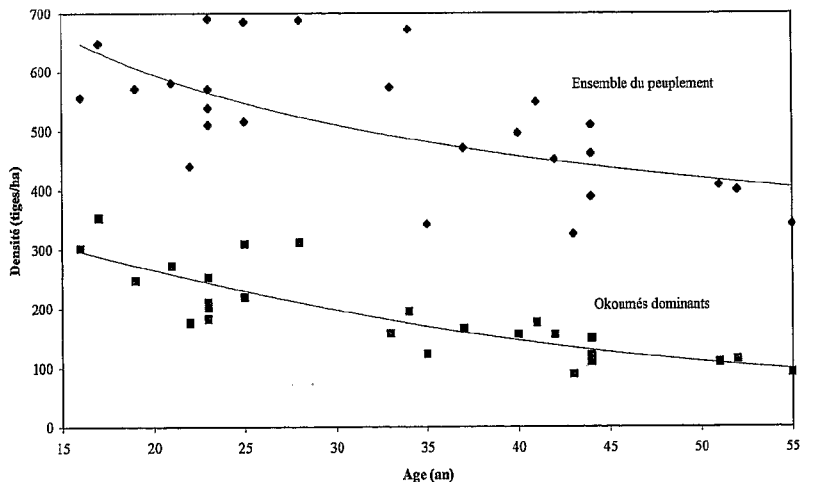


Figure 2. Evolution de la densité en fonction de l'âge.
Evolution of density with age.

TABLEAU II
CARACTÉRISTIQUES DENDROMÉTRIQUES DES PARCELLES
 G en m²/ha, N en tiges/ha

Groupes	Parcelles	Surface	Age*	Okoumés dominants		Okoumés dominés		Autres espèces		Ensemble du peuplement	
				G	N	G	N	G	N	G	N
GR20-25e	7	0,500	16	10,16	302	1,53	124	3,15	130	14,84	556
	8	0,500	17	11,77	354	2,11	186	3,07	108	16,95	648
	14	0,375	19	12,83	247	2,85	216	3,22	108	18,90	571
GR25-30e	6	0,500	21	19,38	272	4,03	204	2,57	104	25,98	580
	4	0,375	22	13,06	176	3,03	155	4,53	108	20,62	439
	5	1,000	23	15,12	182	4,04	206	5,62	121	24,78	509
	11	0,500	23	17,06	202	3,57	200	4,67	168	25,30	570
	12	0,563	23	21,54	252	6,10	312	4,37	127	32,01	691
	13	0,500	23	18,89	210	3,77	202	3,77	126	26,43	538
GR45-50e	9	0,500	41	29,23	176	7,01	188	6,12	184	42,36	548
	1	1,000	44	28,32	121	7,30	148	8,02	192	43,64	461
	2	1,000	44	33,58	149	9,85	212	4,24	148	47,67	509
	3	1,000	44	29,18	110	6,21	125	4,36	153	39,75	388
GR01-05t**	31	0,250	2	-	796	-	-	-	1 000	-	1 796
GR07-12t**	16	0,250	8	-	684	-	-	-	464	-	1 148
	17	0,250	8	-	928	-	-	-	164	-	1 092
	18	0,250	8	-	360	-	-	-	240	-	600
	19	0,250	8	-	648	-	-	-	76	-	724
GR25-30t	20	0,750	25	19,14	308	5,07	259	2,91	119	27,12	686
	28	1,500	25	23,12	219	4,85	217	3,31	79	31,28	515
	10	0,375	28	17,83	311	4,46	295	2,47	82	24,76	688
GR35-40t	32	1,000	33	22,51	158	5,79	180	8,65	235	36,95	573
	25	0,563	34	26,62	195	9,35	350	5,37	127	41,34	672
	29	0,750	35	26,47	123	4,52	135	4,74	84	35,73	342
	34	0,500	37	30,12	166	6,50	188	4,59	116	41,21	470
GR40-45t	24	1,188	40	34,37	156	8,05	206	4,76	134	47,18	496
	22	0,563	42	29,80	155	6,43	182	4,29	114	40,52	451
	15	0,563	43	28,02	89	3,56	45	8,91	191	40,49	325
GR50-60t	26	0,563	51	29,66	109	9,15	187	4,09	112	42,90	408
	21	1,000	52	31,46	114	4,45	116	9,47	169	45,38	399
	23	1,000	55	33,04	92	5,96	87	7,67	164	46,67	343

* Age : valeur en 1988 pour les parcelles éclaircies (GR...e) et en 1990 pour les parcelles-témoins (GR...t).

** Pour les parcelles jeunes, il s'agit du nombre de tiges de circonférence supérieure à 10 cm.

L'essentiel du peuplement se met effectivement en place entre un et deux ans après l'abandon des terrains défrichés (RIVIÈRE, 1992 ; LEROY DEVAL, 1976) sous réserve que la parcelle soit protégée des feux. Vers l'âge de 5 ans, le peuplement est totalement fermé et forme un couvert continu à 6-8 m de hauteur. Quelques individus s'installent encore jusqu'à 10 ans environ mais, dominés par les individus en place, il ne pourront atteindre, sauf accident, l'étage dominant. Une fois ce peuplement établi, on peut alors considérer que son évolution en termes d'effectif se fait uniquement sous l'effet de la mortalité et, plus tard vers 40-50 ans, par recrutement d'essences forestières scia-philes qui viendront « enrichir » le sous-bois et préparer l'apparition d'une forêt plus diversifiée.

L'évolution des effectifs de la parcelle 31 permet d'illustrer ces phénomènes dans le jeune âge. Cette parcelle est issue de la colonisation en 1990 d'un champ abandonné en 1989 derrière le village d'Oyane. A la mise en place, en 1991, elle avait donc un an et on pouvait y compter environ 1 800 individus/ha de plus de 40 cm de hauteur. Deux ans plus tard, en 1993, on dénombrait 4 400 individus/ha. En 1995, ce nombre était retombé à 4 300 individus/ha. Entre 1 et 3 ans, le « recrutement » (incluant les oublis de mesure, les nouveaux individus et ceux ayant atteint la taille minimale de mesure) a donc été de l'ordre de 2 600 tiges/ha, contre une « perte » de 100 tiges entre 3 et 5 ans. Les chiffres précédents sont, bien sûr, approximatifs car il est très difficile de réaliser des comptages totalement fiables sur ces jeunes régénérations. Ils montrent bien, cependant, que l'essentiel du peuplement s'est mis en place entre 0 et 3 ans et que l'évolution subséquente est surtout le fait de la mortalité naturelle.

Le cas des colonisations de véritables savanes (qui ont été ou non des zones cultivées mais sont, depuis des dizaines d'années, maintenues à l'état de savane par le passage des feux) est plus complexe et constitue le second sujet d'étude du dispositif d'Oyane. Les résultats ne sont encore que temporaires, mais nous pouvons déjà considérer comme acquis que (KING, 1991 ; PAGET, 1995 ; DÉLEGUE, FUHR, 1996) :

- la colonisation des savanes ne s'est faite de façon notable, sur la durée des observations (6 ans), que dans les zones protégées des feux ;
- les trois espèces ligneuses colonisatrices les plus fréquentes sont l'Okoumé (20 à 60 % des individus recensés), l'Ozouga (5 à 25 %) et l'Okala (5 à 25 %) ;
- la croissance des ligneux est favorisée par l'existence d'une couverture herbacée haute (ombrage latéral et signe d'un meilleur bilan hydrique), caractéristique de petites savanes d'origine anthropique ;

- après 6 ans de protection, les « petites » savanes d'origine anthropique portent une abondante couverture ligneuse jusqu'à 50 m des lisières et sont presque totalement refermées alors que les grandes plaines ne présentent une densité notable de ligneux que sur une bande de 10 m à partir de la lisière (fig. 3).

Le processus de colonisation semble donc nettement plus long dans les plaines et savanes que dans le cas d'un terrain de culture abandonné récemment et protégé des feux. On peut, en toute première approximation, avancer qu'il faut une dizaine d'années de protection pour coloniser 50 m d'une « petite » savane mésique d'origine anthropique et 10 m d'une savane xérique (plaine) ancienne d'origine paléoclimatique. En l'absence de protection, il est probable qu'il y aurait encore colonisation, mais beaucoup plus lente, dans le cas de la savane incluse et aucun changement dans le cas des grandes plaines.

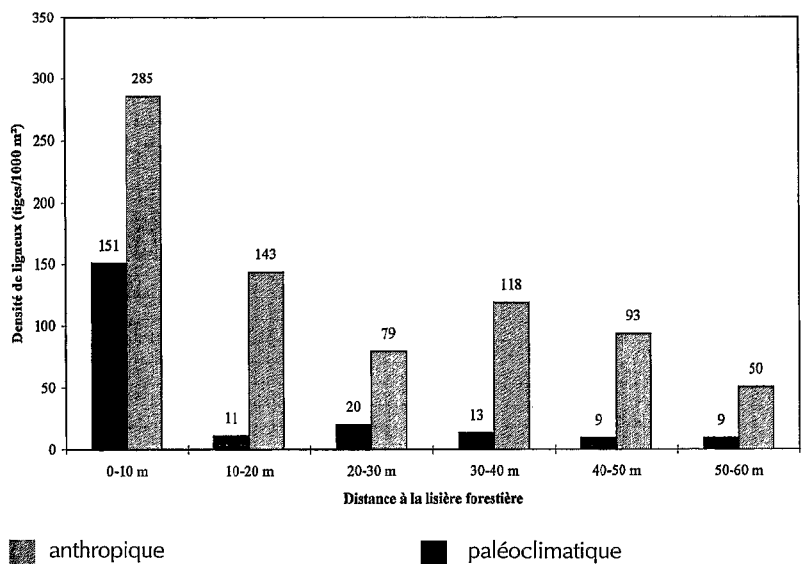


Figure 3. Colonisation des savanes par les ligneux.
Colonization of savannas by woody plants.



• Mortalité

Elle est l'un des facteurs prépondérants de la dynamique de ces peuplements. Il s'agit essentiellement d'un phénomène discontinu, variable en fonction des années, des espèces, des individus, etc. nécessitant de nombreuses mesures. A l'heure actuelle, sur le dispositif d'Oyane, nous disposons d'un suivi fiable de la mortalité pour l'ensemble des parcelles à compter de 1990 ; quelques parcelles sont suivies depuis 1988, mais toutes n'étaient pas délimitées à cette date (tableau III, p. 16).

Pour l'ensemble des espèces, comme pour l'Okoumé, la mortalité exprimée en nombre de tiges semble très liée avec l'âge du peuplement. Très forte dans les très jeunes parcelles > 100 tiges/ha/an), qui sont aussi les plus denses, elle diminue rapidement (fig. 4) pour se stabiliser entre 5 et 15 tiges/ha/an après 30 ans ; valeur similaire à celle obtenue vers 15 ans dans des plantations à l'origine beaucoup moins denses (MAÏTRE *et al.*, 1982). La proportion d'Okoumés parmi les arbres morts est très variable (entre 19 et 96 %) et ne semble dépendre ni de la proportion d'Okoumés dans le peuplement, ni de l'importance de la mortalité totale.

On note, de plus, des variations interannuelles importantes et brutales de la mortalité, pas toujours explicables et souvent plus accentuées pour les parcelles jeunes. Ainsi le pic enregistré en 1991 pour l'ensemble des parcelles éclaircies est-il dû à une violente tornade (avril 91) qui a occasionné beaucoup de dégâts dans des peuplements déjà fragilisés par l'éclaircie (RIVIÈRE, 1992). On notera, d'ailleurs, que les peuplements éclaircis présentent une mortalité généralement plus forte à âge identique que les témoins. Les parcelles-témoins les plus

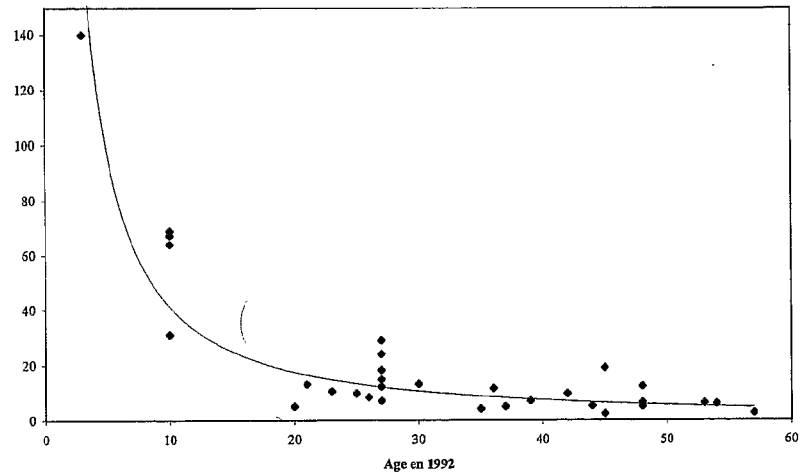


Figure 4. Evolution de la mortalité en fonction de l'âge.
Evolution of mortality with age.

âgées (plus de 50 ans) montrent la plus faible variation de mortalité ; elles paraissent plus stables et moins sensibles aux agressions extérieures.

Pour les très jeunes parcelles, la mortalité est essentiellement causée par les éléphants, nombreux dans la zone, qui peuvent détruire annuellement (photo, p. 17) près de 20 % du peuplement (RIVIÈRE, 1992). Elle est totalement imprévisible et varie fortement dans le temps et l'espace car liée aux mouvements des animaux pour trouver leur nourriture. On notera, par ailleurs, le nombre important (10 à 30 %) d'individus vivants mais cassés, une ou plusieurs fois, dont la croissance est fortement ralentie. Les éléphants semblent donc bien être les principaux agents de réduction de la densité du peuplement entre 1 et 15 ans.

Dans les groupes de parcelles-témoins de plus de 25 ans (GR25-30t, GR35-40t, GR40-45t, GR50-60t), la mortalité représente, respectivement, une perte annuelle en surface terrière par rapport à la valeur en 1990 de 1,5 %, 0,4 %, 0,7 % et 0,4 % et une perte annuelle en ef-

fectif de 2,3 %, 1,3 %, 1,7 % et 1,4 %. Si l'on rapproche ces valeurs de celles publiées dans la littérature (CROW, 1980 ; DUPUY *et al.*, 1993 ; DURRIEU DE MADRON, 1993 ; HLADIK, 1982 ; NICHOLSON, 1965 ; WYATT-SMITH, 1966), on constate que la perte en effectif est très comparable, entre 1 % pour des forêts « en équilibre » et 2,5 % pour des parcelles en régénération. Par contre, les pertes en surface terrière paraissent plus élevées (1 à 2 %) que dans le cas d'Oyane.

L'étude de la mortalité en fonction de la circonférence et par groupes d'âges, pour l'ensemble du peuplement (fig. 5, p. 17) et pour l'Okoumé, montre que la plupart des morts (90 % environ) appartiennent à la strate dominée ($C_{1,30} < 0,9$ m) et que la mortalité diminue régulièrement jusqu'à 1,5 m de circonférence ; par groupes d'âges, la constatation est la même car la mortalité dans les petites circonférences est nettement supérieure à celle dans les grosses circonférences : 12,5 % à 15,8 % des Okoumés de $C_{1,30} < 0,6$ m contre 0,5 à 2,7 % des Okou-

TABLEAU III
MORTALITÉ NATURELLE ENTRE 1990 ET 1994

Parcelle	Surface	Age 92	Individus morts (toutes essences) à l'hectare							Okoumés	
			1990	1991	1992	1993	1994	Total	M90-94	% OK	N-OK
7	0,500	20	4	18	2	0	2	26	5,2	0,46	12
8	0,500	21	14	32	14	4	2	74	13,2	0,73	54
14	0,375	23	21	19	8	3	3	56	10,7	0,90	51
6	0,500	25	6	14	26	4	0	50	10,0	0,80	40
4	0,375	26	11	16	8	3	5	43	8,5	0,75	32
5	1,000	27	7	29	14	5	7	62	12,4	0,73	45
11	0,500	27	30	76	28	12	0	146	29,2	0,74	108
12	0,563	27	50	37	7	18	9	121	24,2	0,85	103
13	0,500	27	10	40	12	14	16	92	18,4	0,74	68
9	0,500	45	6	34	24	24	8	106	19,2	0,43	46
1	1,000	48	2	8	7	8	8	47	6,6	0,53	25
2	1,000	48	3	33	11	7	8	69	12,4	0,77	53
3	1,000	48	2	5	5	7	7	28	5,2	0,75	21
Total parcelles éclaircies			166	361	166	108	75	919			658
31	0,250	3			20	240	160	420	140,0	0,28	116
16*	0,250	10	24	144	52		124	344	68,8	0,65	224
17*	0,250	10	20	164	64		88	336	67,2	0,87	292
18*	0,250	10	40	16	32		68	156	31,2	0,79	124
19*	0,250	10	116	56	36		112	320	64,0	0,89	284
20	0,750	27	4	11	7	5	9	36	7,2	0,74	27
28	1,500	27	7	7	39	9	13	75	14,9	0,78	58
10	0,375	30	13	21	19	3	11	72	13,3	0,96	69
32	1,000	35		2	5	7	3	17	4,3	0,41	7
25	0,563	36	11	14	7	20	7	71	11,7	0,60	43
29	0,750	37	1	7	3	7	8	25	5,1	0,63	16
34	0,500	39	8	8	8	8	4	40	7,2	0,75	30
24	1,188	42	5	20	12	6	6	51	9,8	0,48	24
22	0,563	44	4	5	9	5	4	32	5,3	0,39	12
15	0,563	45	2	2	4	4	2	20	2,5	0,36	7
26	0,563	53	2	9	5	7	9	36	6,4	0,65	23
21	1,000	54	9	7	7	2	6	31	6,2	0,42	13
23	1,000	57	3	3	0	4	4	21	2,8	0,19	4
Total parcelles-témoins			269	496	328	326	637	2 102			1 374
Total toutes parcelles			435	857	494	434	712	3 021			2 031

M90-94 = mortalité moyenne entre 1990 et 1994.

% OK = proportion d'Okoumés parmi les morts.

N-OK = nombre d'Okoumés morts.

* Pour les parcelles 16, 17, 18 et 19, la mortalité en 1994 intègre aussi les morts de 1993 (année sans mesures).



Dégâts d'éléphant sur un jeune Okoumé dans une savane anthropique en voie de colonisation (savane Koskos).
Elephant damage on a young Okoumé tree in an anthropic savanna in the process of being colonized (Koskos savanna).

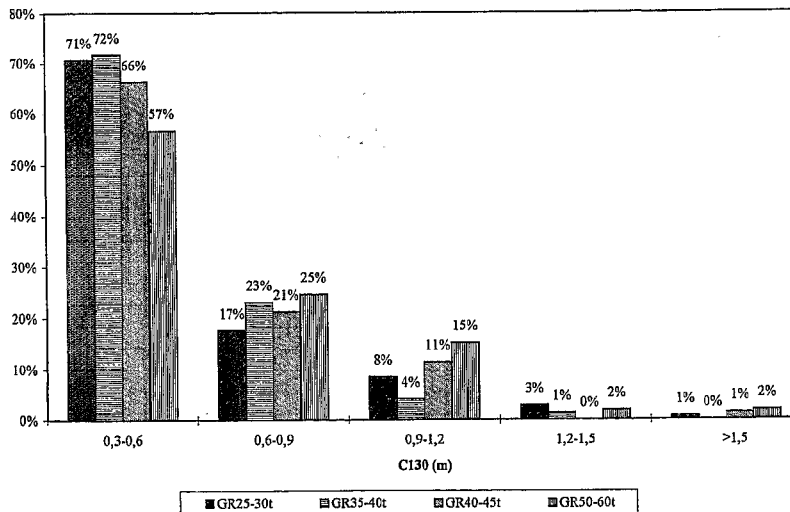


Figure 5. Répartition des morts en fonction de la circonférence.
Distribution of dead trees based on circumference.

més $C_{1,30} > 1,5$ m sont morts entre 1990 et 1994.

Au-delà de 1,5 m de circonférence, il peut encore y avoir des morts, mais le phénomène paraît, pour

l'instant, lié à des conditions particulières, localisées dans le temps et l'espace (arbre foudroyé, déraciné). Ainsi sur l'ensemble du peuplement témoin de plus de 25 ans, trois indi-

vidus de plus de 60 cm de diamètre sont morts entre 1990 et 1994 sur un total de 344 morts, ce qui représente environ 1 % des morts et 0,006 % de l'ensemble des tiges. Il s'agit donc d'un phénomène, pour l'instant, assez rare ; en effet, on ne note, sur les parcelles les plus âgées (60 ans), aucune mortalité « massive » de grands individus liée à une sénescence, ce qui n'est pas véritablement surprenant compte tenu de la durée de vie présumée des Okoumés dominants.

□ Accroissements

• En surface terrière

L'accroissement de la surface terrière du peuplement (tableau IV, p. 18) est essentiellement le fait des Okoumés dominés et les autres espèces représentant généralement moins de 10 % de cet accroissement.

Dans tous les cas, la croissance de la population d'Okoumés dominés est quasi nulle (moins de $0,1 \text{ m}^2/\text{ha}/\text{an}$) ; il n'y a donc pas concurrence entre la strate dominée et dominante. Une fois la hiérarchisation du peuplement effectuée, la strate dominée n'exerce donc plus aucune compétition avec la strate dominante. L'existence de liaisons racinaires entre les Okoumés dominants et dominés, entraînant une organisation du peuplement en cellules biologiques (LEROY DEVAL, 1973), est probablement la cause principale de cette absence de compétition.

Il peut, par contre, y avoir compétition interspécifique dans la strate dominante, bien que le phénomène paraisse rare sur le dispositif. La parcelle 32, par exemple, est une exception notable avec un accroissement de la surface terrière des bois divers représentant près de 30 % de l'accroissement total. Cette parcelle est floristiquement différente des parcelles de la même classe

TABLEAU IV
ACCROISSEMENT EN SURFACE TERRIÈRE ENTRE 1988 et 1994

Parcelle	Okoumés		Divers	Total	
	dominants	dominés			
	(m ² /ha/an)	% du total			
10	1,36	91	0,04	0,09	1,48
20	1,17	91	0,05	0,07	1,29
28	1,02	94	0,04	0,02	1,08
25	1,06	103	0,04	-0,07	1,03
29	0,93	97	0,04	-0,01	0,96
32	0,70	64	0,03	0,36	1,09
34	1,09	104	-0,04	0,00	1,05
15	0,93	91	0,04	0,05	1,03
22	1,13	91	0,10	0,02	1,24
24	1,02	106	0,02	-0,08	0,96
21	0,72	113	-0,04	-0,11	0,58
23	0,80	115	0,02	-0,13	0,70
26	0,76	90	0,01	0,08	0,84

d'âge - 40 ans - et se caractérise par une proportion relativement faible d'Okoumés (58,9 %) et une forte proportion d'Angoa (17,4 %) en compétition avec les Okoumés pour l'accès à l'étage dominant.

• **En diamètre (ou circonférence)**

L'accroissement en surface terrière donne une idée de la croissance du peuplement, mais ne donne pas d'indication quant à la croissance individuelle dont la connaissance est essentielle pour mettre en place un système de gestion durable. Nous avons donc calculé les accroissements courants moyens (ACm) sur la période 1989-1994 par groupes d'âges et par classes de diamètres (seules les catégories comprenant plus de 20 individus ont été utilisées pour le calcul).

Pour les Okoumés dominants (tableau V), l'ACm est plus élevé pour

les populations jeunes : 1,4 cm/an entre 7 et 12 ans contre 1,1 cm/an entre 25 et 30 ans et 0,7 cm/an après 50 ans. L'ACm augmente aussi avec le diamètre initial (celui de 1989 en l'occurrence), avec un possible ralentissement vers 80 cm de diamètre pour les individus de 55 ans et plus.

Les Okoumés dominés et les divers montrent une croissance diamétra-

Diamètre moyen	P.D.F.G. (1979a)	P.D.F.G. (1979b)	RIVIÈRE	Tableau V
d'un individu de 30 ans	35 cm	39 cm	30 à 45 cm	38 cm
d'un individu de 45 ans	-	52 cm	45 à 55 cm	52 cm

le nettement plus faible, entre 0,1 et 0,25 cm/an pour les individus de plus de 35 ans. L'âge paraît en-

core un facteur important : entre 25 et 30 ans, la croissance des dominés, pour une même classe de diamètre, est de 1,5 à 2 fois supérieure à celle observée entre 35 et 45 ans. On note, par ailleurs, un net tassement de la croissance au-delà de 30 ans ; celle-ci semble se stabiliser entre 0,15 et 0,25 cm/an, quelle que soit la classe de diamètre considérée.

Considérant uniquement les Okoumés et les accroissements courants moyens entre 1989 et 1994 par groupes d'âges (tableau V), il est possible de reconstituer l'accroissement courant et la croissance en diamètre d'un individu théorique moyen en rapport à l'âge. En fonction des données disponibles, l'âge moyen prévisible d'un individu dominant de diamètre 70 cm (diamètre minimal exploitable) serait de 74 ans mais il faudrait attendre jusqu'à 150 ans au moins pour qu'il atteigne 1 m ! Quant aux dominés, leur croissance est quasiment bloquée autour de 40 cm.

Ces résultats sont très proches de ceux obtenus par comptage de cernes par le P.D.F.G. (1979 a et b) et RIVIÈRE (1992), ce qui confirme la validité et l'intérêt des comptages de cernes effectués sur les dominants. En nous limitant aux parties exactes des courbes, 30 ans pour le P.D.F.G. et 45 ans pour RIVIÈRE*, et en comparant avec les données du tableau V, on obtient :

* La valeur la plus faible correspond aux peuplements denses sur plateaux (stations les moins fertiles), la plus forte aux peuplements peu denses de bas de pente.

TABLEAU V
ACCROISSEMENT COURANT MOYEN (CM/AN) SUR LE DIAMÈTRE ENTRE 1989 ET 1994

Diamètre		Okoumés dominants					
Classes	Limites (cm)	GR07-12t	GR20-25e	GR25-30t	GR35-40t	GR40-45t	GR50-60t
0	< 10	1,31 (225)					
1	10-20	1,97 (49)	1,26 (87)	0,92 (68)			
2	20-30		1,56 (121)	1,02 (245)	0,54 (33)		
3	30-40		1,34 (29)	1,27 (176)	0,76 (89)	0,47 (49)	0,56 (20)
4	40-50			1,28 (37)	0,85 (71)	0,65 (108)	0,54 (59)
5	50-60				1,12 (27)	0,91 (89)	0,68 (50)
6	60-70				1,25 (20)	1,10 (46)	0,95 (49)
7	70-80						0,78 (33)
Ensemble		1,43	1,42	1,11	0,84	0,77	0,71
Diamètre		Okoumés dominés					
Classes	Limites (cm)	GR07-12t	GR20-25e	GR25-30t	GR35-40t	GR40-45t	GR50-60t
0	< 10		0,53 (20)	0,17 (39)			
1	10-20		0,62 (168)	0,26 (448)	0,13 (222)	0,15 (164)	0,10 (98)
2	20-30			0,45 (126)	0,25 (102)	0,23 (124)	0,13 (103)
3	30-40				0,14 (24)	0,24 (45)	0,17 (45)
4	40-50						
Ensemble			0,61	0,29	0,17	0,19	0,13
Diamètre		Autres espèces					
Classes	Limites (cm)	GR07-12t	GR20-25e	GR25-30t	GR35-40t	GR40-45t	GR50-60t
0	< 10	0,81 (216)					
1	10-20	0,67 (48)	0,77 (61)	0,33 (129)	0,19 (90)	0,17 (171)	0,19 (184)
2	20-30			0,38 (37)	0,13 (50)	0,23 (75)	0,19 (75)
3	30-40					0,23 (24)	0,26 (28)
4	40-50						
Ensemble		0,78	0,77	0,34	0,17	0,19	0,20

Les valeurs entre parenthèses indiquent le nombre d'individus utilisés pour le calcul.

On gardera cependant à l'esprit que ces estimations sont valables uniquement pour des peuplements reconstitués à partir de terrains de culture abandonnés rapidement et colonisés par l'Okoumé, qui n'a pas de véritable compétiteur dans le Sud-Estuaire (rareté du Parasolier,

Musanga cecropioides). Comme nous l'avons vu plus haut, les processus de recolonisation dans les savanes peuvent être beaucoup plus longs (plusieurs dizaines d'années parfois) en fonction de l'origine de la savane, de sa position dans la forêt, de la fréquence des feux, etc.

Il faudra donc ajouter aux durées indiquées par les courbes de croissance et d'accroissement, une durée inconnue mais probablement supérieure à 10 ans, correspondant à la période de colonisation de la savane et d'établissement du peuplement.

DISCUSSION : COMPARAISON AVEC LE SITE DE LA LOPÉ

A l'aide de parcelles permanentes d'âge connu suivies pendant plusieurs années (1987 à 1994), nous avons vu que la colonisation des savanes de la zone côtière par la forêt était indiscutable mais ne pouvait s'effectuer à des vitesses appréciables qu'en l'absence de feux. Nous avons aussi montré que ces peuplements colonisateurs possédaient une dynamique élevée (forte croissance, mortalité importante et fonction de l'âge) et qu'il fallait, en l'absence de toute intervention sylvicole, attendre 70 à 80 ans pour obtenir, à partir d'un défrichement, une forêt équienne exploitable constituée à 90 % d'Okoumés dans l'étage dominant. Ce type de peuplement dominé par l'Okoumé et de mosaïques de forêt-savane se retrouvant à plusieurs centaines de kilomètres à l'intérieur des terres, sur le site de la composante Gabon du projet ECOFAC, il paraissait intéressant de tenter une comparaison entre les deux à la lumière des résultats disponibles.

Dans la réserve de la Lopé (carte 1) WHITE (1995 b) décrit des peuplements, riches en Okoumé et Ozouga, très similaires à ceux trouvés dans la région du Sud-Estuaire. Il considère que ces peuplements sont le résultat de la colonisation de savanes d'origine paléoclimatique, déjà développées il y a 6 000 à 7 000 ans, maintenues en l'état par les feux. Ces savanes ont très probablement été colonisées à la faveur d'un épisode climatique favorable associé à une disparition quasi totale des activités humaines, donc des feux, entre le VI^e et le XIII^e siècle (OSLISLY *et al.*, 1996).

Sous des conditions climatiques fa-

vorables, lorsque les feux cessent, on assiste ainsi à une recolonisation des savanes par la forêt avec la série de végétation suivante (WHITE, 1995 b ; WHITE *et al.*, 1996) :

- **Savane** : formation essentiellement herbeuse avec quelques arbustes résistants aux feux : *Crossopteryx febrifuga*, *Nauclea latifolia*. $G_{totale} \approx 1-1,5 \text{ m}^2/\text{ha}$. Ces savanes semblent plus proches des savanes mésiques du Sud-Estuaire à strate graminéenne dominée par des Andropogonées (*Andropogon fastigiatum*, *Hyparrhenia diplandra*) et *Imperata cylindrica* que des « plaines » dominées par *Pobeguinia arrecta* et totalement dépourvues de ligneux.

- **Forêt pionnière** : formation mixte ligno-herbacée ; la strate ligneuse est dominée par *Psidium guineense*, *Aucoumea klaineana*, *Uapaca guineensis*, *Psychotria vogeliana*, *Barteria fistulosa*, *Lophira alata*, etc. $G_{totale} \approx 8-9 \text{ m}^2/\text{ha}$. Ce stade durerait au moins 50 ans avant fermeture du couvert et jusqu'à 100 ans pour passer au stade suivant de la :

- **Forêt monodominante** : formation forestière fermée dominée par *Aucoumea klaineana*, *Lophira alata*, *Sacoglottis gabonensis*, *Cola lizae*, *Barteria fistulosa*, *Xylopia spp.*, etc. $G_{totale} \approx 35 \text{ m}^2/\text{ha}$. Après une centaine d'années, cette formation équienne fermée serait affectée par des phénomènes massifs de chablis liés à la sénescence simultanée de l'ensemble de la strate dominante. Les importantes ouvertures provoquées dans le couvert, colonisées par les Marantacées, donneraient alors naissance à la :

- **Forêt de Marantacées** : formation forestière très similaire à la précédente mais présentant un tapis herbacé dense à base de Marantacées (en particulier *Haumania liebrechtsiana*) et de Zingibéracées. $G_{totale} \approx 55 \text{ m}^2/\text{ha}$. La transition vers

le stade suivant durerait environ 200 ans, pour aboutir à la :

- **Forêt mélangée de Marantacées**, se distinguant de la précédente par une plus grande diversité floristique et la perte de prépondérance des trois espèces qui dominaient les stades précédents : Okoumé, Ozouga et *Lophira alata*. $G_{totale} \approx 40 \text{ m}^2/\text{ha}$. L'évolution vers des types de forêts « anciennes » dominés par des Césalpiniacées prendrait entre 300 et 500 ans.

Dans le cas de la zone littorale, en partant d'une savane mésique d'origine anthropique, les observations permettent d'envisager la série suivante :

- **Savane** (en voie de colonisation) : formation herbeuse à strate ligneuse clairsemée, dominée par *Aucoumea klaineana*, *Sacoglottis gabonensis*, *Xylopia aethiopica*, *Harungana madagascariensis*, *Maprounea membranacea*, etc. Une savane de ce type est « refermée » à la vitesse d'environ 50 m en 10 ans, le stade suivant est un :

- « **Gaulis** » de hauteur 10-15 m essentiellement composé d'Okoumés et d'espèces colonisatrices. $G_{totale} \approx 15-20 \text{ m}^2/\text{ha}$. Après 20-25 ans, les pionnières peu longévives (*Macaranga spp.*, *Harungana madagascariensis*, *Barteria fistulosa*) vont disparaître et nous allons trouver une :

- **Jeune futaie** d'Okoumés de hauteur dominante 25 à 35 m, qui se caractérise par sa pauvreté floristique et correspond sensiblement aux formes les plus âgées de la « forêt pionnière ». $G_{totale} \approx 25-30 \text{ m}^2/\text{ha}$. Cette jeune futaie va évoluer pour atteindre vers 40-45 ans le stade d'une :

- **Futaie à étage dominant** très largement dominé par l'Okoumé dont les individus atteignent couramment plus de 45 m. $G_{totale} \approx 40-45 \text{ m}^2/\text{ha}$. Jusqu'à 60 ans (âge connu de nos plus anciens peuplements), cette fu-



taie va évoluer doucement par enrichissement du sous-étage en essences diverses caractéristiques d'une forêt plus âgée. Cette période entre 40-60 ans (ou plus) correspond assez bien avec la « forêt monodominante » de WHITE. Par la suite, on peut envisager un passage progressif vers la « forêt mature » (CHRISTY *et al.*, 1991).

Nous retrouvons donc à Oyane sensiblement les mêmes stades qu'à la Lopé, au moins jusqu'à la forêt monodominante. Le rythme de l'évolution depuis la savane vers la forêt monodominante est cependant beaucoup plus rapide à Oyane, 50 ans environ contre 100 ans pour la Lopé. Par ailleurs, il ne semble pas exister de forêts à Marantacées dans la région d'Oyane, parce que les peuplements actuels sont trop jeunes ou que la pauvreté du substratum ne permet pas l'apparition de ce stade de la série.

On peut donc raisonnablement estimer, à partir des travaux de la Lopé et d'Oyane, que l'ensemble des forêts dominées par l'une ou l'autre ou un mélange des trois espèces suivantes : *Aucoumea klaineana*, *Sacoglottis gabonensis* et *Lophira alata* sont issues d'une colonisation de savanes à la faveur de conditions climatiques favorables et de la réduction de la fréquence des feux. La série de végétation proposée paraît cohérente avec l'ensemble des données disponibles. Toutefois, le problème du stade de la forêt à Marantacées reste entier : il pourrait n'être, en fait, qu'un terme régressif de la série, provoqué par le passage d'un feu dans la forêt monodominante. En Côte-d'Ivoire (BERTAULT, 1992) et en Centrafrique (NASI, observations personnelles), l'existence d'une strate importante de Marantacée dans certaines forêts en conditions écologiques limites et bordées de savanes, est très étroitement liée aux grands incendies de 1983. Il ne peut donc être exclu que l'existence

d'une bande de forêt à Marantacées située entre des forêts monodominantes et des forêts plus « âgées » ne soit due à la pénétration du feu depuis la savane suivie d'une nouvelle phase d'avancée de la forêt.

CONCLUSION

La mesure et le suivi annuel, entre 1987 et 1994, de 34 parcelles établies dans des peuplements d'Okoumés de la zone côtière du Gabon permet de préciser la dynamique de ces formations végétales pauci-spécifiques à Okoumé et Ozouga. Ces peuplements sont issus de colonisation à des vitesses variables de savanes ou de défrichement culturaux en l'absence de feux. Leur composition floristique varie avec l'âge mais toutes présentent un fonds floristique commun d'une dizaine d'espèces qui constitue plus de 90 % des individus recensés. La surface terrière augmente et la densité diminue avec l'âge pour se stabiliser autour de valeurs « limites » vers 40-45 ans. La mortalité, très forte dans les jeunes parcelles, diminue avec l'âge. Elle affecte essentiellement les tiges de faible diamètre appartenant à l'étage dominé. La mort de dominants âgés constitue un phénomène rare (1 % des morts et 0,006 % de l'ensemble des tiges) même pour des parcelles âgées de 60 ans. Les mesures d'accroissement en circonférence et surface terrière montrent que l'essentiel de la croissance est le fait du peuplement d'Okoumés dominants et qu'il faut environ 75 ans pour produire un Okoumé « moyen » exploitable de 70 cm de diamètre dans les conditions de la zone côtière.

Ces forêts à Ozouga, Okoumé et Azobé revêtent une grande importance, sur le plan écologique, car elles abritent de fortes concentrations de grands mammifères (éléphants, gorilles, chimpanzés) et sur

le plan économique car la densité d'espèces commerciales (Okoumé et/ou Azobé) est nettement plus élevée que dans les autres types de forêts exploitées. Il est donc primordial de s'attacher à répondre aux questions encore en suspens :

- Quel sera l'impact à long terme de l'exploitation forestière de l'Okoumé et de l'Azobé et les peuplements seront-ils reconstitués ?
- Quel type d'exploitation forestière faut-il préconiser dans ce type de forêts pour considérer qu'une gestion « raisonnablement » durable y est appliquée ?
- D'où viennent les Okoumés ou Azobés que l'on trouve dispersés dans la forêt, en dehors des zones de forêts à Ozouga ? Sont-ils des « reliques » de termes antérieurs de la série de végétation ou bien se sont-ils développés à la faveur d'une sylvigénèse plus classique à base de chablis ?
- Quels sont les véritables temps de passage d'un stade à l'autre de la série de végétation depuis la savane herbeuse ou arbustive jusqu'à la forêt ? Quels sont les facteurs écologiques déterminants ? La forêt à Marantacées, qui contient la plus forte densité enregistrée de grands mammifères, est-elle un terme normal de la série ou bien un terme régressif, résultat du passage du feu ?
- En zone côtière au Gabon, la forêt à Okoumé/Ozouga est-elle le terme final de la série ou bien peut-il y avoir évolution vers une forêt de type plus ancien ?

Les réponses à ces questions ne pourront être obtenues qu'en poursuivant les recherches menées à Oyane (Aménagement forestier en zone de savanes côtières au Gabon) et à la Lopé (Composante ECOFAC Gabon) et qu'en les comparant avec les études menées dans la forêt à Ozouga/Azobé du Sud-Ouest Cameroun. □

Remerciements : Nous sommes redevables pour ce travail au personnel de la Direction Générale des Eaux et Forêts du Gabon et à celui de la Coopération Française, qui ont participé aux travaux et au suivi du projet « Savanes côtières », permettant son existence et sa survie jusqu'à ce jour. Si nous ne

pouvons citer ici tous les noms, ce dont nous nous excusons, nous ferons une exception pour G. DUFOULON, Conseiller du Directeur Général des Eaux et Forêts, sans qui ce projet n'aurait probablement pas vu le jour et sans qui la « case » d'Oyane aurait disparu il y a bien longtemps.

► Robert NASI
 Coordonateur régional Projet FORAFRI
 CIRAD-Forêt/CIFOR
 B.P. 643
 LIBREVILLE
 Gabon

Crédit photos : FUHR/DELÈGUE

ANNEXE 1																		
CARACTÉRISTIQUES ET GROUPEMENTS DES PARCELLES D'ÉTUDE																		
Groupes	Parcelles	Surface	Age en												Remarques			
			1987	1988	1989	1990	1991	1992	1993	1994	1995	1996	1997	1998				
GR20-25e	7	0,500	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	éclaircie			
	8	0,500	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27		éclaircie		
	14	0,375	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29			éclaircie	
GR25-30e	6	0,500	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	éclaircie			
	4	0,375	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32		éclaircie		
	5	1,000	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33			éclaircie	
	11	0,500	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33				éclaircie
	12	0,563	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33				
13	0,500	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	éclaircie				
GR45-50e	9	0,500	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50		51	éclaircie		
	1	1,000	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	éclaircie			
	2	1,000	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54			éclaircie	
	3	1,000	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54				éclaircie, exploitée commercialement
GR01-05f	31	0,250				1	2	3	4	5	6	7	8	9				
GR07-12f	16	0,250		6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16				
	17	0,250		6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16				
	18	0,250		6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16				
	19	0,250		6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16				
	30	0,750		6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16				
33	0,563				8	9	10	11	12	13	14	15	16					
GR25-30f	20	0,750		23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33				
	28	1,500		23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33				
	10	0,375	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36				
GR35-40f	32	1,000				33	34	35	36	37	38	39	40	41	exploitée pour analyse de tiges			
	25	0,563		32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42				
	27	1,000		33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43				
	29	0,750		33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43				
3	0,500		35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45					
GR40-45f	24	1,188		38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48				
	22	0,563		40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50				
	15	0,563		41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51				
GR50-60f	26	0,563		49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	exploitée commercialement			
	21	1,000		50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60				
	23	1,000		53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63				
Surface totale (ha)		22,191																

Note : les lettres « e » et « f » en terminaison des noms de groupes signifient respectivement parcelles « éclaircies » et « témoins ».

ANNEXE 2

ESPÈCES PRÉSENTES DANS LES PARCELLES ÉTUDIÉES

Code	Nom commun	Nom scientifique	Famille	Code	Nom commun	Nom scientifique	Famille
23	manguier	<i>Mangifera indica</i>	Anacardiaceae	50	Inconnues		Inconnue
84	avom	<i>Cleistopholis glauca</i>	Annonaceae	103	ovala		Inconnue
104	ovôc	<i>Cleistopholis patens</i>	Annonaceae	27	ancok	<i>Irvingia gabonensis</i>	Irvingiaceae
17	owoui	<i>Hexalobus crispiflorus</i>	Annonaceae	43	olene	<i>Irvingia grandifolia</i>	Irvingiaceae
94		<i>Isolona hexaloba</i>	Annonaceae	7	eveuss	<i>Klainedoxa gabonensis</i>	Irvingiaceae
73	ntom	<i>Pachyodanthium staudtii</i>	Annonaceae	69	nkonengu	<i>Beilschmeidia sp. cf. pierreana</i>	Lauraceae
35	otounga	<i>Polyalthia (Greenwayodendron) suaveolens</i>	Annonaceae	1	ahinebe	<i>Anthocleista sp. cf. nobilis</i>	Loganiaceae
96		<i>Uvariastrum sp.</i>	Annonaceae	52	avie	<i>Memecylon sp.</i>	Melastomataceae
3	okala	<i>Xylopia aethiopica</i>	Annonaceae	79		<i>Trichilia gilletii</i>	Meliaceae
16	mvouma	<i>Xylopia quintasii</i>	Annonaceae	34	mubala	<i>Pentaclethra macrophylla</i>	Mimosaceae
78	ntsua (2)	<i>Xylopia rubescens</i>	Annonaceae	56	dabema	<i>Piptadeniastrum africanum</i>	Mimosaceae
36	ntsua (1)	<i>Xylopia staudtii</i>	Annonaceae	33	parasolier	<i>Musanga cecropioides</i>	Moraceae
20	ebam	<i>Ficalima nitida</i>	Apocynaceae	70	etou	<i>Treculia africana</i>	Moraceae
57	oyem-tsue	<i>Rauwolfia vomitoria</i>	Apocynaceae	55/81	ekoune	<i>Coelocaryon preussii</i>	Myristicaceae
99	iboga	<i>Tabernaemontana iboga</i>	Apocynaceae	21	ilomba	<i>Pycnanthus angolensis</i>	Myristicaceae
74	ossomedzo	<i>Newbouldia laevis</i>	Bignoniaceae	6	niové	<i>Staudtia gabonensis</i>	Myristicaceae
8	fromager	<i>Ceiba pentandra</i>	Bombacaceae	38	etom	<i>Syzygium sp. cf. guineense</i>	Myrtaceae
1	okoumé	<i>Aucoumea klaineana</i>	Burséracées	66	okebenze	<i>Ouratea turnerae</i>	Ochnaceae
41	ebo	<i>Saniria trimera</i>	Burséracées	39		<i>Rabdophyllum sp.</i>	Ochnaceae
24		<i>Anthonotha macrophylla</i>	Césalpiniacées	45	izombé	<i>Testulea gabonensis</i>	Ochnaceae
14	eyoum	<i>Dialium sp. cf. dinklagei</i>	Césalpiniacées	10	noisetier	<i>Coula edulis</i>	Oleaceae
5	tali	<i>Erythrophloeum ivorense</i>	Césalpiniacées	46	angueuk	<i>Ongokea gore</i>	Oleaceae
58	ovang-kol	<i>Guibourtia ehie</i>	Césalpiniacées	95	afane	<i>Panda oleosa</i>	Pandaceae
9	kévazingo	<i>Guibourtia tesmannii</i>	Césalpiniacées	40	akok	<i>Baphia spp.</i>	Papilionaceae
90	pau rosa	<i>G. pellegriniana</i>	Césalpiniacées	22	padouk	<i>Pterocarpus soyauxii</i>	Papilionaceae
54		<i>Swarzizia fistuloides</i>	Césalpiniacées	64	engokom	<i>Barteria fistulosa</i>	Passifloraceae
71	nka	<i>Chrysobalanus icaco</i>	Chrysobalanaceae	77	arbre adultère	<i>Barteria sp. cf. nigriflora</i>	Passifloraceae
83		<i>Pteleopsis hylodendron</i>	Combrétacées	91	kanguèle	<i>Maesopsis eminii</i>	Rhamnaceae
59	akip	<i>Ctenolophon englerianus</i>	Ctenolophanaceae	49	bodia = evam	<i>Anopyxis klaineana</i>	Rhizophoraceae
48	ébène	<i>Diospyros spp.</i>	Ebenaceae	42	ovoga = afo	<i>Poga oleosa</i>	Rhizophoraceae
30	assongho	<i>Anthostema aubryanum</i>	Euphorbiaceae	63	ekoulbang	<i>Parinari (Maranthes) glabra</i>	Rosaceae
13	ewalgue	<i>Bridelia sp. cf. micrantha</i>	Euphorbiaceae	61	fo	<i>Parinari sp.</i>	Rosaceae
67	ka	<i>Dichostemma glaucescens</i>	Euphorbiaceae	29	domélé	<i>Bertiera racemosa</i>	Rubiaceae
80	atiaghé	<i>Discoglyprena caloneura</i>	Euphorbiaceae	32	bahia	<i>Hallea ciliata</i>	Rubiaceae
87		<i>Macaranga barteri</i>	Euphorbiaceae	18	endone	<i>Pausinystalia yohimbe</i>	Rubiaceae
82		<i>Macaranga monandra</i>	Euphorbiaceae	62	adzem	<i>Psilanthus mannii</i>	Rubiaceae
65	sabifout	<i>Maesobotrya sp.</i>	Euphorbiaceae	28	médzime-kagho	<i>Psychotria gabonica</i>	Rubiaceae
25	nssa	<i>Maprounea membranacea</i>	Euphorbiaceae	85		<i>Psychotria sp.</i>	Rubiaceae
72	ossel	<i>Sapium ellipticum</i>	Euphorbiaceae	88	nama	<i>Randia acuminata</i>	Rubiaceae
31	rikio	<i>Uapaca spp.</i>	Euphorbiaceae	93		<i>Stipularia spp.</i>	Rubiaceae
26	caloncoba	<i>Caloncoba welwitschii</i>	Flacourtiacées	89		<i>Urophyllum callicarpoides</i>	Rubiaceae
98	ngorangoran	<i>Campostylus mannii</i>	Flacourtiacées	37	olonvogo	<i>Fagara macrophylla</i>	Rutaceae
68		<i>Scotiella coriacea</i>	Flacourtiacées	100		<i>Allorhaphis africanus</i>	Sapindaceae
102	sangoma	<i>Allanblackia sp. cf. klainei</i>	Guttifères	19		<i>Gluma ivorensis</i>	Sapotaceae
44		<i>Garcinia kola</i>	Guttifères	53	mébimongone	<i>Omphalocarpum elatum</i>	Sapotaceae
12	manil = ossol	<i>Symphonia globulifera</i>	Guttifères	60	nkourangueuk	<i>Hannoa klaineana</i>	Simaroubacées
2	ozouga	<i>Sacoglottis gabonensis</i>	Humiriaceae	101	anzan	<i>Odyndesya gabonensis</i>	Simaroubacées
51	atsui	<i>Harungana madagascariensis</i>	Hypéricacées	47	colatier	<i>Cola nitida</i>	Sterculiaceae
75	ossong		Inconnue	92		<i>Grewia sp. cf. coriacea</i>	Tiliaceae
76	engong		Inconnue	86		<i>Trema guineensis</i>	Ulmaceae
				15	evino	<i>Vitex pachyphylla</i>	Verbenaceae
				4	angoa	<i>Erismadelphus exsul</i>	Vochysiacées

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

AUBRÉVILLE, A., 1948.

Etude sur les forêts de l'Afrique Equatoriale Française et du Cameroun. Ministère de la France d'Outre-mer, Direction de l'Agriculture et de l'Elevage. Bulletin scientifique 2, 131 p.

BERTAULT J.-G., 1992.

Etude de l'effet du feu en forêt semi-décidue de Côte-d'Ivoire au sein d'un dispositif d'expérimentation sylvicole. Thèse de doctorat de l'Université de Nancy I, 260 p. + annexes.

BIRAUD J., 1959.

Reconstitution naturelle et amélioration des peuplements d'Okoumé du Gabon. Bois et Forêts des Tropiques 66 : 3-28.

BRUNCK F., GRISON F., MAÎTRE H.-F., 1990.

L'Okoumé (*Aucoumea klaineana* Pierre), Monographie. Nogent-sur-Marne, Centre Technique Forestier Tropical, 102 p.

CAPDEVIELLE J.-M., 1949.

Tres estudios y un ensayo sobre temas forestales de la Guinea continental española. Madrid, Instituto de Estudios africanos, 235 p.

CLIST B., 1995.

Gabon : 100 000 ans d'histoire. Libreville, Centre Culturel Français Saint-Exupéry, 376 p.

CHRYSTY P., MOUNGAZI A., WILKS C., 1991.

Etude environnementale de la zone d'Oyan pour Sun Gabon Oil Company. Rapport Africa Forest, 45 p. + annexes.

CROW Th. R., 1980.

A rain forest chronicle : a 30-year record of change in structure and composition at El Verde, Puerto Rico. Biotropica 12 : 42-55.

DELÈGUE M.-A., FUHR M., 1995.

Exploitation préalable à l'étude de la régénération d'un peuplement naturel d'Okoumé. Premier bilan. Projet d'aménagement forestier en zone de savanes côtières au Gabon, 26 p. + annexes.

DELÈGUE M.-A., FUHR M., 1996.

Volet « Dynamique des lisières forêt-savane ». Bilan au 31/12/95, version provisoire. Projet d'aménagement forestier en zone de savanes côtières au Gabon, 20 p. + annexes.

DUPUY B., 1984.

Bilan en 1983 de la croissance des plantations d'Okoumés de la réserve forestière de la Kienké-Sud (Kribi, Cameroun). Station de recherches forestières d'Edéa, Cameroun, 60 p. + annexes.

DUPUY B., BREVET R., DOUMBIA F., DIAHUISSIÉ A., 1993.

Sylviculture et productivité de la forêt dense humide en Côte-d'Ivoire. Document non publié, IDEFOR/D.F.O., CIRAD-Forêt, 22 p.

DURRIEU DE MADRON L., 1993.

Mortalité, chablis et rôle des trouées dans la sylvigénèse avant et après exploitation sur le dispositif d'étude sylvicole de Paracou, Guyane française. Thèse de doctorat, ENGREF Nancy/CIRAD-Forêt, 203 p. + annexes.

EYI M., 1996.

Etude de la régénération après exploitation dans un peuplement pur d'Okoumé en zone de savane côtière. Dispositif, analyse des données et première campagne de mesures. Mémoire de fin de cycle, Ecole Nationale des Eaux et Forêts, Cap Esterias, Gabon, 22 p. + annexes.

HLADIK A., 1982.

Dynamique d'une forêt équatoriale africaine : mesures en temps réel et comparaison du potentiel de croissance des différentes espèces. Acta Oecologica/Oecologica generalis 3 (3) : 373-392.

KING J., 1991.

Tree regeneration and herbaceous community response to fire exclusion in a forest-savanna mosaic in Gabon, Central Africa. M.S. Duke University, 56 p. + annexes.

LEROY DEVAL J., 1973.

Les liaisons et anastomoses racinaires chez l'Okoumé. Bois et Forêts des Tropiques 152 : 37-49.

LEROY DEVAL J., 1976.

Biologie et sylviculture de l'Okoumé (*Aucoumea klaineana* Pierre). Tome 1 : La sylviculture de l'Okoumé. Nogent-sur-Marne, Centre Technique Forestier Tropical, 355 p.

LETOUZEY R., 1957.

La forêt à *Lophira alata* de la zone littorale camerounaise. Bois et Forêts des Tropiques 53 : 9-20.

LETOUZEY R., 1968.

Etude phytogéographique du Cameroun. Editions Lechevalier, 511 p. + annexes.

MAÎTRE H.-F., MAURANGES P., ROEDERER Y., 1982.

Bilan de la croissance des plantations d'Okoumé (*Aucoumea klaineana*). Techniques sylvicoles préconisées. Projet de relance d'une brigade de reboisement, 1^{re} partie. Etude FED-République Gabonaise. Centre Technique Forestier Tropical, Nogent-sur-Marne, 53 p.

MANGENOT G., 1955.

Etude sur les forêts des plaines et des plateaux de la Côte-d'Ivoire. Institut Français de l'Afrique Noire, Etudes Eburnéennes 4 : 4-56.

MERLET A., 1990 a.

Légendes et histoires des Myénés de l'Ogoué. Libreville, Centre Culturel Français Saint-Exupéry, 160 p.

MERLET A. 1990 b.

Le pays des trois estuaires (1471-1900). Libreville, Centre Culturel Français Saint-Exupéry, 351 p.

MOUTSINGA J.-B., 1991.

Etude de quelques sols d'Oyan (Sud-Estuaire). Libreville, IRAF, 73 p.

NICHOLSON D. I., 1965.

A study of a virgin forest near Sandakan, North Borneo. In : Proceedings of the symposium on ecological research into humid

tropics vegetation. Kuching, Sarawak, UNESCO, p. 67-87.

NICOLAS P. 1977.

Contribution à l'étude phytogéographique de la forêt du Gabon. Thèse de 3^e cycle, Laboratoire de sociologie et de géographie africaines, Ecole des Hautes Etudes en Sciences Sociales, C.N.R.S., 260 p. + annexes.

OLISLY R., PEYROT B., ABDESSADOK S., WHITE L. J. T., 1996.

Le site de Lopé 2 : un indicateur de transition écosystémique ca 10 000 BP dans la moyenne vallée de l'Ogoué (Gabon). Paris, Comptes Rendus Acad. Sci., *in press*.

PAGET D., 1995.

Observations sur la régénération forestière aux contacts forêts-savanes en zone côtière au Gabon. Document interne, Projet d'aménagement forestier en zone de savanes côtières au Gabon, 15 p. + annexes.

PAGET D., LOFFÉIER E., 1995.

Projet d'aménagement forestier en zone de savanes côtières au Gabon. Rapport de synthèse 1994. Nogent-sur-Marne, CIRAD-Forêt, 62 p.

P.D.F.G. 1979.

1. Aménagement du Sud-Estuaire. Plan de Développement Forestier du Gabon 3^e phase. Programme des Nations Unies

pour le Développement, Organisation des Nations Unies pour l'Alimentation et l'Agriculture, Centre Technique Forestier Tropical. FO : DP/GAB/73/002, Rapport technique 2, 253 p. + annexes.

P.D.F.G. 1979.

2. Aménagement du massif de Fougamou. Plan de Développement Forestier du Gabon 3^e phase. Programme des Nations Unies pour le Développement, Organisation des Nations Unies pour l'Alimentation et l'Agriculture, Centre Technique Forestier Tropical. FO : DP/GAB/73/002, Rapport technique 1, 293 p. + annexes.

RIVIÈRE L., 1992.

Etude de l'évolution des peuplements naturels d'Okoumé (*Aucoumea klaineana* Pierre) dans le sud-estuaire du Gabon. Construction de tables de production provisoires. Thèse de Diplôme d'Etudes Doctorales, Université Paris 6, 163 p. + annexes.

SAINT-AUBIN (de) G., 1961.

Aperçu sur la forêt du Gabon. Bois et Forêts des Tropiques 78 : 3-18.

SAINT-AUBIN (de) G., 1963.

La forêt du Gabon. Nogent-sur-Marne, Centre Technique Forestier Tropical. 208 p.

STEENIS (van) C.G.G.J., 1956.

Rejuvenation as a factor judging the status of

vegetation types : the biology nomad theory. Actes du colloque de Kandy, UNESCO, p. 212-215.

WHITE L. J. T., 1995 a.

Herbaceous vegetation in different forest types in the Lopé Reserve : implication for keystone food availability. *Afr. J. Ecol.* 33 : 124-141.

WHITE L. J. T., 1995 b.

Etude de la végétation, rapport final. Projet ECOFAC Composante Gabon, AGRECO-C.T.F.T., 132 p. + annexes.

WHITE L. J. T., ABERNETHY K., 1996.

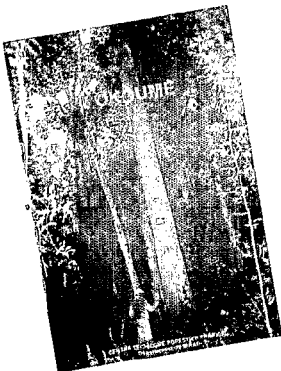
Guide de la végétation de la réserve de la Lopé, Gabon. Projet ECOFAC Composante Gabon, Libreville, 224 p.

WHITE L. J. T., OLISLY R., ABERNETHY K., MALEY J., 1996.

Aucoumea klaineana : A Holocene success story now in decline ? *In press*.

WYATT-SMITH J., 1966.

Ecological studies on Malayan forests. I. Composition and dynamic studies in lowland evergreen rain forest in two 5-acre plots in Bukit Lalong and Sungei Menyala forest reserve and in two half-acre plots in Sungei Menyala forest reserve, 1947-1959. Malayan Forestry Department Research Pamphlet, Kepong, 52 p.



Les monographies du CIRAD-Forêt

L'OKOUMÉ

Cet ouvrage de référence, illustré de nombreuses photographies couleurs, est la somme des connaissances acquises sur l'arbre par excellence de la forêt gabonaise.

En vente chez LAVOISIER

R É S U M É

DYNAMIQUE ET CROISSANCE DES PEUPELEMENTS D'OKOUMÉS (*AUCOUMEA KLAINIANA* PIERRE)
EN ZONE CÔTIÈRE DU GABON

La mesure et le suivi annuel, entre 1987 et 1994, de 34 parcelles d'âge connu (représentant 22 ha et près de 14 000 arbres) établies dans des peuplements d'Okoumés de la zone côtière du Gabon permet de préciser la dynamique de ces formations végétales paucispécifiques. Ces peuplements sont issus de colonisation à des vitesses variables de savanes ou de défrichements culturaux en l'absence de feux. Leur composition floristique varie avec l'âge mais toutes présentent un fonds floristique commun d'une dizaine d'espèces qui constitue plus de 90 % des individus recensés. La surface terrière augmente et la densité diminue avec l'âge pour se stabiliser autour de valeurs « limites » vers 40-45 ans. La mortalité, très forte dans les jeunes parcelles, diminue avec l'âge. Elle affecte essentiellement les tiges de faible diamètre appartenant à l'étage dominé. La mort de dominants âgés constitue un phénomène rare (1 % des morts et 0,006 % de l'ensemble des tiges) même pour des parcelles âgées de 60 ans. Les mesures d'accroissement en circonférence et surface terrière montrent que l'essentiel de la croissance est le fait du peuplement d'Okoumés dominants. En fonction des valeurs de croissance obtenues, il faut environ 75 ans pour produire un Okoumé « moyen » exploitable de 70 cm de diamètre dans les conditions d'Oyane. Les résultats sont comparés avec ceux obtenus dans des formations végétales similaires dans le centre du Gabon par le projet ECOFAC.

Mots-clés : *Aucoumea*. Ecologie. Croissance. Mortalité. Gestion des ressources. Aménagement forestier.

A B S T R A C T

DYNAMICS AND GROWTH OF OKOUMÉ STANDS (*AUCOUMEA KLAINIANA* PIERRE)
IN GABON'S COASTAL ZONE

The yearly monitoring and assessment, between 1987 and 1994, of 34 permanent sample plots (representing 22 ha and about 14,000 trees) set up within Okoumé stands in Gabon's coastal region provide more precise knowledge of the dynamics of this vegetation type. These Okoumé stands originate from the colonization of natural savannas or shifting-cultivation areas when they are fire-protected. The plant composition varies with age but there is always a common flora base of a dozen species representing about 90 % of existing individuals. Basal area increases and density decreases with age before reaching stable limit values at around 40-45 years. Mortality, very high in young stands, decreases in older ones. It affects essentially small diameter individuals belonging to the suppressed stratum. The death of old dominant trees is a rare phenomenon (1 % of the dead and 0.006 % of the whole tree population) even inside 60-year-old stands. Girth and basal area increment measurements show that the growth is mainly achieved by dominant Okoumé trees. Based on obtained growth data, it takes about 75 years to produce an « average » harvestable Okoumé over 70 cm dbh. The present results are compared with those obtained from similar vegetation types growing within the ECOFAC project site in central Gabon.

Key words : *Aucoumea*. Ecology. Growth. Mortality. Resource management. Forest management.

R E S U M E N

DINÁMICA Y CRECIMIENTO DE LAS POBLACIONES FORESTALES
DE OKUMÉS (*AUCOUMEA KLAINIANA* PIERRE) EN ZONA COSTERA DEL GABÓN

La medición y el seguimiento anual, entre 1987 y 1994, de 34 parcelas de edad conocida (que representan 22 ha y cerca de 14 000 árboles), establecidas en las poblaciones de okumés de la zona costera del Gabón permiten precisar la dinámica de estas formaciones vegetales pauciespecíficas. Estas poblaciones proceden de la colonización según velocidades variables de sabanas o de desbroces de cultivos en ausencia de fuegos. Su composición florística varía con la edad pero siempre presentan un fondo florístico común de una decena de especies que constituye más de un 90 % de los individuos inventariados. La superficie del terreno aumenta y la densidad disminuye al mismo tiempo que la edad para estabilizarse en torno de valores « límites » hacia los 40 a 45 años. La mortalidad, sumamente elevada en las parcelas jóvenes, disminuye con la edad y afecta, fundamentalmente, los troncos de diámetro reducido pertenecientes al nivel dominado. La muerte de los dominantes de edad constituye un fenómeno poco frecuente (1 % de los árboles muertos y un 0,006 del conjunto de los troncos) incluso al tratarse de parcelas de 60 años de edad. Las mediciones de crecimiento circunferencial y de superficie del terreno ocupado muestran que lo esencial del crecimiento se deriva de la población de los okumés dominantes. Según los valores de crecimiento obtenidos es preciso un lapso de 75 años para producir un okumé « medio » aprovechable y de 70 cm de diámetro, en las condiciones de Oyane. Se comparan los resultados con aquellos obtenidos en las formaciones vegetales similares en el centro del Gabón por el proyecto ECOFAC.

Palabras clave : *Aucoumea*. Ecología. Crecimientos. Mortalidad. Ordenación de los recursos. Ordenación forestal.

SYNOPSIS

DYNAMICS AND GROWTH OF OKOUMÉ STANDS
IN GABON'S COASTAL ZONE

ROBERT NASI

The Forest Management Project in the Coastal Savannas of Gabon, started in 1987 at Oyane, aims at developing silvicultural techniques for the sustainable management of this area rich in almost pure stands of Okoumé trees (*Aucoumea klaineana* Pierre).

MATERIALS AND METHODS

The Oyane experimental study site is located near the coast, 55 km South of Libreville on the other side of the Gabon estuary (Map 1). The climate is equatorial with four seasons and an average annual rainfall of 1,880 mm/yr (1990-1994). The « greater dry season » is very pronounced, with less than 100 mm of rain from June to September; this is also the coolest part of the year and atmospheric humidity is very high as the sky is generally misty. The landscape is flat or gently undulating. Soils are poor, unsaturated, derived from sandy material. Savannas and forest soils are similar, the latter having more organic matter in surface horizons. The region is covered with a forest-savanna mosaic composed of mature forest, secondary forest, swamps, savannas and coastal vegetation. The mature forest, logged-over in the past, corresponds to the Okoumé/Ozouga forest with a canopy largely dominated by *Aucoumea klaineana* (Okoumé), *Sacoglottis gabonensis* (Ozouga), *Erimadelpus exsul*, *Coula edulis*, *Xylopia aethiopica* and a very light understorey. Secondary forests are mainly pure Okoumé stands developed on savannas or areas open to cultivation. Savannas are either paleo-climatic and generally quite large or of anthropic origin and smaller. The region has been quite heavily populated since prehistoric times but is now more or less deserted as most inhabitants left at the end of the last logging operations in the 1960s.

The most sought after species in Gabon, Okoumé, is a large dioecious tree (over 45-50 m high and 1.2 m dbh). Fructification occurs every year and seeds are wind-dispersed up to 200 m from the mother tree. Germination is fast and starts immediately; seeds have no dormancy and their viability decreases sharply in just a few weeks. Okoumé is a pure light-demanding species that cannot regenerate under shade and forms often pure even-aged stands by colonizing open areas. In 10-15 years, stands are structured with an upper storey made up of dominant trees (95% Okoumé) and a lower storey made up of dominated trees (Okoumé and other species). Dominant and dominated Okoumé trees are further organized in 'social cells' by means of root grafts. The species therefore appears to be highly adapted to the colonization of open areas and can be described as a long-lived pioneer.

The experimental plan consists of 34 permanent sample plots (PSP) established between 1987 and 1990 in pure Okoumé stands, ranging from 0.38 to 1.5 ha (total area around 22 ha) and from 1 to 55 years old. Most of these stands originated from shifting cultivation areas. In young stands (less than 10 years) all individuals higher than 1.3 m are identified, numbered and measured in height (up to 10 m) and/or girth (≥ 10 cm). In older stands, all trees of dbh ≥ 30 cm are identified, numbered, lo-

cated within the plot, receive a status (dominant, co-dominant, dominated and a form role. In 1989 a selective thinning was carried out in 13 of the PSPs and, in 1995, two PSPs more than 50 years old were commercially logged in order to study logging damage and post-logging regeneration. For analyses, PSPs have been grouped by age (Appendix 1) in order to have enough individuals for calculations. Individuals have been grouped into dominant Okoumé, dominated Okoumé, and other species for the same reason. In young PSPs, as the hierarchical structure is not yet developed, we considered that all Okoumé were dominant and all other representative species were dominated (they generally show a slower growth).

RESULTS

Stand characteristics

Table 1 shows that a set of 30 species represents more than 90% of existing individuals on the whole plan and that there is a group of 11 species common to all PSPs whatever the age. Specific diversity is minimal in 20 to 30 year-old PSPs as short-lived pioneer species have disappeared and shade-tolerant forest species are not yet established in the understorey.

Total basal area (fig. 1, table 2) increases with age and stabilizes around 45 m²/ha at 40 years old. Dominant Okoumé trees follow the same pattern and reach 30 m²/ha at 40 years. From 15 years onward, the basal area of dominant Okoumé represents about 70% of the total basal area, the remaining 30% being shared between dominated Okoumé and other species. Total and dominant Okoumé density (fig. 2) decreases with age, but inter-PSP variability is rather high. The proportion of other species increases with age as secondary forest diversifies but differences are not truly significant. A sort of equilibrium seems to occur around 40-45 years with 400-450 stems/ha of which 100 are dominant Okoumé for a total basal area of about 45 m²/ha.

Density, mortality and recruitment

In even-aged stands originating from natural regeneration after shifting cultivation there is no real continuous recruitment as in « normal » rain forest. Most of the individuals are established within one or two years after the end of cultivation provided that the site is fire-protected. At five years old, the canopy is closed and there is little additional seedling establishment. From that stage onwards, density changes only as a result of natural mortality. PSP 31 (a shifting cultivation area recently abandoned) is a good example of such a phenomenon: from one to three years old the number of seedlings higher than 40 cm increased by 2,600 whereas between three and five years old the same number decreased by 100 due to natural mortality. The case of ancient savannas is slightly more complicated and preliminary results show that a small anthropic or a large paleo-climatic savanna could be colonized at the rate of, respectively, 50 m or 10 m in ten years provided it is fire-protected.

Natural mortality (table 3) decreases with age (fig. 4) and stabilizes around 5-15 individuals/ha/year

after 30 years. The inter-annual variability is rather high, especially in young PSPs, often because of localized specific events such as the 1991 tornado. Young stands seem more sensitive than older ones and thinned stands more sensitive than control ones. In younger stands, the main cause of mortality is the destruction of plants by elephants (up to 20% of the whole population can be destroyed annually and up to 30% may be severely damaged). In older unthinned stands, the natural mortality rate is quite similar to existing available data. In all PSPs, small trees (girth less than 0.9 m) seem to die much more often than bigger trees. This is true for all species and especially for Okoumé. Death of trees greater than 1.5 m in girth seems a rare event in our area (1% of all dead trees). This may be just a temporary phenomenon as a dominant Okoumé can live up to 150 years and our older stands are only 60 years old.

Growth increments

Most of the basal area increment (table 4) is the result of dominant Okoumé growth; dominated Okoumé do not seem to grow at all and competition between dominant and dominated Okoumé seems non-existent. On the other hand, inter-specific competition can be quite strong, as in PSP 32, for example.

Average current diameter increment of dominant Okoumé is quite high but decreases with age: 1.4 cm/yr between 7 to 12 years old as opposed to 1.1 cm/yr between 25 and 30 and 0.7 cm/yr after 50 years. Up to 80 cm dbh and 60 years, for a given age, the larger trees are also the fastest growing. Dominated Okoumé and other species show a much slower diameter growth rate, 0.1 to 0.25 cm/yr. Given available data and considering only Okoumé trees, one can estimate that the average theoretical age of a harvestable dominant individual (dbh > 70 cm) is in the region of 75 years but that it will take an extra 75 years for the same individual to reach 1 m dbh. For dominated Okoumé, growth seems to stop at around 40 cm dbh.

Discussion: comparisons with the Lopé site

In central Gabon, the Lopé site is partly covered with a forest-savanna mosaic very similar to the Oyane site. The savannas are of similar origin (paleo-climates, fires and shifting cultivation) and colonizing forests are dominated by Okoumé and Ozouga trees. Comparisons of present results and conclusions with existing ones at the Lopé site show that vegetation dynamics are rather similar in terms of successional types of vegetation but that growth rates seem higher in Oyane. The absence of *Marantaceae* forests, common at Lopé, also seems peculiar to Oyane although it is not certain whether this absence is due to specific ecological conditions or to the fact that our monodominant forest stands are younger than the Lopé ones and have not reached their senile phase. At the same time, the question of the real status of *Marantaceae* forests in the succession looms large: is this a normal progressive stage or a temporary regressive stage due to fire?