

Impact de la structure spatiale de *Strombosia scheffleri* Engl. et *Xymalos monospora* (Harv.) Baill. sur la régénération naturelle et la coexistence des espèces arborescentes dans la réserve naturelle forestière de Bururi, Burundi

François HAVYARIMANA^{1, 2, 3}
Jan BOGAERT³
Joël NDAYISHIMIYE²
Sabas Sadaïou Yao BARIMA⁴
Marie-José BIGENDAKO²
Jean LEJOLY⁵
Charles DE CANNIÈRE¹

¹ Université libre de Bruxelles
École interfacultaire de bioingénieurs
Service d'écologie du paysage
et systèmes de production végétale
CP 169, 50 avenue F. Roosevelt
1050 Bruxelles
Belgique

² Université du Burundi
Faculté des sciences
Département de biologie
BP 2700, Bujumbura
Burundi

³ Université de Liège, Gembloux
Agro-Bio Tech
Unité Biodiversité et Paysage
Passage des Déportés 2
5030 Gembloux
Belgique

⁴ Université d'Abobo-Adjamé
02 BP 150
Daloa 02
Côte d'Ivoire

⁵ Université libre de Bruxelles
Laboratoire d'écologie végétale
et biogéochimie
CP 244, boulevard du Triomphe
1050 Bruxelles
Belgique



Aperçu de la diversité et de l'abondance du peuplement arborescent dans la réserve naturelle forestière de Bururi, Burundi.
Photo F. Havyarimana.

RÉSUMÉ

IMPACT DE LA STRUCTURE SPATIALE DE *STROMBOSIA SCHEFFLERI* ENGL. ET *XYMALOS MONOSPORA* (HARV.) BAILL. SUR LA RÉGÉNÉRATION NATURELLE ET LA COEXISTENCE DES ESPÈCES ARBORESCENTES DANS LA RÉSERVE NATURELLE FORESTIÈRE DE BURURI, BURUNDI

Dans le but d'analyser l'influence de la structure spatiale sur le fonctionnement écologique des écosystèmes forestiers, une étude sur la distribution spatiale, la régénération naturelle et la coexistence des principales espèces arborescentes a été menée dans la réserve naturelle forestière de Bururi au Burundi. Cette aire protégée constitue la partie la plus méridionale du système de forêts de la crête Congo-Nil. La présente étude cherche à tester l'hypothèse selon laquelle la structure spatiale agrégée d'une espèce arborescente aurait un impact sur la régénération naturelle et la coexistence avec des espèces arborescentes du même habitat. Deux méthodes, l'une basée sur la distance au plus proche voisin et l'autre sur la variation du nombre d'individus de l'espèce dans les placettes échantillonnées, ont été appliquées pour déterminer le type de distribution spatiale des espèces arborescentes. Leur régénération naturelle a été évaluée sur la base de la distribution de leurs diamètres. L'analyse de la distribution spatiale a montré que *Strombosia scheffleri* et *Xymalos monospora* sont caractérisées par une distribution spatiale agrégée. La présente étude a ensuite mis en évidence l'impact négatif de la distribution agrégée de *S. scheffleri* et *X. monospora* sur la régénération naturelle de *Entandrophragma excelsum* et *Prunus africana*, deux espèces menacées de disparition au Burundi. Ainsi, la dominance locale d'une espèce arborescente peut réduire la diversité comme le stipule l'hypothèse d'échappement.

Mots-clés : distribution spatiale, régénération naturelle, méthode de la distance au plus proche voisin, réserve naturelle forestière de Bururi, crête Congo-Nil.

ABSTRACT

IMPACT OF THE SPATIAL STRUCTURE OF *STROMBOSIA SCHEFFLERI* ENGL. AND *XYMALOS MONOSPORA* (HARV.) BAILL. ON NATURAL REGENERATION AND COEXISTENCE OF TREE SPECIES IN THE BURURI FOREST NATURE RESERVE IN BURUNDI

In order to analyze the influence of the spatial structure of the ecological functioning of forest ecosystems, a study on the spatial distribution of natural regeneration and coexistence of the main tree species was conducted in Bururi Forest Nature Reserve in Burundi. This protected area is the southernmost part of the Congo-Nile ridge forest system. The study tests the hypothesis that the aggregated spatial structure of a tree species would have an impact on natural regeneration and the coexistence of other tree species in the same habitat. Two methods were used to determine the type of spatial distribution of tree species: one based on the distance to the nearest neighbor and the second on change in the number of individuals of the species in the sample plots. Natural regeneration was evaluated on the basis of the distribution of their diameters. Analysis of the spatial distribution showed that *Strombosia scheffleri* and *Xymalos monospora* are characterized by a spatial distribution of aggregate. Then, the study was highlighted the negative impact of the aggregate distribution of *S. scheffleri* and *X. monospora* on natural regeneration of *Entandrophragma excelsum* and *Prunus africana*, two endangered species in Burundi. Thus, the local dominance of a tree species can reduce the diversity as stipulated in the escape hypothesis.

Keywords: spatial distribution, natural regeneration, nearest neighbour method, Bururi Forest Nature Reserve, Congo-Nile ridge.

RESUMEN

IMPACTO DE LA ESTRUCTURA ESPACIAL DE *STROMBOSIA SCHEFFLERI* ENGL. Y *XYMALOS MONOSPORA* (HARV.) BAILL. SOBRE LA REGENERACIÓN NATURAL Y LA COEXISTENCIA DE ESPECIES ARBÓREAS EN LA RESERVA NATURAL FORESTAL DE BURURI, BURUNDI

Con el fin de analizar la influencia de la estructura espacial en el funcionamiento ecológico de los ecosistemas forestales, se llevó a cabo un estudio de la distribución espacial, la regeneración natural y la coexistencia de las principales especies arbóreas en la Reserva Natural Forestal de Bururi, en Burundi. Esta área protegida constituye la parte más meridional del sistema de bosques de la cresta Congo-Nilo. El presente estudio pone a prueba la hipótesis según la cual la estructura espacial agregada de una especie arbórea tendría un impacto en la regeneración natural y en la coexistencia con especies arbóreas del mismo hábitat. Se aplicaron dos métodos para determinar el tipo de distribución espacial de las especies arbóreas: uno basado en la distancia al vecino más cercano y otro en la variación del número de individuos de la especie en los cuadrados muestreados. Su regeneración natural se evaluó basándose en la distribución de sus diámetros. El análisis de la distribución espacial mostró que *Strombosia scheffleri* y *Xymalos monospora* se caracterizan por una distribución espacial agregada. Seguidamente, el presente estudio evidenció el impacto negativo de la distribución agregada de *S. scheffleri* y *X. monospora* en la regeneración natural de *Entandrophragma excelsum* y *Prunus africana*, dos especies amenazadas de desaparición en Burundi. Así pues, tal y como postula la hipótesis de escape, la dominancia local de una especie arbórea puede reducir la diversidad.

Palabras clave: distribución espacial, regeneración natural, método de la distancia al vecino más cercano, Reserva Natural Forestal de Bururi, cresta Congo-Nilo.

INTRODUCTION

En zones tropicales, la richesse spécifique du peuplement arborescent atteint des niveaux remarquablement élevés. En effet, en forêt amazonienne d'Équateur, après mesure du diamètre à hauteur de poitrine (*dbh*), 307 espèces d'arbres, au *dbh* > 10 cm, ont été identifiées sur une superficie de 1 ha (VALENCIA *et al.*, 1994). En Guyane, des valeurs qui varient entre 140 et plus de 200 espèces par hectare ont été relevées (BLANC *et al.*, 2003). Des hypothèses reposant sur l'état d'équilibre des forêts, dont l'hypothèse d'échappement, ont été avancées pour expliquer la coexistence d'un aussi grand nombre d'espèces et le maintien de communautés ultradiversifiées (CONNELL, 1978 ; FLORES, 2005). Selon l'hypothèse d'échappement, la densité des graines et des plantules diminue avec la distance à l'arbre parent (BURKEY, 1994). La plus forte densité des graines ou des plantules à proximité de l'arbre parent fait que leur prédation, compétition ou contagion par les maladies y est plus élevée (BLANC *et al.*, 2003 ; STEVENSON, 2007). En conséquence, la probabilité de survie de nouveaux individus à proximité de leur semencier est plus faible qu'à une distance plus élevée (CONNELL *et al.*, 1984). Cette mise à distance des individus de l'espèce, moteur de l'espacement entre individus selon CONNELL, empêcherait la dominance locale d'une espèce favorisant ainsi la diversité et la coexistence des espèces d'arbres en zone tropicale (HUBBEL, 2001 ; STEVENSON, 2007). En forêt tropicale, les espèces arborescentes sont présentes en grand nombre et partagent les mêmes ressources (CONNELL, 1978). La coexistence d'un grand nombre d'espèces partageant les mêmes ressources, impossible selon le principe d'exclusion compétitive, paraît alors constituer un paradoxe (FLORES, 2005). Il n'en demeure pas moins que la résultante entre la compétition à laquelle elles sont soumises et la dispersion de leurs diaspores reste encore à l'heure actuelle l'hypothèse la plus susceptible d'expliquer leur coexistence (EGBERT *et al.*, 2004). Le nombre d'espèces de plantes compétitrices qui parviennent à coexister demeure cependant une question majeure en écologie des communautés végétales (SILVERTOWN, 2004). Du point de vue de la conservation ou de la restauration, il s'avère important de comprendre quels sont les facteurs écologiques biotiques et/ou abiotiques qui font que la taille des populations change, et quels sont les processus écologiques qui régulent ces facteurs (MILLER, 2005). La compétition réduit la survie des plantules de l'espèce la moins compétitive (PEET, CHRISTENSEN, 1987), conduisant à long terme à la réduction de la taille de sa population. Cette interaction serait fonction du mode de distribution spatiale des espèces en présence (POMMERENING, 2002).

La structure spatiale des espèces arborescentes semble constituer un élément déterminant dans leur processus de régénération, de croissance, d'utilisation des ressources et de mortalité (HAO *et al.*, 2007). Elle permet en effet de déterminer l'environnement local de chaque individu et par conséquent, à travers les processus de compétition, sa capacité à se développer et à croître ou sa probabilité d'exclusion (REYNALDO, 2005). La mortalité densité-dépen-

dante favorise la colonisation par de nouvelles espèces, dont résulte le maintien de la diversité (GUOYU *et al.*, 2009). La distribution spatiale détermine aussi la structure de la canopée qui joue un rôle essentiel dans la régénération naturelle des espèces arborescentes (BOEHM, 2011). Les individus d'une population peuvent être distribués dans l'espace selon trois modes principaux : uniforme, aléatoire et agrégé (CLARK, EVANS, 1954 ; FRONTIER *et al.*, 2008). La répartition aléatoire existe dans les milieux très homogènes chez les espèces qui n'ont aucune tendance à se grouper (DAJOZ, 2003). La répartition en agrégats est due à des variations des caractéristiques du milieu ou à des comportements qui favorisent le regroupement, alors que la distribution uniforme résulte d'une intense compétition au sein de la population (MILLER, 2005).

La plupart des espèces d'arbres tropicaux seraient caractérisées par une structure spatiale agrégée qui peut devenir aléatoire au cours du temps à cause de la mortalité densité-dépendante (GUOYU *et al.*, 2009). L'étude de la structure spatiale de ces espèces pourrait renseigner sur les possibilités d'interactions au sein de l'écosystème. La mise à distance des individus d'une espèce favorise-t-elle la coexistence de plusieurs espèces? Étant donné que la coexistence suppose une régénération naturelle permanente des espèces cohabitant, l'impact de l'agrégation des individus d'une espèce arborescente sur la régénération naturelle d'autres espèces mérite d'être élucidé.

La présente étude vise à tester l'hypothèse selon laquelle la distribution spatiale agrégée d'une espèce arborescente aurait un impact sur la régénération naturelle et la coexistence avec d'autres espèces arborescentes du même habitat. En effet, les individus adultes d'une espèce peuvent faciliter la germination et l'établissement des plantules d'une autre espèce grâce à l'ombrage ou à l'humidité qu'ils peuvent procurer (BOUZILLÉ, 2007). L'augmentation de la densité d'une espèce, comme dans le cas des agrégats, pourrait cependant réduire la survie des espèces voisines qui est fonction de la distance entre les individus en interaction (HUBBEL *et al.*, 2001). L'objectif ultime de cette étude est de contribuer au développement de la connaissance de l'état de régénération naturelle des principales espèces arborescentes de la réserve naturelle forestière de Bururi (Rnfb), élément essentiel pour maintenir la forêt de Bururi et ses ressources génétiques. Cette étude permet en outre d'analyser le degré de coexistence ou d'exclusion des espèces arborescentes afin de comprendre la tendance à la disparition de certaines espèces dans un habitat protégé. Afin de pouvoir tester ces hypothèses, cette étude s'articule autour de quatre objectifs : déterminer les espèces arborescentes présentant une structure spatiale agrégée dans la Rnfb ; évaluer la régénération naturelle des principales espèces arborescentes ; analyser l'impact de cette structure spatiale agrégée sur la régénération naturelle des espèces arborescentes du même habitat ; identifier, parmi les espèces arborescentes de la Rnfb, celles qui sont spatialement associées avec les espèces grégaires les plus abondantes.

Matériel et méthodes

Description de la zone d'étude

La Rnfb est située au Burundi dans la commune de Bururi (figure 1a) et comporte une forêt de montagne à une altitude variant entre 1 600 et 2 300 m. Elle a une superficie d'environ 3 300 ha et constitue la partie la plus méridionale du système de forêts de la crête Congo-Nil. Les premières démarches de protection de cette réserve naturelle furent déjà entreprises en 1912, puis concrétisées par l'ordonnance 52/36 du Rwanda-Urundi en 1951 (NZIGIYIMPA, NTUNGWANAYO, 2010). La protection effective de cette réserve a débuté en 1980 avec la création de l'Institut national pour la conservation de la nature (Incn) et des aires protégées. La végétation naturelle de cette réserve occupe environ 2 000 ha (NZIGIDAHERA, 2000). Le climat qui règne dans cette zone est du type CW3 selon la classification de KÖPPEN (1923). Les données climatologiques recueillies à la station de Rweza-Vyanda (Bururi, Burundi ; altitude : 1 851 m, 4°06'S, 29°36'E) montrent que les mois de juin, juillet et août reçoivent le minimum de précipitations (8 mm en moyenne) tandis que les mois de décembre, janvier et mars en reçoivent le maximum (223 mm en moyenne). Les précipitations annuelles moyennes sont de l'ordre de 1 405 mm et la température moyenne annuelle est de 17,7 °C. Les températures les plus basses s'observent généralement en décembre, juin et juillet et les plus élevées en septembre et octobre. Les sols de cette région sont des ferrisols lourds avec intrusion locale de schistes ou de roches basiques et des ferralsols humifères argileux (RISHIRUMUHIRWA, 2000).

Abondance et distribution spatiale des espèces arborescentes

Une exploration préliminaire des habitats variés de la Rnfb a été menée afin de pouvoir effectuer ensuite un échantillonnage. Ce dernier a été réalisé dans la zone forestière à des altitudes variées dans des placettes installées au Nord, Sud, Est, Ouest et Centre de la Rnfb, de façon à couvrir toute la forêt en tenant compte de tous ses faciès (figure 1b). La collecte des données a été opérée dans 12 placettes mesurant chacune 0,25 ha. Cette taille de la placette a été choisie pour uniformiser les systèmes de collecte des données, comme proposé par le programme « Conservation et utilisation rationnelle des écosystèmes forestiers en Afrique centrale » (Ecofac) (LEJOLY, 1993), en vue de faciliter la comparaison des résultats. En effet, des placettes de 0,25 ha ont déjà été utilisées dans l'étude de la structure spatiale des espèces arborescentes à l'île Mbiye en République démocratique du Congo (NSHIMBA, 2008) et en forêt tropicale du Costa Rica (NICOTRA, 1998). En outre, l'évaluation de l'effet de la taille des placettes sur l'accumulation des erreurs de mesure des distances entre les arbres montre que ces erreurs sont significativement réduites si l'échantillonnage est réalisé dans des placettes de 0,25 ha (BOOSE *et al.*, 1998). La délimitation de ces placettes a été réalisée au moyen d'un pentadécamètre et une marge de 2 m autour de la placette a été considérée pour l'étude de la distribution spatiale.

L'inventaire de tous les individus ($dbh \geq 5$ cm) de chaque espèce dans les 12 placettes échantillonnées a permis de déterminer l'abondance de chaque espèce. Seules les espèces les plus abondantes dans la forêt (abondance relative ≥ 5 %) et celles qui sont en voie de disparition au Burundi ont été retenues pour l'analyse de leur distribution spatiale. Le type de diaspores et le tempérament de ces dernières ont été identifiés sur la base de la littérature. Pour déterminer le type de distribution spatiale des espèces arborescentes ($dbh \geq 5$ cm) dans les placettes, la méthode de la distance au plus proche voisin (CLARK, EVANS, 1954) a été utilisée. Elle consiste à mesurer dans chaque placette et pour chaque arbre la distance jusqu'à son voisin le plus proche de la même espèce. La prise en considération de la distance entre les individus de la même espèce constitue un moyen efficace permettant d'éviter les effets de la taille des placettes (CLARK, EVANS, 1954). Cette méthode a été appliquée pour les espèces ayant au moins 100 individus dans la placette considérée. En effet, pour de petites populations inférieures à 100 individus), le test de Clark et Evans régularise les distributions de telle sorte qu'une distribution agrégée peut être interprétée comme aléatoire et une distribution aléatoire comme uniforme (BÜTLER, 2000). Ce biais est dû au fait que les individus se trouvant vers la périphérie de la zone d'étude ont tendance à avoir des proches

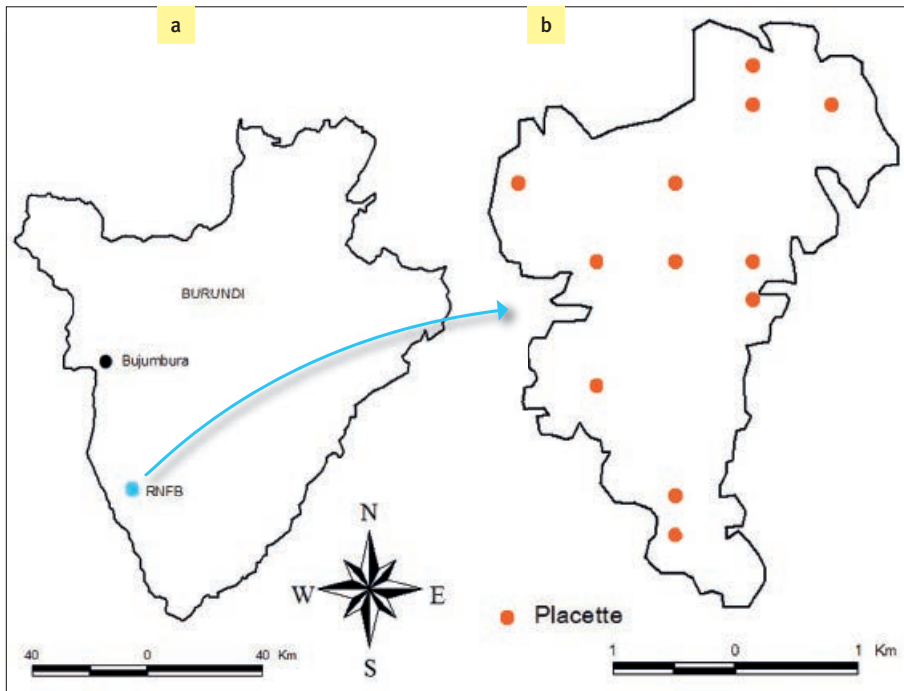


Figure 1. Localisation de la réserve naturelle forestière de Bururi (Rnfb) et des sites échantillonnés. (a) Localisation de la Rnfb par rapport au Burundi. (b) Localisation des sites d'échantillonnage dans la Rnfb. Chaque point représente une placette échantillonnée de 0,25 ha.

voisins à une distance plus élevée que les individus se trouvant vers le centre (SINCLAIR, 1985). La prise en compte autour de la zone étudiée d'une marge dans laquelle les individus de la périphérie peuvent avoir leurs proches voisins permet de corriger ce biais (CLARK, EVANS, 1954). Les paramètres de distribution spatiale définis par CLARK et EVANS (1954) ont été calculés pour déterminer le type de distribution spatiale en présence. Ces paramètres sont la densité, la distance moyenne observée jusqu'au voisin le plus proche de la même espèce, la distance moyenne attendue jusqu'au voisin le plus proche, l'indice d'agrégation R ainsi que la déviation standard normale c . Selon cette méthode, la distribution spatiale est qualifiée d'aléatoire si $R = 1$, agrégée si $R < 1$ et uniforme si $R > 1$ (POMMERENING, 2002). Les valeurs de $c = 1,96$ ou $2,58$ sont respectivement les seuils de significativité pour $\alpha = 0,05$ et $\alpha = 0,01$ (CLARK, EVANS, 1954). Pour chaque espèce arborescente analysée, le nombre total d'individus ($dbh \geq 5$ cm) ayant des proches voisins de la même espèce à une distance comprise entre 0 et 5 m, 5 et 10 m, 10 et 15 m ou 15 et 20 m a été également calculé pour comparer la distribution des différentes espèces arborescentes. Cette comparaison a été réalisée au moyen d'un test χ^2 . Cela a permis de voir à quelles distances la plupart des individus d'une espèce considérée ont des proches voisins de la même espèce.

Pour analyser la distribution spatiale des espèces ayant moins de 100 individus dans la placette, la méthode de DAJOZ (2003) a été utilisée. Selon cette méthode, si l'échantillonnage d'une espèce se fait dans n placettes de même superficie et que m est la moyenne des individus de cette espèce inventoriés par placette et σ^2 la variance, $\sigma^2 m^{-1} < 1$ dans le cas d'une distribution uniforme, $\sigma^2 m^{-1} > 1$ pour une distribution agrégée et $\sigma^2 m^{-1} = 1$ si la distribution est aléatoire. L'écart à l'unité du rapport $\sigma^2 m^{-1}$ est significatif pour un seuil de probabilité de 0,05 lorsque $\sigma^2 m^{-1} - 1 > 2\sqrt{2n(n-1)^{-2}}$.

Structure diamétrique et régénération naturelle des espèces arborescentes

Dans chaque placette, la circonférence des arbres a été mesurée à 1,30 m de hauteur pour tous les arbres dont le $dbh \geq 5$ cm. Ce seuil de 5 cm a été considéré car la plupart des individus qui n'avaient pas cette taille n'avaient pas encore atteint le stade de la reproduction (floraison ou fructification) dans cette réserve naturelle. Afin d'évaluer la régénération naturelle des espèces arborescentes, les individus ayant un $dbh < 5$ cm ont été dénombrés pour chaque espèce dans les 12 placettes. Pour avoir une vue générale de la régénération des espèces arborescentes de la Rnfb, une structure diamétrique globale de la forêt a été réalisée en faisant la somme des individus de la même classe de diamètre de toutes les espèces inventoriées. Les espèces les plus abondantes (abondance relative ≥ 5 %) dans la forêt ainsi que celles reconnues comme étant en voie de disparition au Burundi (NZIGIDAHERA, 2000) ont été ensuite retenues pour l'analyse de leur structure diamétrique et de leur régénération naturelle. Pour chaque espèce arborescente, la régénération

naturelle a été évaluée sur la base de la distribution de fréquence des diamètres des arbres. Les espèces ayant un grand nombre d'individus de petit diamètre sont considérées comme ayant une bonne régénération naturelle par rapport à celles dominées par les individus de grand diamètre.

Afin de comparer les potentialités de régénération des espèces arborescentes, pour chacune d'elles a été défini un indice de régénération naturelle basé sur le rapport entre le nombre d'individus dont le dbh est compris entre 0 et 5 cm et le nombre d'individus dont le dbh est supérieur ou égal à 5 cm (HAVYARIMANA, 2009). Une espèce est considérée comme ayant une bonne régénération lorsque son indice de régénération est supérieur ou égal à 1. Ce seuil de 1 a été considéré car, en situation de régénération normale d'une population, le nombre d'individus jeunes est supposé au moins égal au nombre d'individus adultes (FARGEOT *et al.*, 2004).

Impact de la structure spatiale agrégée sur la régénération naturelle et la coexistence des espèces arborescentes

La distance moyenne observée jusqu'au voisin le plus proche montre des valeurs plus petites au sein des agrégats qu'en dehors de ceux-ci (SINCLAIR, 1985). Afin d'analyser l'impact des agrégats d'une espèce sur la régénération naturelle d'une autre espèce du même habitat, nous avons testé la relation entre la distance moyenne observée jusqu'au voisin le plus proche de la même espèce chez les deux espèces grégaires les plus abondantes et l'indice de régénération d'autres espèces arborescentes du même habitat. Ces deux variables quantitatives ont été déterminées au sein de chaque placette pour les espèces arborescentes ayant au moins une abondance relative de 5 % et pour les espèces reconnues comme étant en voie de disparition au Burundi. Le choix des deux espèces les plus abondantes est dicté par le fait qu'elles sont présentes dans toutes les placettes et qu'elles ont une forte probabilité de se retrouver également dans la plupart des habitats de l'écosystème, et d'interagir avec les autres espèces. La relation entre la distance moyenne au plus proche voisin de la même espèce observée chez les espèces grégaires les plus abondantes et l'indice de régénération des autres espèces arborescentes dans la placette a été testée en utilisant une régression linéaire.

Pour analyser l'impact des agrégats sur la coexistence des espèces arborescentes, 34 relevés mesurant chacun 25 m² ont été réalisés. Toutes les espèces présentes dans chaque relevé ont été identifiées. Le test χ^2 d'association entre les deux espèces arborescentes grégaires les plus abondantes et les autres espèces arborescentes retenues pour l'analyse de la structure spatiale a été réalisé pour identifier les espèces qui coexistent. Ce test a été effectué sous l'hypothèse nulle d'absence d'association spatiale entre les espèces grégaires les plus abondantes et les autres espèces retenues pour cette analyse (LUDWIG, REYNOLDS, 1988). Selon ces auteurs, lorsque le nombre de relevés contenant à la fois les deux espèces pour lesquelles on teste l'association est supérieur au nombre de relevés attendus sous l'hypothèse de non-association, l'association est positive. Dans le cas contraire, elle est négative.

Résultats

Abondance et traits biologiques des espèces arborescentes

Dans la Rnfb, 37 espèces arborescentes ont été identifiées dont six regroupent à elles seules 68 % des individus inventoriés. Il s'agit de *Strombosia scheffleri* Engl. (Olacaceae), *Xymalos monospora* (Harv.) Baill. ex Warb. (Monimiaceae), *Myrianthus holstii* Engl. (Moraceae), *Chrysophyllum gorungosanum* Engl. (Sapotaceae), *Tabernaemontana johnstonii* Stem. Bark (Apocynaceae) et *Dracaena afromontana* Mildbr. (Dracaenaceae) avec des abondances relatives respectives de 27 %, 13 %, 11 %, 7 %, 5 % et 5 %. Au total, 2 217 individus de $dbh \geq 5$ cm ont été inventoriés sur une superficie de 3 ha. Ces six espèces ont des diaspores de type sarcochore ou ballochore. Certaines de ces espèces sont sciaphiles tandis que d'autres sont héliophiles. Les espèces *Entandrophragma excelsum* (Dawe & Sprague) Sprague (Meliaceae) et *Prunus africana* (Hook. F.) Kalkman (Rosaceae) qui sont en voie de disparition au Burundi ont été également identifiées dans la Rnfb. Ces deux espèces sont héliophiles et ont respectivement des diaspores de type ballochore et sarcochore (tableau I).

Structure diamétrique et régénération naturelle des espèces arborescentes

La structure diamétrique obtenue en combinant les effectifs de la même classe de diamètre des 37 espèces arborescentes inventoriées indique une dominance des individus de petit diamètre dans la Rnfb. Les individus de $dbh < 5$ cm représentent 63,7 % de tous les individus recensés tandis que ceux ayant un $dbh < 10$ cm représentent 74,7 %. Les individus de $dbh > 100$ cm représentent 0,7 % (figure 2). Dans cette réserve naturelle, les plus gros arbres appartiennent aux espèces *Chrysophyllum gorungosanum* Engl. et *Entandrophragma excelsum* (Dawe & Sprague) Sprague.

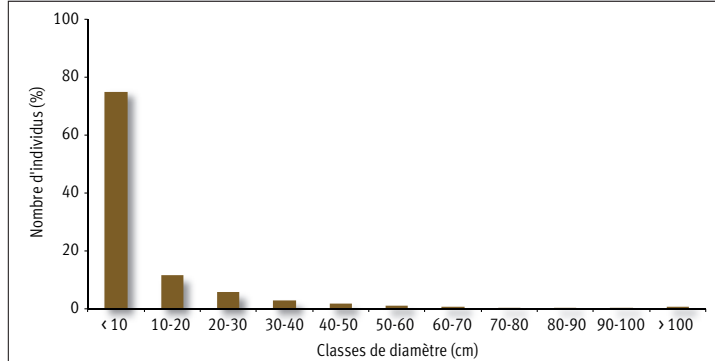


Figure 2.

Structure diamétrique globale des espèces arborescentes de la réserve naturelle forestière de Bururi, Burundi. Les individus de la même classe de diamètre des 37 espèces inventoriées ont été regroupés.

Les espèces arborescentes retenues pour l'analyse de la structure diamétrique et de la régénération naturelle peuvent se classer en deux groupes. Le premier groupe est constitué par les espèces *S. scheffleri*, *X. monospora*, *C. gorungosanum*, *M. holstii*, *D. afromontana* et *T. johnstonii* qui sont majoritairement représentées par des individus de petit diamètre. Pour chacune de ces espèces, les individus dont le dbh est compris entre 0 et 5 cm représentent plus de 60 % de la population totale de l'espèce considérée. Les individus qui ont un $dbh < 10$ cm représentent respectivement 76 %, 74 %, 65 %, 76 %, 80 % et 72 % de la population totale de chaque espèce (figure 3a). Ces espèces ont des indices de régénération qui sont respectivement 1,33, 1,92, 1,38, 2,28, 2,49 et 1,85. Le second groupe comprend *E. excelsum* (Dawe & Sprague) Sprague et *P. africana* (Hook. F.) Kalkman qui sont surtout représentées par des individus de grand diamètre. Pour chacune de ces deux espèces, les individus dont $0 < dbh < 5$ cm représentent moins de 10 % de la population totale de l'espèce. Les individus ayant un $dbh < 10$ cm représentent respectivement 13,5 % et 20 % de la population, tandis que ceux ayant un $dbh > 100$ cm représentent 43 % et 10 % respectivement (figure 3b). Les indices de régénération de ces deux espèces atteignent respectivement 0,04 et 0,25, et caractérisent des espèces à régénération déficiente.

Tableau I.
Caractéristiques des espèces arborescentes retenues pour les analyses.
Le dbh est le diamètre à hauteur de poitrine.

Espèce	dbh moyen	dbh max	Abondance relative (%)	Type de diaspore	Tempérament
<i>Chrysophyllum gorungosanum</i>	43,9	219,1	7	sarcochore	sciaphile
<i>Dracaena afromontana</i>	21,2	45,9	5	sarcochore	sciaphile
<i>Entandrophragma excelsum</i>	92,8	198,0	1	ballochore	héliophile
<i>Myrianthus holstii</i>	29,8	71,6	11	sarcochore	héliophile
<i>Prunus africana</i>	70,3	104,5	0,1	sarcochore	héliophile
<i>Strombosia scheffleri</i>	20,0	126,4	27	sarcochore	sciaphile
<i>Tabernaemontana johnstonii</i>	35,4	73,2	5	sarcochore	sciaphile
<i>Xymalos monospora</i>	22,3	92,0	13	ballochore	sciaphile



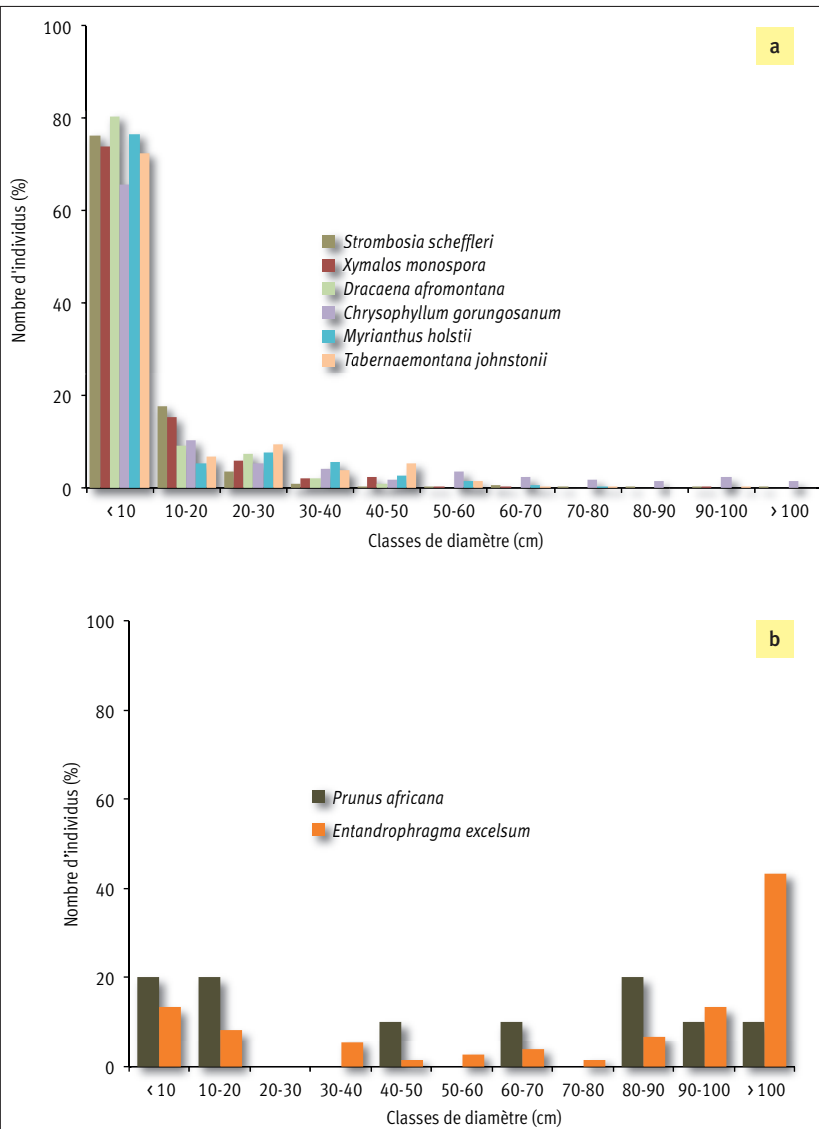
Plantule de *Prunus africana* dans une clairière de la réserve naturelle forestière de Bururi, Burundi.
Photo F. Havyarimana.

Distribution spatiale des espèces arborescentes

Le nombre d'individus ($dbh \geq 5$ cm) qui ont des proches voisins de la même espèce à une distance inférieure ou égale à 5 m diffère significativement entre les six espèces arborescentes les plus abondantes ($\chi^2 = 2\ 133$; $p < 0,001$; $ddl = 5$). Pour *S. scheffleri* et *X. monospora*, ces individus représentent respectivement 97 % et 90 % de la population totale et ce nombre ne diffère pas significativement entre les deux espèces ($\chi^2 = 2,7$; $p > 0,05$; $ddl = 1$). Par contre, pour les espèces *T. johnstonii*, *D. afromontana*, *M. holstii* et *C. gorungosanum*, les individus ($dbh \geq 5$ cm) qui ont des proches voisins de la même espèce à une distance inférieure ou égale à 5 m représentent respectivement 71 %, 73 %, 76 % et 81 % de la population. Le nombre de ces individus ne diffère pas significativement entre ces 4 espèces ($\chi^2 = 5,05$; $p > 0,05$; $ddl = 3$). Tous les individus ($dbh \geq 5$ cm) de *S. scheffleri* ont des proches voisins de la même espèce à une distance inférieure à 10 m. Pour *X. monospora*, *T. johnstonii*, *D. afromontana*, *M. holstii* et *C. gorungosanum*, les individus ($dbh \geq 5$ cm) qui ont des proches voisins de la même espèce à une distance comprise entre 5 et 10 m représentent 9,8 %, 24,8 %, 22,5 %, 19,0 % et 14,8 % de leur population respective (figure 4).

En utilisant la méthode de la distance au plus proche voisin, la distribution spatiale a été déterminée dans trois placettes (A, B et C) qui contiennent chacune une espèce ayant au moins 100 individus ($dbh \geq 5$ cm). Les espèces ici concernées sont *S. scheffleri* et *X. monospora*. L'analyse des paramètres de distribution spatiale de ces deux espèces indique qu'elles sont caractérisées par une distribution spatiale agrégée (tableau II).

Les espèces *D. afromontana*, *M. holstii*, *C. gorungosanum* et *T. johnstonii*, *E. excelsum* et *P. africana* ont des abondances inférieures à 100 individus ($dbh \geq 5$ cm) dans chacune des 12 placettes, ce qui empêche la détermination de leur mode de distribution spatiale en utilisant cette méthode. La structure spatiale de ces espèces a donc été déterminée en utilisant la méthode de DAJOZ (2003). Cette analyse révèle que les espèces *D. afromontana*, *M. holstii*, *C. gorungosanum* et *T. johnstonii* sont caractérisées par une distribution spatiale agrégée tandis que *E. excelsum* et *P. africana* ont une distribution aléatoire (tableau III). L'analyse du mode de distribution spatiale de *S. scheffleri* et *X. monospora* en utilisant la méthode de DAJOZ (2003) confirme le résultat de la méthode de la distance au plus proche voisin.



Figures 3.

Structure diamétrique des espèces arborescentes les plus abondantes et des espèces en voie de disparition au Burundi identifiées dans la réserve naturelle forestière de Bururi. (a) Structure diamétrique des espèces arborescentes les plus abondantes. (b) Structure diamétrique des espèces en voie de disparition au Burundi. Au sein de chaque espèce, le nombre d'individus de chaque classe de diamètre a été exprimé en pourcentage.

Impact de la distribution spatiale agrégée sur la régénération naturelle et la coexistence des espèces arborescentes

Il n'y a pas de relation significative entre la distance moyenne au proche voisin de la même espèce observée chez *S. scheffleri* et l'indice de régénération des espèces *M. holstii*, *T. johnstonii*, *D. afromontana*, *C. gorungosanum*, *E. exelsum* et *P. africana* ($p > 0,05$). La distance moyenne au proche voisin observée chez *X. monospora* n'a pas non plus d'effet significatif sur la régénération de ces espèces ($p > 0,05$). Par contre, en considérant simultanément les deux espèces grégaires les plus abondantes (*S. scheffleri* et *X. monospora*), la distance moyenne au proche voisin considérée étant celle de l'espèce grégaire la plus abondante au sein de la placette, cette rela-

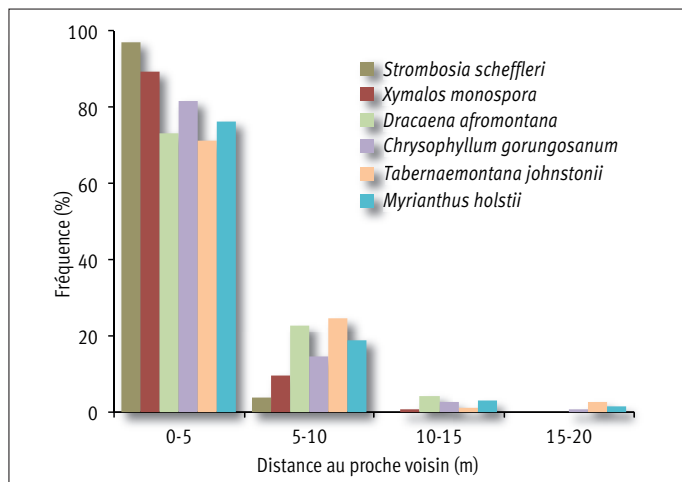


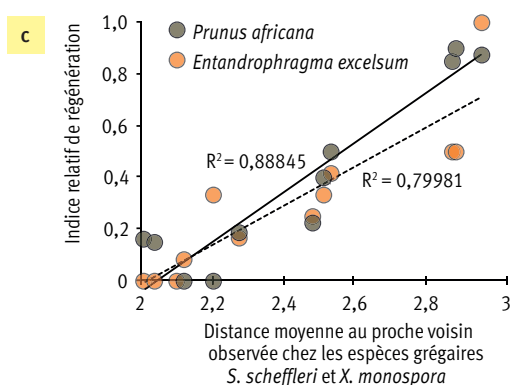
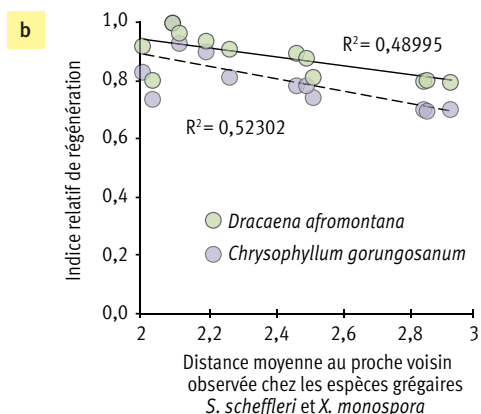
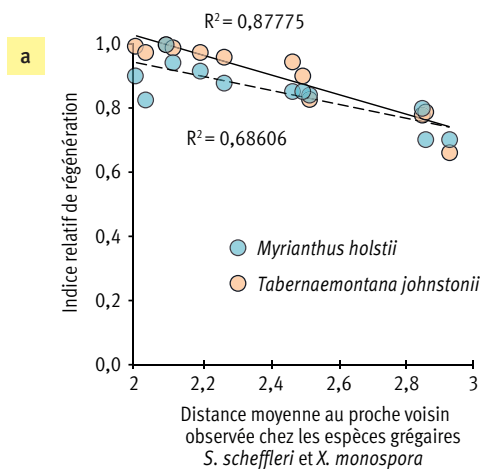
Figure 4.

Fréquence des individus en fonction des distances au proche voisin de la même espèce pour les espèces arborescentes les plus abondantes dans la réserve naturelle forestière de Bururi, Burundi. Chaque fréquence a été exprimée en pourcentage au sein de chaque espèce.

Tableau II.
Paramètres de distribution spatiale de *S. scheffleri* et *X. monospora* dans la réserve naturelle forestière de Bururi, Burundi : utilisation de la méthode de la distance au plus proche voisin.

A, B et C sont les trois placettes dans lesquelles l'espèce *S. scheffleri* ou *X. monospora* a au moins un effectif de 100 individus ($dbh \geq 5$ cm) ; n est le nombre d'individus dans la placette ; \bar{r}_0 est la distance moyenne observée jusqu'au voisin le plus proche de la même espèce dans la placette ; R est l'indice d'agrégation. * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$.

Paramètres	<i>Strombosia scheffleri</i>		<i>Xymalos monospora</i>
	A	B	C
n	103	123	115
\bar{r}_0	2,10	2,01	2,04
R	0,84**	0,89*	0,88*
Distribution	agrégée	agrégée	agrégée



Figures 5.

Impact de la distance moyenne au proche voisin de *Strombosia scheffleri* et *Xymalos monospora* sur la régénération naturelle des espèces arborescentes dans la réserve naturelle forestière de Bururi, Burundi. (a) *Myrianthus holstii* et *Tabernaemontana johnstonii* ; (b) *Dracaena afromontana* et *Chrysophyllum gorungosanum* ; (c) *Prunus africana* et *Entandrophragma excelsum*. Toutes les valeurs des indices de régénération d'une espèce arborescente dans les placettes ont été converties en indices relatifs de régénération. L'indice relatif de régénération est le rapport entre l'indice de régénération d'une espèce arborescente dans une placette considérée et l'indice de régénération le plus élevé dans les 12 placettes pour cette même espèce. Les valeurs des indices de régénération et de la distance au proche voisin présentées concernent 12 placettes mesurant chacune 0,25 ha.

tion devient significative. Dans ce cas, la relation entre les deux variables indique que la régénération naturelle de *M. holstii*, *T. johnstonii*, *D. afromontana* et *C. gorungosanum* est plus grande dans les placettes au sein desquelles cette distance est plus faible (figure 5 a et b). En revanche, la régénération de *E. excelsum* et *P. africana* est plus élevée dans les placettes où cette distance augmente (figure 5 c). L'impact des agrégats sur la régénération naturelle des espèces arborescentes varie donc suivant l'espèce considérée.

L'analyse de l'association spatiale entre l'espèce grégaire *S. scheffleri* ou *X. monospora* et les autres espèces arborescentes indique que *E. excelsum*, *M. holstii* et *P. africana* ne sont pas associées à ces deux espèces grégaires les plus abondantes. L'espèce *D. afromontana* est seulement associée positivement à l'espèce grégaire *S. scheffleri* alors que *T. johnstonii* et *C. gorungosanum* sont positivement associées aux deux espèces grégaires. Une association positive entre les deux espèces grégaires les plus abondantes s'observe également dans la Rnfb (tableau IV).

Tableau III.
Paramètres de distribution spatiale des espèces arborescentes les plus abondantes (*S. scheffleri*, *X. monospora*, *M. holstii*, *C. gorungosanum*, *T. johnstonii* et *D. afromontana*) et des espèces en voie de disparition (*E. excelsum* et *P. africana*) identifiées dans la réserve naturelle forestière de Bururi au Burundi selon la méthode de DAJOZ (2003).

Espèce	m	σ^2	p	Distribution
<i>Chrysophyllum gorungosanum</i>	18,3	121,5	$p < 0,05$	agrégée
<i>Dracaena afromontana</i>	8,9	66,3	$p < 0,05$	agrégée
<i>Entandrophragma excelsum</i>	6,1	10,4	$p > 0,05$	aléatoire
<i>Myrianthus holstii</i>	23,2	426,9	$p < 0,05$	agrégée
<i>Prunus africana</i>	0,8	0,6	$p > 0,05$	aléatoire
<i>Strombosia scheffleri</i>	69,9	1 411,5	$p < 0,05$	agrégée
<i>Tabernaemontana johnstonii</i>	11,8	135,4	$p < 0,05$	agrégée
<i>Xymalos monospora</i>	23,9	132,9	$p < 0,05$	agrégée

m et σ^2 sont respectivement la moyenne et la variance du nombre d'individus de l'espèce dans la placette tandis que p est le seuil de probabilité pour que le rapport σ^2 / m soit différent de 1.

Discussion

Abondance et distribution spatiale des espèces arborescentes

Pour déterminer le type de distribution spatiale des espèces arborescentes, les méthodes de la distance au plus proche voisin et celle de DAJOZ (2003) ont été utilisées. Il existe cependant d'autres méthodes d'analyse de la distribution spatiale (PERRY *et al.*, 2006) qui n'ont pas été retenues dans cette étude, notamment celles utilisant la distribution binomiale négative, la distribution de poisson (CLARK, EVANS, 1954) ou la méthode de RIPLEY (1977). Les méthodes basées sur les distances sont particulièrement efficaces, surtout lorsque les individus de la communauté sont facilement identifiables comme dans le cas des arbres d'une forêt (LUDWIG, REYNOLDS, 1988). Bien que plus efficace pour l'analyse de la structure spatiale, la méthode de RIPLEY, qui est aussi basée sur les distances, n'a pas été utilisée dans cette étude. En effet, cette méthode n'est pas

recommandée dans les écosystèmes présentant des gradients environnementaux (HAASE, 1995 ; WALTER, 2006), pouvant dissimuler les structures spatiales résultant des interactions biotiques (HAASE, 1995). La Rnfb présente de fortes variations topographiques qui limitent l'utilisation de cette méthode. La méthode basée sur les distances utilisée dans cette étude, qui n'exige pas des placettes de taille particulière, a été préférée car la détermination de la taille des placettes reste un point de discussion pour l'étude de la structure spatiale (NSHIMBA, 2008). Effectivement, les variations environnementales, qui sont souvent à l'origine de la structure spatiale des espèces, s'observent beaucoup plus dans des placettes de taille plus grande (WISZ *et al.*, 2008). Par conséquent, le changement de la taille des placettes peut conduire à des conclusions différentes sur le type de structure spatiale en présence (BELLEHUMEUR *et*

Tableau IV.
Test d'association χ^2 entre l'espèce grégaire *S. scheffleri* ou *X. monospora* et les espèces *P. africana*, *M. holstii*, *E. excelsum*, *D. afromontana*, *T. johnstonii* et *C. gorungosanum* dans la réserve naturelle forestière de Bururi, Burundi.

	Espèces testées						
	<i>Xymalos monospora</i>	<i>Prunus africana</i>	<i>Myrianthus holstii</i>	<i>Entandrophragma excelsum</i>	<i>Dracaena afromontana</i>	<i>Tabernaemontana johnstonii</i>	<i>Chrysophyllum gorungosanum</i>
<i>Strombosia scheffleri</i>	4,14*	0,04	1,77	3,04	4,99*	14,48***	7,69**
<i>Xymalos monospora</i>	-	1,54	0,81	0,59	0,17	4,5*	5,98*

Ce test est réalisé sur la base de 34 relevés mesurant chacun 25 m². * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$.

**Photos 3.**

Entandrophragma excelsum à trois stades de développement différents, dans la réserve naturelle forestière de Bururi, Burundi. (a) stade de plantule dans un endroit éclairé ; (b) stade de jeune arbre ; (c) stade d'arbre mature.

Photos F. Havyarimana.

al., 1997). Par ailleurs, les résultats sont validés en utilisant un test statistique qui permet d'augmenter la fiabilité des conclusions. Cette méthode, quoique ancienne, reste à l'heure actuelle utilisée par de nombreux auteurs pour déterminer la structure spatiale de divers organismes (TOFT, FRAIZER, 2003 ; BAUM *et al.*, 2005 ; D'EON, GLENN, 2005 ; QUEVEDO *et al.*, 2006 ; VINATIER *et al.*, 2011). Elle a cependant des limites car elle ne permet pas d'analyser la structure spatiale des espèces les moins abondantes (BÜTLER, 2000). La combinaison de la méthode basée sur les distances et celle de DAJOZ (2003) qui est fondée sur la variance du nombre d'individus dans les placettes permet de combler cette lacune.

La distribution spatiale d'une espèce résulte de l'interaction des facteurs biotiques et abiotiques (QUINN, DUNHAM, 1983). D'une part, les distributions spatiales agrégées de *S. scheffleri*, *X. monospora*, *M. holstii*, *T. johnstoni*, *D. afromontana* et *C. gorungosanum* peuvent être interprétées comme étant le reflet des variations des caractéristiques du milieu (DAJOZ, 2003 ; SILVERTOWN, 2004). Ces espèces vont s'agréger dans les endroits où les conditions du milieu sont favorables pour leur développement (HART, 1990). D'autre part, le mode de dispersion peut aussi expliquer l'agrégation

de ces espèces (LUDWIG, REYNOLDS, 1988). La limitation de la dispersion occasionne en effet une distribution spatiale agrégée (CONDIT *et al.*, 2000) souvent observable pour les espèces arborescentes tropicales (SEIDLER, PLOTKIN, 2006). La distance au proche voisin qui est faible pour la plupart des individus de ces espèces grégaires serait par conséquent le reflet d'une dispersion limitée. Les espèces grégaires *S. scheffleri*, *M. holstii*, *T. johnstoni*, *D. afromontana* et *C. gorungosanum* ont des diaspores de type sarcochore tandis que la diaspore de *X. monospora* est de type ballochore (HABIYAREMYE, 1993). Les sarcochores sont des diaspores totalement ou partiellement charnues tandis que les ballochores sont expulsées par la plante elle-même au cours de la dissémination. Ces types de diaspores, ne pouvant assurer une dispersion à grande distance, peuvent conférer à ces espèces une structure spatiale agrégée. Les espèces *P. africana* et *E. excelsum* qui ont respectivement des diaspores de type sarcochore et ballochore n'ont cependant pas une structure spatiale agrégée, mais plutôt une structure spatiale aléatoire. En plus des caractéristiques édaphiques ou topographiques du milieu qui peuvent déterminer la distribution spatiale d'une espèce (DAJOZ, 2003), la structure spatiale aléatoire résulterait d'une structure spatiale agrégée par le

mécanisme de mortalité densité-dépendante des individus qui peut faire évoluer au cours du temps vers une structure spatiale régulière (GUOYU *et al.*, 2009). Ce changement de structure spatiale correspond souvent au passage du stade jeune au stade adulte (BAGGHI *et al.*, 2011). Dans le contexte de cette étude, le fait que toutes les espèces à structure spatiale agrégée soient majoritairement représentées par les individus de petit diamètre et celles à structure spatiale aléatoire par les individus de grand diamètre, il y a lieu de postuler par analogie que les structures spatiales de *P. africana* et *E. excelsum* seraient causées par une mortalité qui dépendrait de la densité de *S. scheffleri* et *X. monospora*.

Structure diamétrique et impact de la distribution spatiale agrégée sur la régénération et la coexistence des espèces arborescentes

L'analyse de la structure diamétrique au sein d'un peuplement forestier montre souvent deux grands types de distribution diamétrique : une distribution de type exponentielle décroissante et une distribution en cloche (DUPUY *et al.*, 1998). Les espèces arborescentes de la Rnfb qui ont une structure diamétrique de type exponentielle décroissante sont *S. scheffleri*, *X. monospora*, *C. gorungosanum*, *M. holstii*, *D. afromontana*, *T. johnstonii*. Cette structure qui met en évidence l'abondance des tiges de petit diamètre traduit l'existence de conditions naturelles favorables à la régénération de ces espèces (DOUCET, KOUADIO, 2007). Les espèces *C. gorungosanum*, *T. johnstonii* et *D. afromontana* sont des espèces sciaphiles du sous-bois qui ont leur optimum de régénération sous canopée fermée (BLANC, 1996 ; CONNELL, GREEN, 2000 ; MUHANGUZI *et al.*, 2007). Les graines de *S. scheffleri* peuvent germer en forêt sous des gammes variées de luminosité (MUHANGUZI *et al.*, 2007) et *X. monospora* est une espèce normalement forestière mais tolérante à la lumière (LAWES *et al.*, 2007). *M. holstii* est par contre une espèce strictement héliophile (BINGGELI, HAMILTON, 1993) même s'il présente une structure diamétrique exponentielle décroissante. La structure diamétrique de *E. excelsum* ou *P. africana* n'est pas de type exponentielle décroissante et révèle leur faible pouvoir de régénération (FARGEOT *et al.*, 2004) dans l'environnement forestier actuel. Cette régénération déficiente est confirmée par l'analyse des indices de régénération.

La régénération des espèces *C. gorungosanum*, *M. holstii*, *D. afromontana* et *T. johnstonii* n'est pas négativement affectée par la présence d'agrégats de *S. scheffleri* et *X. monospora*. Par contre, la régénération naturelle de *P. africana* et *E. excelsum* est limitée par la présence d'agrégats. Les plantules de *P. africana* restent normalement plus abondantes dans les endroits de la forêt où il y a une bonne pénétration de lumière et dans les sites perturbés (CUNNINGHAM, MBENKUM, 1993), tandis que certaines espèces du genre *Entandrophragma* ne tolèrent pas l'ombrage à l'état de plantules (ALEXANDRE, 1982). La lumière apparaît donc comme un facteur susceptible de limiter la régénération des espèces *E. excelsum* et *P. africana* au sein des agrégats. Aussi, la proportion relative des plantules au sein des populations végétales reste fonction de leur tolérance à l'ombrage (BALANDIER *et al.*, 2010) et leur survie dépend de l'architecture de la

canopée (KOPP *et al.*, 2006) qui peut être fermée au niveau des agrégats. Cette déficience de régénération de *P. africana* et *E. excelsum* au sein des agrégats explique par conséquent l'absence de leur association spatiale significativement positive avec *S. scheffleri* et *X. monospora*. HUBBEL *et al.* (2001) mettent également en avant l'effet négatif d'une forte densité d'une espèce sur la survie des individus voisins de petit diamètre comme les plantules. *M. holstii* est aussi une espèce héliophile qui n'est cependant pas négativement affectée par la présence d'agrégats. Les fruits de cette espèce sont appréciés par les hommes et les singes qui peuvent assurer sa dispersion en dehors des agrégats et faciliter ainsi sa régénération. En outre, il n'est pas exclu qu'une espèce normalement héliophile au stade adulte ait un tempérament sciaphile au stade de plantule (DUPUY *et al.*, 1998). Ce changement de tempérament au cours du développement pourrait expliquer la régénération de *M. holstii* dans les agrégats de *S. scheffleri* et *X. monospora*. Bien que HAKIZIMANA *et al.* (2011) estiment que l'agrégation des individus d'une espèce arborescente peut avoir un effet positif sur la régénération d'autres espèces arborescentes du même habitat, la présente étude révèle en plus que cette agrégation a des effets contrastés selon le tempérament des espèces considérées.

Conclusion

L'étude met en évidence l'impact de la structure spatiale agrégée de *Strombosia scheffleri* et *Xymalos monospora* sur la régénération naturelle des espèces arborescentes avec lesquelles elles cohabitent. L'agrégation de ces espèces facilite leur propre régénération naturelle et celle d'autres espèces, notamment *Chrysophyllum gorungosanum*, *Myrianthus holstii*, *Dracaena afromontana* et *Tabernaemontana johnstonii*. Cette agrégation limite en revanche la régénération de *Entandrophragma excelsum* et *Prunus africana*, deux espèces connues comme étant menacées de disparition au Burundi. La compétition à laquelle les deux espèces sont soumises pourrait être l'un des facteurs susceptibles d'accentuer leur disparition dans cet écosystème. Ainsi, l'impact de l'agrégation spatiale d'une espèce arborescente varie en fonction de l'espèce avec laquelle elle cohabite. En outre, la coexistence des espèces arborescentes reste dépendante du mode de distribution spatiale des espèces les plus abondantes. La dominance locale d'une espèce peut par conséquent réduire la diversité, comme le stipule l'hypothèse d'échappement souvent évoquée en écologie. Afin de mieux préserver les espèces *E. excelsum* et *P. africana*, une production de plants en pépinière devrait être envisagée. Un reboisement de ces espèces dans les endroits plus dégagés comme dans la zone de lisière de la Rnfb permettrait leur conservation *in situ*. Un reboisement de ces espèces dans les grandes clairières forestières permettrait également leur restauration.

Remerciements

Les auteurs remercient les responsables du Gouvernement du Burundi, de l'Université libre de Bruxelles et de la réserve naturelle forestière de Bururi.

Références bibliographiques

- ADLER F. R., MULLER-LANDEAU H. C., 2005. When do localized natural enemies increase species richness? *Ecology Letters*, 8: 438-447.
- ALEXANDRE D. Y., 1982. Aspects de la régénération naturelle en forêt dense de Côte d'Ivoire. *Candollea*, 37 (2) : 579-588.
- BAGGHI R., HENRYS P., BROWN P. E., BURSLEM D. F. R. P., DIGGLE P. J., GUNATILLEKE C. V. S., GUNATILLEKE I. A. U. N., KASSIM A. R., LAW R., NOOR S., VALENCIA R. L., 2011. Spatial patterns reveal negative density dependence and habitat associations in tropical trees. *Ecology*, 92 (9): 1723-1729.
- BALANDIER P., MARQUIER A., PERRET S., COLLET C., COURBAUD B., 2010. Comment estimer la lumière dans le sous-bois forestier à partir des caractéristiques dendrométriques des peuplements ? *Rendez-vous Techniques de l'Onf*, 27-28 : 52-58.
- BAUM A. K., RUBINK W. L., PINTO M. A., COULSON R. N., 2005. Spatial and temporal distribution and nest site characteristics of feral honey bee (Hymenoptera: Apidae) colonies in a coastal prairie landscape. *Environmental Entomology*, 34 (3): 610-618.
- BELLEHUMEUR C., LEGENDRE P., MARCOTTE D., 1997. Variance and spatial scales in a tropical rain forest: changing the size of sampling units. *Plant Ecology*, 130: 89-98.
- BINGGELI P., HAMILTON A. C., 1993. Biological invasion by *Maesopsis eminii* in the East Usambara forests, Tanzania. *Opera Botanica*, 121: 229-235.
- BLANC P., 1996. Disjonctions et singularités dans les flores hygrophiles de sous-bois en Afrique. In : Guillaumet J.-L., Belin M., Puig H. (éds). *Phytogéographie tropicale : réalités et perspectives*. Paris, France, Orstom, coll. Colloques et séminaires, 25-38.
- BLANC L., FLORES O., MOLINO J.-F., GOURLET-FLEURY S., SABATIER D., 2003. Diversité spécifique et regroupement d'espèces arborescentes en forêt guyanaise. *Revue Forestière Française*, 55 : 131-146.
- BOEHM D. A., 2011. *Forestry: Research, Ecology and Policies*. New York, USA, Nova Science Publishers, 196 p.
- BOOSE E. R., BOOSE E. F., LEZBERG A. L., 1998. A practical method for mapping trees using distance measurements. *Ecology*, 79 (3): 819-827.
- BOUZILLÉ J. B., 2007. *Gestion des habitats naturels et biodiversité : concepts, méthodes et démarches*. Paris, France, Tec & Doc Lavoisier, 331 p.
- BURKEY T. V., 1994. Tropical tree species diversity: a test of the Janzen-Connell model. *Ecologia*, 97: 533-540.
- BÜTLER R., 2000. Analyse de la distribution spatiale d'objets dans un paysage. Fiche d'enseignement. Lausanne, Suisse, École polytechnique fédérale de Lausanne, 17 p.
- CLARK J. P., EVANS F. C., 1954. Distance to nearest neighbor as a measure of spatial relationships in populations. *Ecology*, 35: 445-453.
- CONDIT R., ASHTON P. S., BAKER P., BUNYAVEJCHEWIN S., GUNATILLEKE S., GUNATILLEKE N., HUBBEL S. P., FOSTER R. B., ITOH A., LAFRANKIE J. V., LEE H. S., LOSOS E., MANOKARAN N., SUKUMAR R., YAMAKURA T., 2000. Spatial patterns in the distribution of tropical tree species. *Science*, 288: 1414-1418.
- CONNELL J., 1978. Diversity in rain tropical forests and coral reefs. *Science*, 199: 1302-1310.
- CONNELL J. H., GREEN P. T., 2000. Seedling dynamics over thirty-two years in a tropical rain forest tree. *Ecology*, 81 (2): 568-584.
- CONNELL J., TRACEY J., WEBB L., 1984. Compensatory recruitment, growth and mortality as factors maintaining rain forest tree diversity. *Ecological Monographs*, 54 (2): 141-164.
- CUNNINGHAM A. B., MBENKUM F. T., 1993. Sustainability of harvesting *Prunus africana* bark in Cameroon, a medicinal plant in international trade. Paris, France, Unesco, People and Plants Working Paper 2, 28 p.
- DAJOZ R., 2003. *Précis d'écologie*. Paris, France, Dunod, 615 p.
- D'EON R. G., GLENN S. M., 2005. The influence of forest harvesting on landscape spatial patterns and old-growth-forest fragmentation in southeast British Columbia. *Landscape Ecology*, 20: 19-33.
- DOUCET J.-L., KOUADIO Y. L., 2007. Le moabi, une espèce « phare » de l'exploitation forestière en Afrique centrale. *Parcs et Réserves*, 62 (2) : 25-31.
- DUPUY B., DURRIEU DE MADRON M., PETTRUCCI Y., 1998. *Sylviculture des peuplements naturels en forêt dense humide africaine. Acquis et recommandations*. Bois et Forêts des Tropiques, 257 (3) : 5-22.
- EGBERT O., DAVIDAR P., DICK C. W., PUYRAVAUD J. P., TURBORGH J., WRIGHT S. J., 2004. Why do some tropical forests have so many species of trees? *Biotropica*, 36 (4): 447-473.
- FARGEOT C., FORNI E., NASI R., 2004. Réflexions sur l'aménagement des forêts de production dans le bassin du Congo. *Bois et Forêts des Tropiques*, 281 (3) : 19-34.
- FLORES O., 2005. Déterminisme de la régénération chez quinze espèces d'arbres tropicaux en forêt guyanaise: Les effets de l'environnement et de la limitation par la dispersion. Thèse, Université Montpellier II, France, 306 p.
- FRONTIER S., PICHOD-VIALE D., LEPRÊTRE A., DAVOULT D., LUCZAK C., 2008. *Écosystèmes : structure, fonctionnement, évolution*. Paris, France, Dunod, 4^e édition, 558 p.
- GUOYU L., HUA Z., MIN C., YUEHUA H., HONG W., XIAOBAO D., SHISHUN Z., JUNGYUN C., JIANGUO H., YOUCAI H., LINYUN L., HAILONG X., JUNPING S., 2009. Spatial dispersion patterns of trees in a tropical rainforest in Xishuangbanna, southwest China. *Ecological Research*, 24: 1117-1124.
- HABIYAREMYE F. X., 1993. Analyse phytosociologique des forêts primaires de la crête Zaïre-Nil au Rwanda. *Belgian Journal of Botany*, 126 (1) : 100-134.

- HAKIZIMANA P., BANGIRINAMA F., HAVYARIMANA F., HABONIMANA B., BOGAERT J., 2011. Analyse de l'effet de la structure spatiale des arbres sur la régénération naturelle de la forêt claire de Rumonge au Burundi. *Bulletin Scientifique de l'Institut National pour l'Environnement et la Conservation de la Nature*, 9 : 46-52.
- HAO Z., ZHANG J., SONG B., YE J., BUHANG L., 2007. Vertical structure and spatial associations of dominant tree species in old-growth temperate forest. *Forest Ecology and Management*, 252: 1-11.
- HART T. B., 1990. Monospecific dominance in tropical rain forest. *Trends in Ecology and Evolution*, 5 (1): 6-11.
- HAASE P., 1995. Spatial pattern analysis in ecology based on Ripley's K-function: Introduction and methods of edge correction. *Journal of Vegetation Science*, 6: 575-582.
- HAVYARIMANA F., 2009. Impact de la distribution spatiale sur la diversité végétale dans la Réserve Naturelle Forestière de Bururi au Burundi. Mémoire de master, Université libre de Bruxelles, Belgique, 55 p.
- HUBBELL S., AHUMADA A. J., CONDIT R., FOSTER B. R., 2001. Local neighborhood effect on long-term survival of individual trees in neotropical forest. *Ecological Research*, 16: 859-875.
- KOPP C. D., SCHNITZLER A., ARAN D., 2006. Dynamics in natural mixed-beech forest of the upper Vosges. *Biodiversity and Conservation*, 15: 1063-1093.
- KÖPPEN W., 1923. *Die Klimate der Erde-Grundriss der Klimakunde*. Berlin, Leipzig, Allemagne, Walter de Gruyter & Co., 369 p.
- LAWES M. J., JOUBERT R., GRIFFITHS M. E., BOUDREAU S., CHAPMAN C. A., 2007. The effect of the spatial scale of recruitment on tree diversity in afro-montane forest fragments. *Biological Conservation*, 139: 447-456.
- LEJOLY J., 1993. *Méthodologie pour les inventaires forestiers (partie flore et végétation)*. Projet Ecofac (Conservation et utilisation rationnelle des écosystèmes forestiers en Afrique Centrale). Bruxelles, Belgique, Agreco-Ctft, 53 p.
- LUDWIG A. J., REYNOLDS J. F., 1988. *Statistical ecology. A primer on methods and computing*. New York, USA, Wiley Interscience, 337 p.
- MILLER R., 2005. *Écologie*. Bruxelles, Belgique, De Boeck & Larcier, 821 p.
- MUHANGUZI H. D. R., OBUA J., ORYEM-ORIGA H., 2007. The effect of human disturbance on tree species composition and demographic structure in Kalinzu Forest Reserve, Uganda. *African Journal of Ecology*, 45 (3): 2-10.
- NICOTRA A. B., 1998. Sex ratio variation and spatial distribution of *Siparuna grandiflora*, a dioecious shrub. *Ecologia*, 115: 102-113.
- NSHIMBA S.-M., 2008. Étude floristique, écologique et phytosociologique des forêts de l'île Mbiye, à Kisangani, République démocratique du Congo. Thèse, Université libre de Bruxelles, Belgique, 272 p.
- NZIGIDAHERA B., 2000. Analyse de la diversité biologique végétale nationale et identification des priorités pour sa conservation. Bujumbura, Burundi, Institut national pour l'environnement et la conservation de la nature, 126 p.
- NZIGIYIMPA L., NTUNGWANAYO E., 2010. Programme aires protégées. Bujumbura, Burundi, Institut national pour l'environnement et la conservation de la nature, 10 p.
- PEET R. K., CHRISTENSEN N. L., 1987. Competition and tree death: Most tree die young in the struggle for the forest's scarce resources. *Bioscience*, 37 (8): 586-595.
- PERRY L. W. G., MILLER B. P., ENRIGHT N. J., 2006. A comparison of methods for the statistical analysis of spatial point patterns in plant ecology. *Plant Ecology*, 187: 59-82.
- POMMERENING A., 2002. Approaches to quantifying forest structures. *Forestry*, 75 (2): 305-324.
- QUEVEDO M., BAÑUELOS M. J., SÁEZ O., OBESO J. R., 2006. Habitat selection by Cantabrian cappercaillie *Tetrao urogallus cantabricus* at the edge of the species' distribution. *Wildlife Biology*, 12 (3): 267-276.
- QUINN J. F., DUNHAM A. E., 1983. On hypothesis testing in ecology and evolution. *American Naturalist*, 122: 602-617.
- REYNALDO L. P., 2005. Spatial distribution pattern of trees in seasonally dry forest in the Cerros de Amatape National Park, Northwestern Peru. *Revista Peruana de Biología*. 12 (2): 317-326.
- RIPLEY B. D., 1977. Modelling spatial patterns. *Journal of the Royal Statistical Society, series B (methodological)*, 39 (2): 172-212.
- RISHIRUMUHIRWA T., 2000. Gestion et conservation des sols dans les tropiques humides d'altitude. Cas du Burundi-Région des Grands lacs. Lausanne, Suisse, École polytechnique fédérale de Lausanne, Document du Département de génie rural, 58 p.
- SEIDLER T. G., PLOTKIN J. B., 2006. Seed dispersal and spatial pattern in tropical trees. *PLoS Biology*, 4 (11): 2132-2137.
- SILVERTOWN J., 2004. Plant coexistence and the niche. *Trends in Ecology and Evolution*, 19 (11): 605-611.
- SINCLAIR D. F., 1985. On tests of spatial randomness using mean nearest neighbour distance. *Ecology*, 66: 1084-1085.
- STEVENSON R. P., 2007. A test of the escape and colonization hypothesis for zoochorous tree species in a Western Amazonian forest. *Plant Ecology*, 190: 245-258.
- TOFT A. C., FRAIZER T., 2003. Spatial dispersion and density dependence in a perennial desert shrub (*Chrysothamnus nauseosus*: Asteraceae). *Ecological Monographs*, 73 (4): 605-624.
- VALENCIA R., BALSLEV H., MINOC G. P., 1994. High tree alpha-diversity in amazonian Ecuador. *Biodiversity and Conservation*, 3: 21-28.
- VINATIER F., TIXIER P., DUYCK P. F., LESCOURRET F., 2011. Factors and mechanisms explaining spatial heterogeneity: a review of methods for insect populations. *Methods in Ecology and Evolution*, 2 (1): 11-22.
- WALTER J. M. N., 2006. La méthode de Ripley pour l'analyse des structures spatiales ponctuelles en écologie. Strasbourg, France, Université Louis Pasteur, Institut de Botanique, 10 p.
- WISZ M. S., HIJMANS R. J., LI J., PETERSON A. T., GRAHAM C. H., GUIAN A., 2008. Effects of sample size on the performance of species distribution models. *Diversity and Distributions*, 14: 763-773.