

Impact du feu sur la structure et la composition floristique d'un peuplement forestier de Côte d'Ivoire et interaction avec les traitements sylvicoles

Memel S. Ch. Yedmel, Adjumane A. Kadio, Olivier J. Hardy, N'Guessan François Kouame et Nicolas S. Barbier

Résumé : La dynamique structurale et floristique des forêts tropicales humides en réponse aux perturbations reste très méconnue, en dépit des problématiques actuelles de stockage de carbone et de conservation de la biodiversité. Le dispositif de la Téné (Côte d'Ivoire) est un peuplement forestier suivi depuis 1978, afin d'étudier à long terme la dynamique des espèces à potentiel commercial. En 1983, il a été accidentellement parcouru par le feu, et plus de 65 % de la surface totale a été atteinte. L'objectif de cette étude est d'évaluer l'impact des modalités sylvicoles combinées au passage du feu sur la structure et la composition floristique du peuplement. Les variations structurales et floristiques ont été testées respectivement à l'aide d'un simple modèle d'ANCOVA et d'une ordination. Les résultats obtenus montrent que l'impact du feu, en termes de surface brûlée, de structure et de composition floristique, a été significativement accru par les perturbations induites par les traitements sylvicoles. Les modalités sylvicoles supposées bénéfiques à l'accroissement des espèces à potentiel commercial peuvent accroître la susceptibilité aux feux et entraîner à long terme des effets majeurs sur la structure et la composition floristique du peuplement.

Abstract: The floristic and structural dynamics of moist tropical forests following degradation remain largely unknown. Nonetheless, understanding these dynamics is vital in the current context of forest carbon and biodiversity issues. The Téné plot (Côte d'Ivoire) is a forest research device set up in 1978 to study, in the long term, the dynamics of species with a commercial value. In 1983, the plots were accidentally burned, and more than 65% of the total area was affected. The objective of this study is to evaluate the impact of forest silviculture in combination with fire on stand structure and floristic composition. The structural and floristic variations were tested respectively using a simple model of ANCOVA and an ordination. The results obtained show that the impact of fire, in terms of burned surface, structure, and floristic composition, was significantly increased by the disturbance induced by the forestry treatments. These results show that silvicultural treatments presumably favourable to species with a commercialization potential can increase susceptibility to fires and cause long-term effects on forests' structure and floristic composition.

Introduction

Les ressources forestières et en particulier le bois d'œuvre constituent une source importante de revenus pour un certain nombre de pays et de populations. Une exploitation de deux à trois tiges/ha d'espèces commerciales est la règle d'exploitation forestière souhaitée dans le cadre des plans d'aménagement en forêt tropicale (Durrieu de Madron et al. 1998).

Cependant, la sensibilité accrue des forêts humides exploitées aux incendies est désormais largement démontrée (Bertault et al. 1999; Siegert et al. 2001; Cochrane 2003; Cochrane et Barber 2009). Lors des gigantesques incendies qui ont touché l'Indonésie en 1997 et 1998, Siegert et al. (2001) ont pu démontrer à large échelle que les zones forestières les plus touchées étaient celles récemment exploitées. En effet, l'exploitation forestière du couvert a pour effets :

Reçu le 15 septembre 2009. Accepté le 15 mai 2010. Publié sur le site Web des Presses scientifiques du CNRC, au rcrf.cnrc.ca, le 31 août 2010.

M.S.Ch. Yedmel^{1,2}. Université de Cocody-Abidjan (Côte d'Ivoire), Laboratoire de botanique, Unité de formation et de recherche (UFR) Biosciences, 22 B.P. 582 Abidjan 22, Côte d'Ivoire.

A.A. Kadio. Société de développement des forêts (Sodefor), 01 B.P. 3770 Abidjan 01, Côte d'Ivoire.

O.J. Hardy. Fonds de la recherche scientifique (FNRS) — Université Libre de Bruxelles (Belgique), Service Évolution biologique et écologie, C.P.160/12, avenue F.D. Roosevelt 50, 1050 Bruxelles, Belgique.

N.F. Kouame. Université de Cocody-Abidjan (Côte d'Ivoire), Laboratoire de botanique, UFR Biosciences, 31 B.P. 165 Abidjan 31, Côte d'Ivoire.

N.S. Barbier. FNRS — Université Libre de Bruxelles (Belgique), Laboratoire de complexité et dynamique des systèmes tropicaux, C.P. 169, Avenue F.D. Roosevelt 50, BE-1050 Bruxelles, Belgique.

1. Auteur correspondant (courriel : yscharles@yahoo.fr).

2. Adresse actuelle : Université Libre de Bruxelles (Belgique), Service Évolution biologique et écologie, C.P.160/12, avenue F.D. Roosevelt 50, 1050 Bruxelles, Belgique.

(i) d'augmenter la quantité de combustible disponible (débris, recrus ligneux et herbacés, lianes); (ii) d'augmenter la vitesse de dessèchement du combustible due à une température plus élevée et une humidité relative plus faible en sous-bois (Uhl et Kauffman 1990); (iii) d'augmenter l'accès aux braconniers et autres intervenants non contrôlés via l'ouverture de layons et de routes de débardages. Le résultat de ces effets combinés est d'augmenter simultanément la probabilité et l'impact des feux de forêt (Siegert et al. 2001; Cochrane et Barber 2009).

Des dispositifs expérimentaux sont dès lors nécessaires pour permettre de préciser la vitesse de reconstitution des forêts à vocation de production, et leur sensibilité au feu, en fonction du degré d'ouverture des peuplements (Durrieu de Madron et al. 1998). Cependant, les dispositifs de suivi à long terme des écosystèmes sont coûteux et donc rares (Picard 2007).

Le dispositif permanent de la Téné en Côte d'Ivoire constitue un cas d'école : lors de sa mise en place en 1978, différentes modalités d'intervention sylvicole ont été pratiquées (exploitation et éclaircie par dévitalisation). En 1983, un important incendie a traversé le dispositif. Depuis, le suivi a été maintenu régulièrement, produisant une base de données incluant jusqu'à 22 000 arbres suivis individuellement. La présente étude vise à synthétiser l'effet de ces traitements sur la structure et la composition floristique du dispositif permanent de la Téné. Plus spécifiquement, nous posons les questions suivantes : (i) Peut-on mettre en évidence une relation entre l'intervention sylvicole et les dégâts liés au feu ? (ii) Quels sont les impacts des traitements sylvicoles et du feu de forêt sur la structure et la composition floristique ? Enfin, (iii) le recul temporel dont nous disposons nous permet-il d'observer une restauration progressive des peuplements vers leur structure et leur composition floristique initiale ?

Méthodes

Présentation du site d'étude

La forêt ivoirienne fait partie du massif forestier ouest-africain qui représente aujourd'hui environ 8 % des superficies des forêts denses africaines. Elle peut être divisée en deux types principaux en fonction des variations de pluviosité et de durée de la saison sèche : les forêts denses humides sempervirentes et les forêts denses humides semi-décidues (Bertault et al. 1999; Zobi 2002).

Le site de la Téné (6°31'14"N, 5°28'44"O), situé au centre ouest de la Côte d'Ivoire, est localisé dans la forêt classée de la Téné, dans le département d'Oumé. La forêt classée de la Téné couvre une superficie de 29 400 ha (Anonyme 1995). Elle est caractéristique d'une forêt dense semi-décidue (Anonyme 1995; Bertault et al. 1999). Selon Guillaumet et Kahn (1979), le massif de la Téné fait le lien entre la forêt à *Celtis* spp. (Ulmaceae) et *Triplochiton scleroxylon* K.Schum. (Sterculiaceae) avec en outre *Mansonia altissima* (A.Chev.) A.Chev. (Sterculiaceae), *Chrysophyllum perpulchrum* Mildbr. ex Hutch. et Dalziel (Sapotaceae) et la forêt à *Nesogordonia papaverifera* (A.Chev.) Capuron ex N.Hallé (Sterculiaceae) et *Khaya ivorensis* A.Chev. (Meliaceae). Le relief de la Téné est constitué de plateaux granitiques situés à une altitude comprise entre 260 et 320 m. La zone d'Oumé se situe dans l'aire d'influence du climat subéquato-

rial, tel que défini par Rougerie (1960). Au cours de la période de 1978 à 2006, les précipitations annuelles à la Téné ont varié entre 1200 et 1600 mm. Elles sont réparties selon un rythme à quatre saisons dont deux saisons sèches : de décembre à février : 26,2 mm ($\sigma \pm 14,1$) et de juillet à août 75,7 mm ($\sigma \pm 14,3$); et deux saisons de pluies : de mars à juin 146,3 mm ($\sigma \pm 19,6$) et de septembre à novembre 108,6 mm ($\sigma \pm 39$) avec une température moyenne annuelle de 26 °C ($\sigma \pm 1,2$).

Le dispositif permanent

Le dispositif permanent de la Téné fait partie d'un réseau de trois dispositifs (avec ceux de Mopri et Irobo) mis en place par la Société de développement des forêts (SO-DEFOR) en partenariat avec le Centre technique des forêts tropicales (CTFT) actuellement Centre de coopération internationale en recherche agronomique et de développement (CIRAD). Il est de forme carrée (2 km \times 2 km) et d'une superficie totale de 400 ha. Il comporte 25 parcelles carrées d'une surface de 16 ha chacune et est entouré d'une zone tampon de 500 m de large. Les mesures ont été réalisées dans les 4 ha centraux de chaque parcelle (eux-mêmes subdivisés en sous-placeaux d'1 ha). Les traitements sylvicoles ont été en revanche appliqués sur la surface totale des parcelles unitaires (soit 16 ha) pour tenir compte des effets de bord. Les espèces présentes dans le dispositif ont été réparties en deux groupes en fonction de leurs caractéristiques technologiques évaluées dans un objectif « bois d'œuvre »: (i) Les essences commerciales (ou principales) sont celles commercialisées ou à promouvoir du fait de leurs caractéristiques technologiques intéressantes (51 espèces, tableau 1); (ii) Les essences secondaires sont celles qui ne sont pas utilisées ou pas utilisables en bois d'œuvre à ce jour.

Variables mesurées

Les essences commerciales de plus de 10 cm de diamètre ont été identifiées et positionnées au mètre près. Leur diamètre a été mesuré à 1,30 m, ou 50 cm au-dessus des contreforts au moins tous les deux ans.

Pour les essences secondaires de plus de 10 cm de diamètre (DHP), seuls des comptages par classe de diamètre ont été effectués; les essences n'ont été ni identifiées, ni positionnées. Le recrutement (ici au sens de passage des tiges au-dessus du DHP de précomptage de 10 cm), la croissance et la mortalité ont été suivis mais ne sont pas utilisés dans la présente contribution.

Traitements effectués

La forêt de la Téné avait déjà fait l'objet d'une exploitation forestière de faible intensité peu de temps avant la mise en place du dispositif (Bertault et al. 1999). Lors de la mise en place du protocole d'étude en 1978, deux types d'interventions sylvicoles ont été réalisées menant à trois types de parcelles. (i) L'exploitation contrôlée d'essences commerciales (10 parcelles). En effet, l'exploitation dans ce dispositif restait possible, le volume commercial des arbres sur pied étant encore important malgré l'exploitation antérieure (Bertault et al. 1999). (ii) L'éclaircie par dévitalisation sur pied d'essences secondaires au-dessus de 10 cm de diamètre (5 parcelles). (iii) Les 10 parcelles restantes sont des parcelles témoins, conservées à titre de comparaison. La surface ter-

Tableau 1. Liste des essences commerciales.

Nom commercial	Initiale	Nom scientifique	Tempérament	Ratio 1984/1982	Ratio 2004/1984	ACD (axe 1)
Aboudikro	abo	<i>Entandrophragma cylindricum</i> (Sprague) Sprague	Sh	0,53	0,76	-0,26
Acajou	aca	<i>Khaya grandifoliola</i> C.DC.	Sh	0,46	1,02	0,80
Adjouaba	adj	<i>Dacryodes klaineana</i> (Pierre) H.J.Lam	Sm	0,60	0,33	-0,88
Akatio	akt	<i>Chrysophyllum africanum</i> A.DC. var. <i>aubrevillei</i> (Pellegr.) Aubrév.	Sh	0,39	0,51	-0,15
Ako	ako	<i>Antiaris toxicaria</i> Lesch. var. <i>welwitschii</i> (Engl.)	Hs	1,86	7,77	2,90
Akossika	aka	<i>Scottellia klaineana</i> Pierre var. <i>klaineana</i>	Hm	0,48	0,56	0,09
Amazakoué	amz	<i>Guibourtia ehie</i> (A.Chev.) J.Léonard	Hm	0,47	0,55	-0,20
Anigéuri	anb	<i>Chrysophyllum perpulchrum</i> Mildbr. ex Hutch. & Dalziel	Hm	0,55	0,66	0,52
Aribanda	ari	<i>Trichilia tessmannii</i> Harms	Sh	0,65	0,77	0,34
Asaméla	asm	<i>Pericopsis elata</i> (Harms)	Hs	1,00	0,00	-2,87
Asan	asa	<i>Celtis zenkeri</i> Engl.	Hs	0,66	1,05	1,00
Azodau	azd	<i>Afzelia bella</i> Harms	Sh	0,54	0,78	0,26
Ba	ba	<i>Celtis mildbraedii</i> Engl.	Sh	0,51	0,66	-0,39
Badi	bad	<i>Nauclea xanthoxylon</i> (A.Chev.) Aubrév.	Sh	1,00	0,71	1,90
Bahé	bae	<i>Fagara macrophylla</i> (Oliv.)	Sh	0,20	3,00	0,51
Bété	bet	<i>Mansonia altissima</i> (A.Chev.) A.Chev.	Sh	0,56	1,29	0,90
Bi	bi	<i>Sterculia oblonga</i> (Mast.)	Hs	0,71	0,67	0,14
Bodo	boo	<i>Detarium senegalense</i> J.F.Gmel	Sh	1,00	1,00	0,15
Bossé	bos	<i>Guarea cedrata</i> (A.Chev.) Pellegr.	Hs	0,42	0,43	-0,84
Dabé	dae	<i>Erythroxylum mannii</i> Oliv	Hs	0,39	0,33	-1,08
Dabéma	daa	<i>Piptadeniastrum africanum</i> (Hook.f.) Brenan	Hs	0,46	0,88	0,47
Difou	dif	<i>Morus mesozygia</i> Stapf	Sh	0,56	0,58	0,12
Eho	eho	<i>Riciodendron heudelotii</i> (Baill.) Pierre ex Heckel	Hs	0,72	2,48	2,07
Emien	emi	<i>Alstonia boonei</i> De Wild.	Hs	0,86	0,86	1,41
Etimoe	eti	<i>Copaifera salikounda</i> Heckel	Sh	0,54	0,76	-0,13
Faro	far	<i>Daniellia thurifera</i> Benn.	Sh	0,56	0,67	1,22
Fraké	frk	<i>Terminalia superba</i> Engl. & Diels	Hs	0,82	1,16	1,79
Framiré	fre	<i>Terminalia ivorensis</i> A.Chev.	Hm	0,33	0,50	0,34
Fromager	fro	<i>Ceiba pentandra</i> (L.) Gaertn.	Hs	1,13	4,52	2,90
Iatandza	iat	<i>Albizia ferruginea</i> (Guill. & Perr.) Benth.	Sh	0,33	2,67	1,98
ILomba	ilo	<i>Pycnanthus angolensis</i> (Welw.) Warb.	Hm	1,05	1,65	1,47
Iroko	iro	<i>Milicia excelsa</i> (Welw.) C.C.Berg	Hs	0,76	1,23	1,54
Kékélé	kek	<i>Holoptelea grandis</i> (Hutch.) Mildbr.	Hs	0,83	1,54	1,01
Kodabéma	koa	<i>Aubrevillea kerstingii</i> (Harms) Pellegr.		1,00	0,00	0,64
Kosipo	kos	<i>Entandrophragma candollei</i> Harms	Sh	0,57	1,25	0,60
Kotibé	kob	<i>Nesogordonia papaverifera</i> (A.Chev.) Capuron ex N.Hallé	Sh	0,64	0,75	0,45
Koto	kot	<i>Pterygota macrocarpa</i> K.Schum.	Sh	0,52	1,68	1,61
Kroma	kro	<i>Klainedoxa gabonensis</i> Pierre ex Engl.	Hs	0,72	0,83	0,67
Lati	lat	<i>Amphimas pterocarpoides</i> Harms	Hs	0,89	0,38	-1,13
Lo	lo	<i>Parkia bicolor</i> A.Chev.	Hs	0,00	0,00	-1,70
Lohonfé	lon	<i>Celtis adolfi-fridericii</i> Engl.	Hm	0,44	0,60	-0,43
Loloti	lol	<i>Lannea welwitschii</i> (Hiern) Engl.	Hs	0,71	2,04	1,55
Lotofa	lot	<i>Sterculia rhinopetala</i> K.Schum.	Sh	0,55	0,63	0,04

Tableau 1 (suite et fin).

Nom commercial	Initiale	Nom scientifique	Tempérament	Ratio 1984/1982	Ratio 2004/1984	ACD (axe 1)
Movingui	mov	<i>Distemonanthus benthamianus</i> Baill.	Hs	0,49	1,05	0,34
Oba	oba	<i>Bombax buonopozense</i> P.Beauv.	Hs	0,71	1,15	1,57
Ouochi	ouo	<i>Albizia zygia</i> (DC.) J.F.Macbr.	Sh	0,79	0,87	0,91
Poré-poré	por	<i>Sterculia tragacantha</i> Lindl.	Sh	0,86	3,21	2,82
Pouo	pou	<i>Funtumia africana</i> (Benth.) Stapf	Sm	0,28	0,41	-0,85
Samba	sam	<i>Triplochiton scleroxylon</i> K.Schum.	Hs	0,61	0,98	1,05
Sipo	sip	<i>Entandrophragma utile</i> (Dawe & Sprague) Sprague	Hm	0,00	0,00	-1,85
Tiama	tia	<i>Entandrophragma angolense</i> (Welw.) C.DC.	Hs	0,58	1,40	0,93

Nota : Tempérament des essences d'après Doucet (2003) : ratio 1984/1982, ratio des densités 1 an avant le feu; ratio 2004/1984, ratio des densités 21 ans après versus 1 an après feu; ACD, valeur sur l'axe 1 d'une analyse canonique détendécée; Hs, héliophile stricte; Sh, héliophile modéré; Sm, sciaphile modérée.

rière moyenne initiale du peuplement avant l'intervention sylvicole était de 28 m²/ha ($\sigma \pm 3$).

Dans les parcelles exploitées, les essences commerciales de diamètre supérieur à 80 cm ont été exploitées (tableau 2). Cette exploitation a prélevé, selon la richesse des parcelles, entre 12 % et 41 % de la surface terrière totale, avec un taux moyen d'extraction proche de 20 % (soit 5,8 m²/ha). L'exploitation a ramené la surface terrière des parcelles à des valeurs situées entre 17 et 25 m²/ha (Bertault et al. 1999). La surface terrière endommagée par l'exploitation était en moyenne de 2,1 m²/ha, soit un total de 7,9 m²/ha détruits ou exploités. Les arbres exploités ont été abandonnés dans les parcelles. Le volume moyen prélevé a été de 53 m³/ha (Bertault et al. 1999).

Dans les parcelles éclaircies, l'objectif des traitements était de favoriser la croissance des essences commerciales en réduisant l'importance des essences secondaires. L'éclaircie a été réalisée par dévitalisation des arbres sur pied. Selon Bertault et al. (1999), l'éclaircie a été réalisée avec succès par dévitalisation des arbres sur pied (mort de 95 % des arbres dévitalisés observée après 2 ans) suivant la technique des entailles malaises avec pulvérisation d'arboricide (ester amylique d'acide 2,4,5-trichlorophenoxyacétique dilué à 2,5 % dans du « distillate »). Cette opération a été réalisée de manière systématique en commençant par les arbres de gros diamètre des essences secondaires jusqu'à l'obtention du pourcentage souhaité. Dans certains cas, en particulier pour les fortes éclaircies, une dévitalisation de certaines essences de moindre valeur commerciale a été nécessaire. L'éclaircie a ramené la surface terrière des parcelles à 15–21 m²/ha, via la suppression de 8,6 m²/ha en moyenne, soit environ 30 % de la surface terrière initiale (Bertault et al. 1999). Après le passage du feu de forêt en 1983, les surfaces affectées par le feu ont été évaluées en fonction de chaque parcelle (Bertault et al. 1999). Onze campagnes de mesures, représentant une durée de 26 ans, étaient disponibles pour notre étude. La campagne 1 représente donc l'état du peuplement juste après les travaux sylvicoles en 1978 (tableau 2).

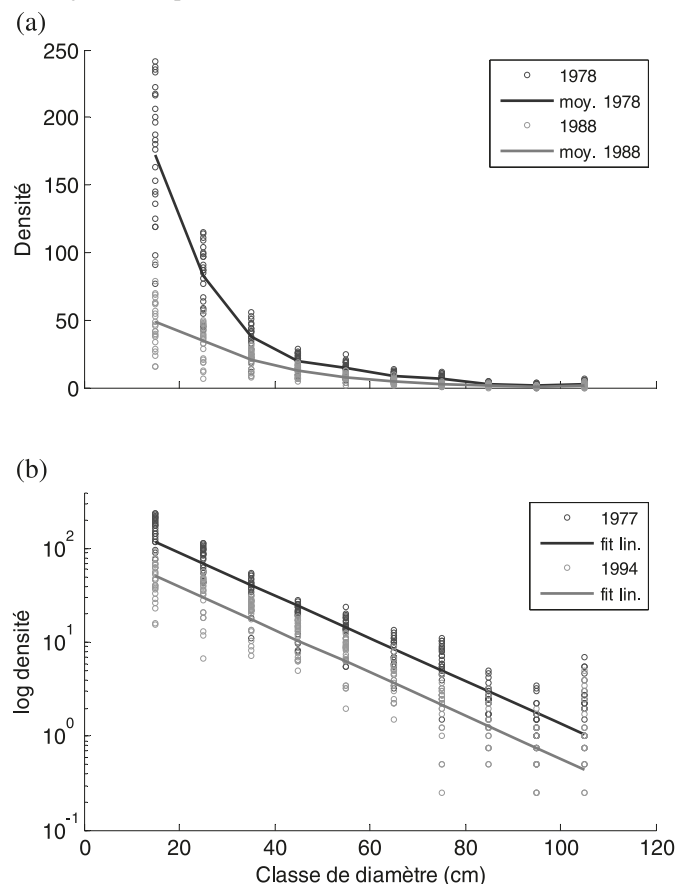
Analyse des données

La structure diamétrique d'une forêt, c'est-à-dire la distribution d'abondance des tiges (*N*) en fonction de classes de diamètres (*D*), constitue la signature la plus aisément quantifiable des processus biologiques et historiques qui ont façonné le peuplement. Depuis les premières réflexions (Yoda 1963; Harper 1977) sur les lois d'auto-éclaircies, jusqu'aux avancées théoriques récentes (Coomes et al. 2003; Muller-Landau et al. 2006; White et al. 2008; Enquist et al. 2009), l'intuition a été que cette signature, qui prend très généralement l'allure d'exponentielles décroissantes ou de lois de puissance, pouvait servir à inférer les processus biologiques et historiques à l'origine de cette structure. Nous avons donc pris le parti, dans cette étude, de caractériser la dynamique structurale au travers des courbes dendrométriques, en supposant qu'elles constituent l'intégrateur des taux de recrutement et de mortalité par classe de diamètre (Enquist et al. 2009). Les courbes dendrométriques du site de la Téné se conforment bien au modèle exponentiel (fig. 1a) :

[1] $N \cong be^{(-cD)}$

Tableau 2. Tableau synthétique du dispositif des traitements sylvicoles et des surfaces parcourues par le feu en 1983 (moyenne \pm écart type) (Bertault et al. 1999).

Traitements	Nombre de parcelles	Nombre d'hectares	Nombre moyen de tiges enlevées/ha	Densité moyenne post-traitement (tiges/ha)	Surface terrière moyenne post-traitement (m ² /ha)	Pourcentage de surfaces brûlées
Éclaircie	5	20	134,6 \pm 31,8	218,0 \pm 35,9	17,9 \pm 2,2	62,6 \pm 13,9
Exploitation	10	40	5,9 \pm 2,1	333,9 \pm 63,3	20,2 \pm 2,9	56,7 \pm 21,3
Témoin	10	40	0	435,9 \pm 36,6	28,4 \pm 2,2	28,8 \pm 11,9

Fig. 1. Illustration de la méthode d'étude des courbes dendrométriques (densité en nombre de tiges/ha pour chaque classe de diamètre en cm) : (a) courbes suivant une échelle des densités linéaire (allure exponentielle) et (b) transformation logarithmique des densités, avec ajustement par un modèle linéaire.

où b et c sont des paramètres d'ajustement. Cependant, il est difficile, sous cette forme, d'effectuer des comparaisons entre courbes, d'une part en raison de l'importante hétéroscédasticité entre classes de diamètre, et d'autre part parce que les courbes sont difficilement distinguables entre elles en dehors de petites classes de diamètre. Ainsi, il est impossible d'évaluer les variations relatives des densités. Nous avons opté pour une transformation logarithmique des données (fig. 1b) :

$$[2] \quad \log(N) \cong a - cD$$

où $a = \log(b)$. Cette représentation permet en effet d'homogénéiser la variance et de mettre l'accent sur les variations

relatives en densité pour toutes les classes de diamètre. En effet, si deux peuplements ont des courbes dendrométriques de pentes identiques mais d'ordonnées à l'origine différentes :

$$[3] \quad \log(N_1) \cong a_1 - cD$$

$$[4] \quad \log(N_2) \cong a_2 - cD$$

On peut démontrer aisément que N_1/N_2 est une constante. De plus, comme les données log-transformées des densités par classe de diamètres sont le plus souvent conformes à une distribution normale (test de Lilliefors non significatif), il est possible d'ajuster un modèle linéaire par les moindres carrés. Les courbes dendrométriques log-transformées peuvent donc être comparées sur la base d'un modèle d'ANCOVA (Sokal et Rohlf 1995; Grafen et Hails 2008; Blanc et al. 2009) permettant de tester l'effet des traitements ou des années (prédicteurs catégoriels), l'effet des classes de diamètres (pris comme prédicteur continu), ainsi que les interactions entre prédicteurs catégoriels et continus. Le modèle s'écrit :

$$[5] \quad \log(N_{ik}) = (\overline{\log(N)} + \alpha_i) + (\eta + \beta_i)(D_{ik} - \bar{D}) + \varepsilon_{ik}$$

où, pour l'observation numéro k dans la classe i , α_i est l'écart à la moyenne des $\log(N)$ dû à l'effet de la catégorie i du facteur catégoriel, η est la pente générale, β_i est l'écart à la pente générale dans la catégorie i et ε est un terme d'erreur gaussien. En pratique, une différence de pentes des courbes dendrométriques entre catégories d'un facteur peut se tester via le terme d'interaction entre diamètre et facteur.

Afin de pouvoir mieux décrire la dynamique de la composition floristique, une analyse des correspondances détendancées (ACD) a été effectuée sur un tableau parcelles-espèces, combinant les inventaires de plusieurs dates : 1978, 1982, 1984, 1988, 1994 et 2004. Le tableau analysé comporte donc 150 lignes (25 parcelles \times 6 dates) et 51 colonnes (espèces). Puis une analyse de covariance (ANCOVA) a été effectuée sur la dépendance entre les valeurs de l'ACD et les années (prédicteur continu) en fonction des traitements. Les tests statistiques ont été effectués avec les logiciels Statistica 6,1, Canoco 4,3 et Matlab 7,3.

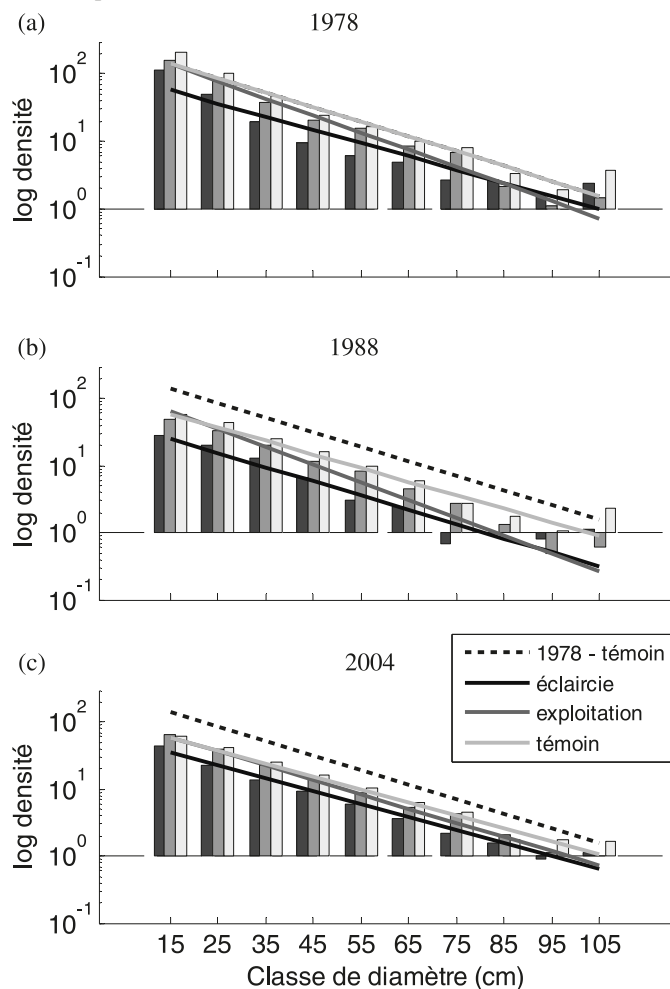
Résultats

Dynamique de la structure dendrométrique

Effet des traitements

Les structures diamétriques des trois traitements en 1978 sont très contrastées, comme le montre la figure 2a (voir

Fig. 2. Courbes dendrométriques log-transformées par traitement pour différentes dates clés. Les histogrammes représentent la densité moyenne par classe de diamètres, et les droites représentent les régressions sur les données des parcelles (non moyennées) : (a) 1978 (après traitement – avant feu), (b) 1988 (6 ans après feu, densités les plus basses) et (c) 2004 (dernier inventaire).

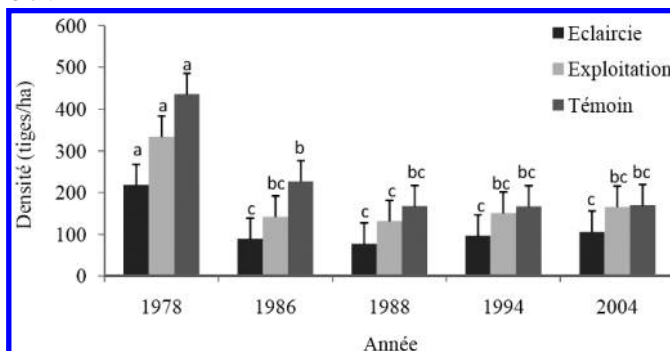


aussi les données supplémentaires au tableau A1).³ Les différences de pentes observées sont très significatives (facteur d'interaction traitement \times diamètre; $p = 0,001$), ainsi que les différences de moyennes de la densité entre les trois traitements ($p = 0,01$).

Ainsi, les traitements sylvicoles ne diffèrent pas que du point de vue de la surface terrière exportée. En effet, dans le cas des parcelles exploitées, les baisses de densité ont principalement concerné les plus gros diamètres, alors que dans les parcelles éclaircies, cette baisse est plus générale. Dans ce dernier cas cependant, on observe que l'ajustement d'une fonction curviligne à concavité positive aurait été plus approprié, et que les baisses de densité ont principalement concerné les diamètres intermédiaires.

Au cours du temps (fig. 2b), l'effet d'interaction traitement \times diamètre se maintient et reste significatif jusqu'en 2004, et les différences de densité moyenne restent très significativement différentes entre traitements (fig. 3 et données supplémentaires au tableau A2).

Fig. 3. Variation de la densité totale (tiges/ha) par année et par traitement (moyenne \pm écart type). Les deux facteurs sont très significatifs ($p < 1,10^{-5}$). Les lettres a, b et c symbolisent les groupes homogènes issus d'un test post hoc de Newman-Keuls au seuil de 5 %.



Effet du feu

Le graphique de la figure 2b montre les courbes dendrométriques mesurées en 1988, soit 6 ans après incendie. Une baisse générale de la densité est observée par rapport à celle de 1978, matérialisée par la droite en pointillés. Une ANOVA factorielle année \times traitement sur les densités indique que la baisse de densité moyenne a été progressive et a atteint son maximum en 1988 (test post hoc significatif; fig. 3). Des ANCOVAS sur le logarithme des densités (test post hoc) au sein de chaque traitement indiquent qu'il n'y a pas de changement significatif de pentes au sein des parcelles témoins et éclaircies (voir données supplémentaires aux tableaux A4 et A6). Par contre, un changement significatif de pentes se produit dans les parcelles exploitation (voir données supplémentaires au tableau A5). En effectuant une ANCOVA sur des jeux de données restreints dans le temps, il apparaît que ce changement de pente dans les parcelles exploitation s'est produit entre 1978 et 1988. On constate sur la figure 2b que la pente est relativement plus forte en 1988, du fait d'une baisse de densité plus importante dans les grosses classes de diamètre.

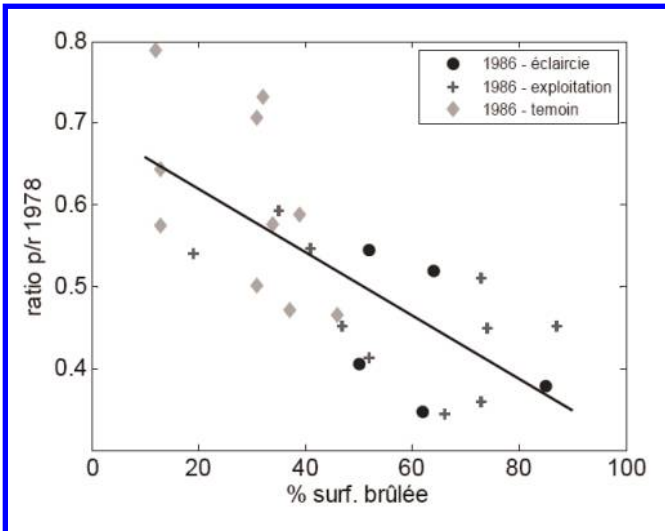
Le ratio moyen des densités (tous diamètres confondus) entre 1986 et 1978 (fig. 4) est linéairement corrélé à la surface brûlée dans chaque parcelle ($R^2 = 0,62$; $p < 0,01$). En d'autres termes, les pertes de densités dans chaque parcelle sont liées à la surface brûlée. Une analyse de variance (ANOVA) des surfaces brûlées entre traitements indique des différences très significatives. Un test post hoc de Newman-Keuls indique que les parcelles témoins ont été significativement moins brûlées que celles appartenant aux deux autres traitements, mais qu'il n'y a pas de différence significative entre parcelles exploitées et éclaircies.

Restauration après feu

La restauration des structures après 1988 est relativement lente. L'ANOVA factorielle année \times traitement sur les densités globales indique que les densités restent significativement (test post hoc; fig. 3) inférieures en 2004 par rapport à 1978, dans les trois traitements. De plus, bien que les densités semblent augmenter progressivement, en 2004, aucun

3. Les données supplémentaires sont disponibles sur le site Web de la revue (<http://cjfr.nrc.ca>).

Fig. 4. Impact du feu sur la densité en fonction des traitements : ratio des densités 1986/1978 en fonction du pourcentage de surface brûlée par parcelle. La ligne représente la droite de régression tous traitements confondus : $y = 0,6533 - 0,0040 \times (R^2 = 0,62; p < 0,01)$.



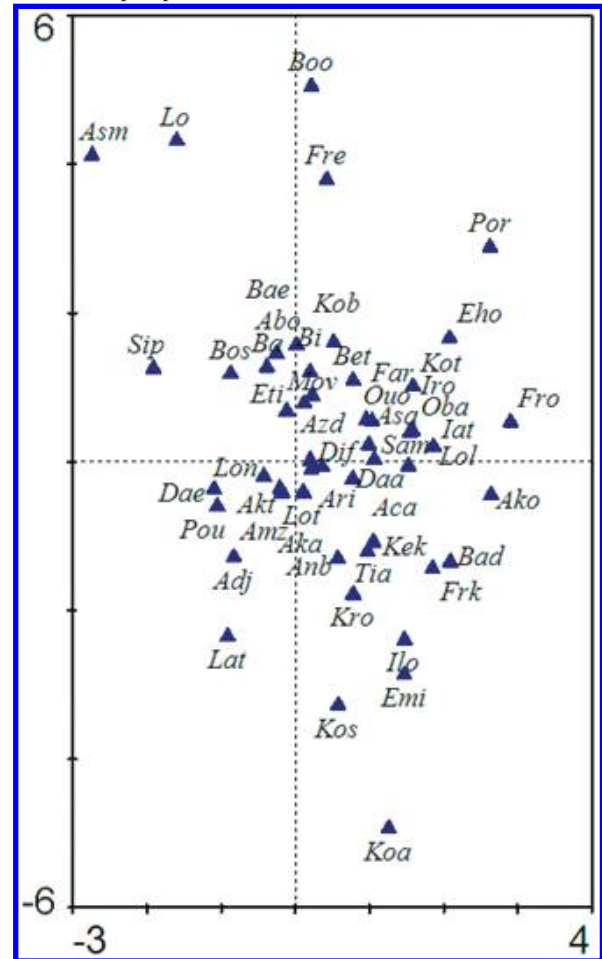
traitement ne montrait des densités significativement supérieures à celles de 1988. En ce qui concerne la structure diamétrique, des tests d'ANCOVA sur les relations entre le logarithme de la densité et les classes de diamètres entre années (pour chaque traitement) n'ont pas permis de mettre en évidence de changements de pente (c.-à-d. une interaction année \times diamètre) après 1988.

Dynamique de la composition floristique

Le peuplement du dispositif est en grande partie dominé par un nombre restreint d'espèces, du moins en ce qui concerne les espèces inventoriées. En effet, parmi les 51 espèces commerciales, seules 22 espèces avaient initialement (1978) une densité moyenne supérieure à 1 tige/ha, et 21 espèces en 2004. Au nombre de celles-ci, seulement 11 espèces étaient représentées par plus de 5 tiges/ha en 1978. Ce nombre n'étant plus que de 7 espèces en 2004. Le dispositif permanent de la Téné a connu dans l'ensemble une baisse significative des densités des espèces commerciales, et seul un nombre restreint d'espèces de lumière a progressé. Le fromager (*Ceiba pentandra*) a progressé de 1,8 tiges/ha (1978) à 8,4 tiges/ha (2004), l'eho (*Ricinodendron africana*) de 6,2 à 11,2 tiges/ha, le loloti (*Lannea welwitschii*) de 1,8 à 2,4 tiges/ha, le poré-poré (*Sterculia tragacantha*) de 0,5 à 1,4 tiges/ha et l'ako (*Antiaris toxicaria*) de 0,1 à 1 tiges/ha. Au contraire, le lohonfé (*Celtis adolphi-frederici*) a vu sa densité baisser de 10,4 (1978) à 2,8 tiges/ha (2004), l'akatio (*Gambeya africana*) de 10,3 à 2 tiges/ha, l'akossika (*Scottellia klaineana*) de 6,9 à 1,9 tiges/ha, le bi (*Eriobroma oblonga*) de 6,9 à 3,3 tiges/ha et le pouou (*Funtumia* sp.) de 6,8 à 0,8 tiges/ha.

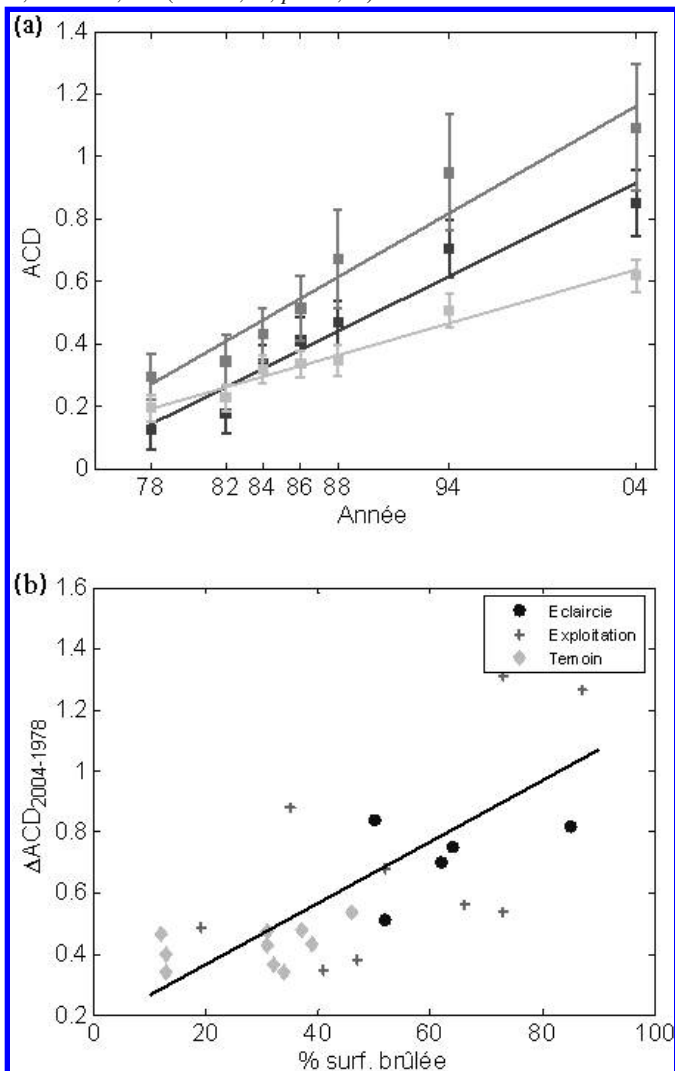
La variance exprimée par les deux premiers axes de l'ACD est de 37 % (axe 1) et 10 % (axe 2). Les valeurs positives du premier axe sont caractérisées par les espèces ayant le plus progressé au cours du temps (fig. 5). Ainsi, les parcelles montrent une dérive temporelle progressive le long

Fig. 5. Ordonnation (analyse des correspondances détendancées) de la table relevés-espèces. Représentation des espèces dans le plan factoriel des deux premiers axes expliquant 37 % et 10 de la variance totale (abo, aboudikro; aca, acajou; adj, adjouaba; akt, akatio; ako, ako; aka, akossika; amz, amazakoué; anb, anigéuri; ari, ari-banda; asm, asaméla; asa, asan; azd, azodau; ba, ba; bad, badi; bae, bahé; bet, bété; bi, bi; boo, bodo; bos, bossé; dae, dabé; daa, da-béma; dif, difou; eho, eho; emi, emien; eti, etimoé; far, faro; frk, fraké; fre, framiré; fro, fromager; iat, iatandza; ilo, ilomba; iro, ir-oko; kek, kékélé; koa, kodabéma; kos, kosipo; kob, kotibé; kot, koto; kro, kroma; lat, lati; lo, lo; lon, lohonfé; lol, loloti; lot, lotofa; mov, movingui; oba, oba; ouo, ouochi; oor, ooré-poré; oou, oouo; sam, samba; sip, sipo; tia, tiamia).



de l'axe 1 (tous traitements confondus). Une ANCOVA testant la dépendance entre la composition floristique exprimée par la valeur sur l'axe 1 de l'ACD et les années (prises comme variable continue) par traitement (facteur) indiquent une différence significative entre les traitements ($p = 0,03$) et les années ($p < 0,05$) et une interaction entre ces deux variables ($p = 0,03$). Les parcelles témoins présentent donc une dérive floristique significativement moins rapide que les parcelles perturbées par les traitements sylvicoles (fig. 6a et données supplémentaires au tableau A7). De même, une corrélation linéaire très significative ($R^2 0,48; p < 0,01$) est observée entre la dérive floristique (p. ex. en 2004 : $\Delta ACD_{2004-1978}$) et la proportion de surface brûlée dans chaque parcelle (fig. 6b).

Fig. 6. Dynamique temporelle de la composition floristique des parcelles selon les traitements. (a) ANCOVA sur la dépendance entre composition floristique et années (prédicteur continu), avec facteur traitement : gris foncé, éclaircie; gris moyen, exploitation; et gris clair, témoin. (b) Changement de composition floristique entre 1978 et 2004 en fonction du pourcentage de surface brûlée : $y = 0,010x + 0,164$ ($R^2 = 0,48$; $p < 0,01$).



Discussion

Sur la base d'un jeu de données à long terme de 26 ans et d'une surface représentative de 100 ha en forêt dense semi-décidue, nous avons pu mettre en évidence l'existence d'interactions entre intervention sylvicole et impact du feu de forêt sur la dynamique du peuplement, en termes de structure et de composition floristique. Les différents traitements sylvicoles semblent avoir créé des conditions très différentes en termes de sensibilité au feu. Ces conclusions rejoignent et étendent les résultats obtenus sur le même dispositif par Bertault et al. (1999).

L'approche statistique employée ici nous a permis de modéliser de manière fine la distribution diamétrique des peuplements. Cette distribution est intéressante en ce qu'elle intègre les processus de croissance, de recrutement ou de

mortalité à l'œuvre au sein du peuplement (Coomes et al. 2003; Muller-Landau et al. 2006). Cette approche mène à la conclusion que les baisses de densités liées au feu dans les différentes classes de diamètres s'est faite à pente constante, c'est-à-dire que les mortalités ont été relativement identiques dans toutes les classes de diamètres (voir données supplémentaires aux tableaux A4, A5 et A6). Une exception notable a cependant été trouvée dans le cas des parcelles exploitation, où les mortalités relatives auraient été plus importantes au niveau des gros diamètres. Cependant, des analyses préliminaires sur la base des données partielles de 1982 (non présentées ici) nous mènent à penser que ce changement de pente s'est produit avant l'incendie, à la suite d'une mortalité liée aux séquelles des activités d'abattage (Bertault et al. 1999). Les parcelles témoins ont également été touchées par le feu et par des baisses de densités, mais de façon significativement moindre que les parcelles perturbées. Notons que les prélèvements effectués avant la mise en place du dispositif ont sans doute contribué à fragiliser ces parcelles témoins (Bertault et al. 1999). Le mécanisme de cette sensibilisation est connu : l'envahissement important d'espèces telles que *Thaumatococcus*, *Chromolaena*, *Solanum*, *Trema*, etc., stimulé par l'importante ouverture du couvert, et l'abandon des arbres morts sur pied fournit le combustible nécessaire (Bertault et al. 1999). Par ailleurs, l'assèchement du sous-bois provoqué par l'ouverture permet la mise en place des conditions d'inflammabilité (Bertault et al. 1999; Siegert et al. 2001; Cochrane 2003). En ce qui concerne la restauration des densités après feu, les effets du feu documentés ici semblent plus importants encore que ceux observés par Slik et al. (2002), pour des forêts indonésiennes, pour lesquelles les densités avant feu n'étaient reconstituées qu'après 15 ans. Cette tendance à la reconstitution lente des densités initiales contraste avec les dynamiques plus rapides observées lors de traitements sylvicoles, même intensifs, en l'absence de feu (Slik et Eichhorn 2003; Gourlet-Fleury et al. 2004; Flores 2005; Blanc et al. 2009). Ainsi en Côte d'Ivoire, dans des dispositifs similaires à Irobo et Mopri, où l'intervention sylvicole a pourtant été plus forte (30 % de la surface terrière) dans les parcelles traitées, l'impact des modalités sylvicoles s'est révélé, à terme, bénéfique sur la densité à l'hectare (Durrieu de Madron et al. 1998), du fait d'un fort recrutement des espèces à croissance rapide qui bénéficient de l'ouverture de la canopée.

Les conclusions sont identiques au niveau floristique, puisque l'ensemble des parcelles a subi une modification floristique progressive mais importante. Ces dynamiques n'ont profité qu'à un nombre très limité d'essences héliophiles (trois espèces) au dépend de l'ensemble des autres espèces commerciales : le fromager (*Ceiba pentandra*), l'ého (*Ricinodendron africanum*) et le loloti (*Lannea welwitschii*). L'objectif du traitement sylvicole en termes de recrutement d'espèces commerciales ne semble pas atteint, du fait du feu. La lenteur du rétablissement de la composition floristique après incendie peut en partie s'expliquer par la disparition du stock grainier. Ainsi, Van Nieuwstadt et al. (2001) et Cochrane (2003) ont-ils montré que les feux réduisent la disponibilité des graines à 85 % dans la couche de litière et 60 % à 1,5 cm sous la surface du sol. De même, Kinnaïrd et O'Brien (1998) indiquent que la floraison et la fructification

des arbres situés à proximité des zones brûlées diminue. L'envahissement par un couvert dense d'adventices de sous-bois constitue sans doute un autre frein au rétablissement des espèces forestières (Puig 2002; Slik et Eichhorn 2003). Quoi qu'il en soit, les processus de succession secondaire amenant éventuellement au rétablissement d'une forêt « mature » sont relativement lents, et le temps nécessaire après un feu est plus grand qu'après une simple exploitation forestière.

L'augmentation de la sensibilité au feu est donc un facteur essentiel à considérer lors de la mise en place d'un plan d'aménagement forestier. Les modalités sylvicoles doivent être menées de telle façon à maintenir les conditions microclimatiques les plus défavorables au feu, à limiter la quantité de résidus combustibles laissés sur place, et à prévenir l'accès aux personnes susceptibles de déclencher des incendies dans les zones sensibilisées. De même, la proximité de zones converties en pâturages et terrains agricoles est un facteur aggravant le risque de pénétration des incendies sous couvert.

Conclusion

Cette étude avait pour objectif d'évaluer l'impact des modalités sylvicoles et du feu de forêt sur la structure diamétrique et la composition floristique. Nos résultats ont permis de montrer que les interventions sylvicoles ont significativement augmenté la sensibilité et les impacts à court et long terme du feu, en ce qui concerne les surfaces parcourues, les baisses de densité et la composition floristique. Les variations de densité induites par le feu se sont produites à structure diamétrique constante, ce qui signifie que la mortalité ou le recrutement ont été proportionnellement identiques dans toutes les classes de diamètre. La baisse de densité était maximale 6 ans après incendie, et la restauration progressive qui a suivi n'était pas encore significative 20 ans après feu. Les variations de la composition floristique se sont faites au profit d'un petit nombre d'espèces héliophiles.

L'approche par ANCOVA que nous avons utilisée pour comparer les structures diamétriques log-transformées, bien que relativement simple, permet de tirer rapidement des conclusions sur les variations de la distribution diamétrique des peuplements. Il serait intéressant d'utiliser cette approche pour comparer la réponse de groupes d'espèces, ou même d'espèces individuelles, pour autant qu'elles soient suffisamment abondantes, afin d'affiner l'analyse globale effectuée ici. En termes de recommandations, nos résultats indiquent qu'il convient d'être particulièrement prudent dans la conception des plans d'aménagements en forêts semi-décidues eu égard à la rude saison sèche, et à la sensibilisation au feu induite par des traitements ou exploitations trop intensifs.

Remerciements

Cette étude a été possible grâce à l'aide de la Société de développement des forêts (SODEFOR), l'Organisation internationale des bois tropicaux (OIBT) et l'état de Côte d'Ivoire. Les commentaires de deux lecteurs anonymes ont permis d'améliorer substantiellement l'article. O. Hardy et N. Barbier sont financés par le Fonds de la recherche scientifique de Belgique (F.R.S.-FNRS).

Bibliographie

- Anonyme. 1995. Plan d'aménagement de la forêt classée de la Téné (29 700 ha) 1994-2006. Société de développement des forêts (SODEFOR).
- Bertault, J.G., Miézan, K., Dupuy, B., Durrieu de Madron, L., et Amsellem, I. 1999. Croissance et productivité en forêt dense humide après incendie. Le dispositif de la Téné-Côte d'Ivoire (1978-1993). Série Forafri-CIRAD. Disponible au www.forafri.org/7dispositifs/dispositiftene.php.
- Blanc, L., Echard, M., Herault, B., Bonal, D., Marcon, E., Chave, J., et Baraloto, C. 2009. Dynamics of aboveground carbon stocks in a selectively logged tropical forest. *Ecol. Appl.* **19**(6) : 1397-1404. doi:10.1890/08-1572.1. PMID:19769089.
- Cochrane, M.A. 2003. Fire science for rainforests. *Nature*, **421**(6926) : 913-919. doi:10.1038/nature01437. PMID:12606992.
- Cochrane, M.A., et Barber, C.P. 2009. Climate change, human land use and future fires in the Amazon. *Glob. Change Biol.* **15**(3) : 601-612. doi:10.1111/j.1365-2486.2008.01786.x.
- Coomes, D.A., Duncan, R.P., Allen, R.B., et Truscott, J. 2003. Disturbances prevent stem size-density distributions in natural forests from following scaling relationships. *Ecol. Lett.* **6**(11) : 980-989. doi:10.1046/j.1461-0248.2003.00520.x.
- Doucet, J.-L. 2003. L'alliance délicate de la gestion et de la biodiversité dans les forêts du Gabon. Faculté Universitaire des Sciences Agronomiques Gembloux, Belgique. p. 323.
- Durrieu de Madron, L., Favrichon, V., Dupuy, B., Bar-Hen, A., et Maître, H.F. 1998. Croissance et productivité en forêt dense humide: bilan des expérimentations dans le dispositif de Mopri. Côte d'Ivoire (1978-1990). Sér. Forafri-CIRAD, **3** : 77.
- Enquist, B.J., West, G.B., et Brown, J.H. 2009. Extensions and evaluations of a general quantitative theory of forest structure and dynamics. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **106**(17) : 7046-7051. doi:10.1073/pnas.0812303106. PMID:19363161.
- 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 de doctorat, Université Montpellier II, Paris. p. 264.
- Gourlet-Fleury, S., Guehl, J.M., et Laroussinie, O. 2004. Ecology and management of a neotropical rainforest: lessons drawn from Paracou, a long term experimental research site in French Guiana. Under the auspices of ECOFOR. Elsevier, Amsterdam.
- Grafen, A., et Hails, R. 2008. Modern statistics for the life sciences. Oxford University Press, New York.
- Guillaumet, J.L., et Kahn, F. 1979. Description des végétations forestières tropicales. Approche morphologique et structurale. *Candollea*, **34**(1) : 109-131.
- Harper, J.L. 1977. The population biology of plants. Academic Press, London, U.K.
- Kinnaird, M.F., et O'Brien, T.G. 1998. Ecological effects of wildfire on lowland rainforest in Sumatra. *Conserv. Biol.* **12** : 954-956.
- Muller-Landau, H.C., Condit, R.S., Chave, J., Thomas, S.C., Bohlman, S.A., Bunyavejchewin, S., Davies, S., Foster, R., Gunatilleke, S., Gunatilleke, N., Harms, K.E., Hart, T., Hubbell, S.P., Itoh, A., Kassim, A.R., LaFrankie, J.V., Lee, H.S., Losos, E., Makana, J.R., Ohkubo, T., Sukumar, R., Sun, I.F., Nur Supardi, M.N., Tan, S., Thompson, J., Valencia, R., Muñoz, G.V., Wills, C., Yamakura, T., Chuyong, G., Dattaraja, H.S., Esufali, S., Hall, P., Hernandez, C., Kenfack, D., Kiratiprayoon, S., Suresh, H.S., Thomas, D., Vallejo, M.I., et Ashton, P. 2006. Testing metabolic ecology theory for allometric scaling of tree size, growth and mortality in tropical forests. *Ecol. Lett.* **9**(5) : 575-588. doi:10.1111/j.1461-0248.2006.00904.x. PMID:16643303.
- Picard, N. 2007. Dispositifs permanents pour le suivi des forêts en

- Afrique Centrale : un état des lieux. Rapport pour la COMIFAC. Centre de coopération internationale en recherche agronomique et de développement (CIRAD).
- Puig, H. 2002. La forêt tropicale humide. Bellin, Paris, France.
- Rougerie, G. 1960. Le façonnement actuel des modelés en Côte d'Ivoire Forestière. Mém. IFAN. p. 542.
- Siegert, F., Ruecker, G., Hinrichs, A., et Hoffmann, A.A. 2001. Increased damage from fires in logged forests during droughts caused by El Niño. *Nature*, **414**(6862) : 437–440. doi:10.1038/35106547. PMID:11719802.
- Slik, J.W.F., et Eichhorn, K.A.O. 2003. Fire survival of lowland tropical rain forest trees in relation to stem diameter and topographic position. *Oecologia (Berl.)*, **137**(3) : 446–455. doi:10.1007/s00442-003-1359-4.
- Slik, J.W.F., Verburg, W.R., et Keßler, P.J.A. 2002. Effects of fire and selective logging on the species composition of lowland dipterocarp forest in East Kalimantan, Indonesia. *Biodivers. Conserv.* **11**(1) : 85–98. doi:10.1023/A:1014036129075.
- Sokal, R.R., et Rohlf, F.J. 1995. *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*. 3^e éd. W.H. Freeman, New York.
- Uhl, C., et Kauffman, J.B. 1990. Deforestation, fire susceptibility, and potential tree responses to fire in the Eastern Amazon. *Ecology*, **71**(2) : 437–449. doi:10.2307/1940299.
- Van Nieuwstadt, M.G.L., Sheil, D., et Kartawinata, K. 2001. The ecological consequences of logging in the burned forests of East Kalimantan, Indonesia. *Conserv. Biol.* **15**(4) : 1183–1186. doi:10.1046/j.1523-1739.2001.0150041183.x.
- White, E.P., Enquist, B.J., et Green, J.L. 2008. On estimating the exponent of power-law frequency distributions. *Ecology*, **89**(4) : 905–912. doi:10.1890/07-1288.1. PMID:18481513.
- Yoda, K. 1963. Self-thinning in overcrowded pure stands under cultivated and natural conditions. *J. Biol. Osaka City Univ.* **14** : 107–129.
- Zobi, I.C. 2002. Contribution à la gestion sylvicole des forêts humides ivoiriennes à travers l'analyse des dispositifs permanents de Mopri et Irobo. Thèse de l'université Claude Bernard-Lyon 1. p. 159.