

Les indicateurs de la dynamique post-culturelle de la végétation des jachères dans la partie savane de la réserve naturelle forestière de Kigwena (Burundi)

Frédéric Bangirinama^{1,5,*}, Marie José Bigendako², Jean Lejoly³, Nausicaa Noret⁴, Charles De Cannière⁵ & Jan Bogaert⁵

¹Ecole normale supérieure (ENS), B.P. 6983, Bujumbura, Burundi

²Université du Burundi (UB), B.P. 2700, Bujumbura, Burundi

³Herbarium et Bibliothèque de Botanique africaine, U.L.B., CP 169, Avenue F. D. Roosevelt 50, BE-1050 Bruxelles, Belgique

⁴Laboratoire d'Ecologie végétale et de Biogéochimie, U.L.B., CP 244, Boulevard du Triomphe, BE-1050 Bruxelles, Belgique

⁵Laboratoire d'Ecologie du Paysage et Systèmes de production végétale, U.L.B., École Interfacultaire de Bioingénieurs, CP 169, Avenue F. D. Roosevelt 50, BE-1050 Bruxelles, Belgique

*Author for correspondence: bangifre2003@yahoo.fr

The indicators of the post-cultural dynamics in fallow vegetation in the savannahs of the Kigwena natural forest reserve (Burundi)

Background and aims – A synchronic study has been achieved in fallows distributed in three age classes (0–2 years, 3–5 years and more than five years) in the natural forest reserve of Kigwena (Burundi). The aim was to show that differences in the proportion of plant functional groups could be used as indicators in characterizing the post-cultivation succession stages.

Methods – The retained functional groups concerned biological and phytogeographic types, leaf size and diaspores dispersion.

Key results – The data analysis gave five floristic associations. The functional group analysis evidences that the young successional stages are often characterized by sclerochorous herbaceous (therophytes) with often anemochorous dispersion, while the aged stages are essentially dominated by sarcochorous phanerophytes with essentially autochorous dispersion. The proportion of species with large distribution decreases with the age of the fallow contrary to species with regional distribution. A progressive increase with the age of species number with large leaves and a reduction of species with small leaves has been observed.

Conclusion – The follow-up of the temporal variability of biological traits of species permits to characterize stages of post-cultivation succession.

Key words – plant functional groups, fallows, post-cultivation succession.

Objectifs – Une étude synchronique a été réalisée dans les jachères réparties en trois classes d'âges (0–2 ans, 3–5 ans et plus de cinq ans) dans la réserve naturelle forestière de Kigwena (Burundi). L'objectif était de montrer que les différences dans les spectres des groupes fonctionnels de plantes pouvaient être utilisées comme indicateurs pour caractériser les stades de la succession post-culturelle.

Méthodes – Les groupes fonctionnels retenus concernaient la forme biologique, l'origine phytogéographique, la morphologie foliaire et le mode de dispersion des diaspores.

Résultats – Après traitement des données phytosociologiques, cinq groupements végétaux ont été individualisés sur base de la composition floristique. L'analyse des groupes fonctionnels met en évidence que les stades jeunes sont caractérisés par les thérophytes à diaspores sclérochores souvent anémochores, tandis que les stades âgés sont dominés par des phanérophytes à diaspores sarcochores essentiellement zoochores. La proportion des espèces à large distribution diminue avec l'âge de la jachère contrairement aux espèces à distribution régionale. Une augmentation progressive avec l'âge de la jachère d'espèces mésophylles et macrophylles et une diminution d'espèces nanophylles ont été observées.

Conclusion – Le suivi de la variabilité temporelle des spectres des traits biologiques des espèces permet de caractériser les stades de la succession post-culturelle.

INTRODUCTION

Au cours des deux dernières décennies, les définitions concernant les indicateurs ont été nombreuses et pas toujours très précises ni concordantes. Par définition, un indicateur est une mesure effectuée sur le système ou un indice synthétique calculé à partir d'un ensemble de paramètres. Il doit fournir des informations sur un phénomène qui affecte le système ou sur l'état de ses composants (Loireau 1998). Un indicateur doit répondre à un certain nombre de qualités: pertinence (bonne image de la situation et réaction très sensible aux changements), fiabilité et utilité (indicateurs simples et en nombre limité; D'Herbes et al. 1997).

Concernant l'évaluation des effets de l'activité anthropique sur les ressources naturelles, les outils les plus généralement utilisés sont les indicateurs biologiques ou bio-indicateurs. Un bio-indicateur est un organisme ou un ensemble d'organismes dont les réponses biologiques aux différents facteurs du milieu permettent de caractériser l'état et/ou l'évolution d'un écosystème ou d'un milieu (ville, rivière, parcelle agricole, fond de vallée, etc.). Les bio-indicateurs permettent donc un diagnostic des écosystèmes à partir de l'étude des êtres vivants qui y vivent (Blandin 1986). Le suivi de bio-indicateurs permet donc d'évaluer l'état des milieux et l'évolution des ressources naturelles, notamment sur les exploitations agricoles (Charollais et al. 1997).

L'observation et le suivi du changement peuvent s'effectuer à différentes échelles de l'organisation des espaces qu'ils soient naturels, socio-économiques ou politiques. On observe en général du local au régional. Il est évident que pour chacun des processus ou états de ressources à suivre, correspond un ensemble d'indicateurs, adaptés au niveau d'échelle spatiale de l'observation, et que l'extrapolation à des niveaux inférieurs ou supérieurs doit toujours être faite avec prudence (Pontanier & Floret 2002).

Aujourd'hui, les décideurs ont besoin d'indicateurs reflétant les changements à l'échelle du globe. Or, par la composition floristique, il est illusoire de prétendre établir une liste universelle de plantes indicatrices pertinentes des stades du cycle culture-jachère. La prise en compte de la région écologique et des conditions édaphiques améliore leur rôle d'indicateurs. Il est donc nécessaire de définir des indicateurs simples et facilement observables, moins dépendants de la variabilité des terroirs, donc qui se rapprochent de l'universalité.

Pour évaluer les différents changements d'état, ou les modifications de fonctionnement du milieu rural, induits par les perturbations naturelles et surtout par les interventions de l'homme, l'observateur a le plus souvent recours à la mesure ou à l'évaluation de simples paramètres, attributs et caractéristiques du système écologique étudié (Pontanier & Floret 2002).

La première tentative, vraiment aboutie, de regrouper les espèces en groupes fonctionnels revient à Raunkjær (1934) qui introduit la notion de types biologiques et montre la relation étroite entre le spectre biologique et le climat. Plusieurs auteurs ont souligné l'intérêt de ces types biologiques qui intègrent les caractéristiques biologiques et les stratégies vitales de l'organisme (Daget 1980, Floret et al. 1990, Taton & Roche 1994, Grime 2001).

Il y a lieu de noter que les théories sur les stratégies adaptatives des plantes r et K de Mac Arthur & Wilson (1967) et C-S-R de Grime (1974) trouvent leurs explications dans la variabilité des traits biologiques des espèces (formes de vie/formes de croissance, morphologie et physiologie des feuilles, mode de dissémination, ...). Ainsi, bien que qualifiées de classifications discrètes à faible capacité de précision des stratégies des espèces, ces anciennes classifications reflètent toutefois l'ensemble des processus physiologiques au sein de la plante (Chapin 1993) et constituent une façon convenable de simplifier la diversité des fonctions physiologiques en groupes facilement manipulables (Santiago & Wright 2007).

Même le récent schéma LHS de Westoby (1998) trouve ses racines dans ces anciennes classifications en proposant un axe lié à la surface spécifique foliaire (LSA), un second axe lié à la croissance de la plante (H) et un troisième lié à la capacité de dissémination des diaspores (les graines: S). Dans cette évolution d'idées, ajoutons que Testi (2008) vient également de montrer que Théophraste et Raunkjær avaient pensé aux traits foliaires car une corrélation entre formes de vie (FV)/formes de croissance (FC) et surface spécifique foliaire (LSA) a été mise en évidence. Ces résultats justifient la considération de la morphologie des plantes pour définir les groupes fonctionnels.

C'est ainsi que dans cette étude, nous comptons décrire et différencier les différents stades de la recolonisation post-culturelle à travers l'analyse des traits biologiques déduits de la composition floristique tels que les types biologiques, les types phytogéographiques, les types foliaires et les types des diaspores.

METHODES

Site d'étude

Cette étude a été réalisée dans les jachères situées dans le périmètre de la réserve naturelle forestière de Kigwena au Burundi. La réserve naturelle de Kigwena (fig. 1) est une forêt pittoresque unique au Burundi, limitée par des champs de cultures semi-industrielles, particulièrement le palmier à huile. Elle est située à 3 km au nord du village de Kigwena et à 16 km de Rumonge vers le sud (Lewalle 1972). C'est une forêt du type péri-guinéen protégée depuis 1952 avec actuellement 500 ha. Elle comporte deux parties: la partie savanicole au nord, ayant fait objet de la présente étude, et la partie proprement dite forestière au sud.

A une altitude de 820 m, le long du lac Tanganyika, le climat est de type tropical AW_4S (climat tropical humide de type A, avec quatre mois de saison sèche dans l'hémisphère Sud) selon la classification climatique de Köppen (Bultot 1950) avec 1170 mm de précipitations moyennes annuelles et 24°C de température moyenne annuelle (statistiques de l'Institut Géographique du Burundi, 1997-2004) (fig. 2). La région a conservé un sol noir profond, humique, fertile et à bonne rétention d'eau. Les activités principales de la population limitrophe de la forêt de Kigwena sont pour la plupart l'agriculture et la pêche, tandis que l'élevage n'est pas à proprement parler une activité économique.

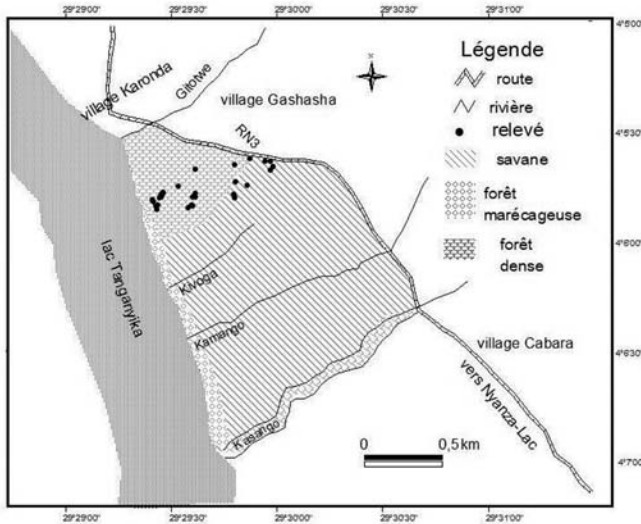


Figure 1 – Localisation de la zone explorée dans la réserve naturelle forestière de Kigwena (Burundi).

Pendant la crise de 1993, la population riveraine de la forêt de Kigwena a défriché ses périphéries pour les mettre en cultures (manioc, haricot, maïs, patate douce, ...). C’est vers les années 2000 que ces terres ont été récupérées et mises en défens pour une reconstitution ultérieure de la végétation initiale. C’est sur ces jachères situées dans la zone périphérique et partie savane de la réserve naturelle forestière de Kigwena que porte la présente étude.

Collecte et traitement des données

Pour la collecte des données phytosociologiques, trente relevés ont été réalisés dans les jachères réparties équitablement (dix relevés par classe) en trois classes d’âge (0–2 ans, 3–5 ans et plus de cinq ans) selon la méthode sigmatiste de Braun-Blanquet (1932) en tenant compte de l’homogénéité floristique de la station. Une étude préliminaire nous a permis de déterminer l’aire minimale de l’échantillon: 32 m² dans les jachères de 0–2 ans, 128 m² dans les jachères de 3–5 ans et 64 m² dans les jachères de plus de cinq ans (Bangirinama et al. 2009). La nomenclature adoptée pour les différents taxons

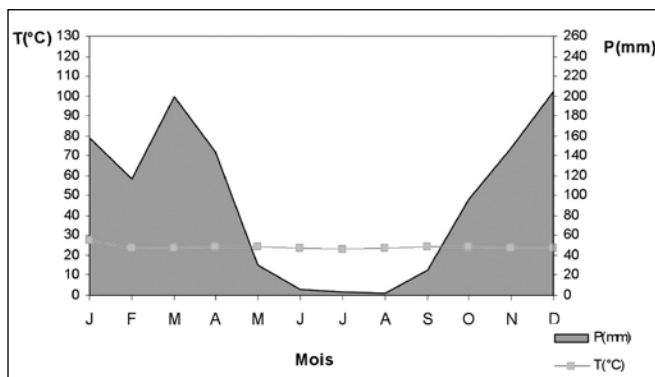


Figure 2 – Diagramme ombrothermique de la région de la réserve naturelle forestière de Kigwena (Burundi). Source: Statistiques de l’Institut Géographique du Burundi, 1997–2004.

inventoriés est celle de Lebrun & Stork (1991, 1992, 1995, 1997).

Pour chaque relevé, cinq échantillons de sol ont été prélevés selon la séquence linéaire diagonale (quatre aux extrémités de la surface du relevé et un au centre de la surface). C’est sur l’échantillon composite qu’ont été mesurés l’acidité actuelle (pH H₂O) et l’acidité d’échange ou de réserve (pH KCl) (Baize 1988). L’appréciation de la texture du sol a été faite sur les fractions fines (< 2 mm) à l’aide du triangle des textures (Duchaufour 1997). Des sept catégories qui peuvent être reconnues, seules deux existent sur le site d’étude, sablo-limoneuse et sableuse; ces deux variables ont été transformées en code semi-quantitatif.

Les liens entre la variation floristique et la variation écologique ont été mis en évidence grâce à une analyse directe de gradient (Analyse Canonique des Correspondances ou Canonical Correspondence Analysis, CCA) avec le logiciel Canoco (ter Braak & Šmilauer 2002).

La définition des groupements végétaux s’est basée sur une classification hiérarchique ascendante à l’aide du logiciel MVSP (Multi-Variate Statistical Package; Kovach 2003). Parmi les indices de similarité ou de distance les plus utilisés pour des données d’abondance d’espèces, nous avons choisi la dissimilarité de Bray-Curtis, équivalent quantitatif de l’indice de Sorensen en présence-absence (Legendre & Legendre 1998). Cet indice donne, contrairement à la distance métrique de Canberra, autant de poids aux différences d’abondance observées pour les espèces rares que pour les espèces abondantes (Senterre 2005). Pour la construction du dendrogramme, nous avons choisi l’option UPGMA (Unweighted Pair-Group Mean Average) basée sur la moyenne des groupes et qui constitue la méthode la plus largement utilisée dans les études phytosociologiques selon Senterre (2005).

Les espèces différentielles des groupements ont été individualisées à l’aide de Twinspan (Two Way INdicator SPecies ANalysis, Hill 1994).

Enfin, nous avons calculé l’indice de similarité de Jaccard (1928), basé sur la présence-absence des espèces entre les différents groupements individualisés. Nous nous attendons à ce que les groupements situés dans la même classe d’âge, c’est-à-dire au même stade de la succession, aient une similarité plus élevée par rapport aux groupements de classes d’âges différentes.

Les indices utilisés sont donnés par les formules suivantes:

$$\text{Indice de similarité de Jaccard: } J_{ij} = \frac{n_{ij}}{(n_{ij} + n_i + n_j)}$$

avec n_{ij} : nombre d’espèces présentes dans les groupements i et j , n_i : nombre d’espèces présentes dans le groupement i et absentes en j et n_j : nombre d’espèces absentes dans le groupement i et présentes en j .

Indice de dissimilarité de Bray-Curtis:

$$BCd_{ij} = \frac{\sum_{k=1}^n |X_{ik} - X_{jk}|}{\sum_{k=1}^n |X_{ik} + X_{jk}|}$$

avec *i* et *j*: les lignes (relevés) de la matrice de données, *k*: une colonne de la matrice de données (espèce), *X_{ik}*: valeur de la variable *k* (abondance de l'espèce *k*) pour la ligne *i*, *X_{ij}*: valeur de la variable *k* (abondance de l'espèce *k*) pour la ligne *j*, *n*: nombre total de variables (espèces) dans la matrice.

Pour évaluer le rôle des groupes fonctionnels de plantes comme indicateurs du stade de la succession post-culturale, nous avons calculé les différents spectres pondérés par abondance-dominance avant d'analyser leur lien avec l'âge de la jachère. Le tableau 1 donne la correspondance entre les codes d'abondance-dominance des espèces et les quantités moyennes ou recouvrements moyens (Rec. Moy.). Le spectre pondéré (SP) est donné par l'expression suivante:

$$SP = \frac{\sum \text{Rec. Moy. pour un trait biologique considéré}}{\sum \text{Rec. Moy. pour tous les traits biologiques identifiés}} \times 100$$

Les groupes fonctionnels analysés sont:

- Les types biologiques liés à l'état phénologique de l'espèce rencontrée. Nous avons utilisé le système de Raunkjær (1934) modifié par Lebrun (1947): phanérophytes, chaméphytes, hémicryptophytes, thérophytes et géophytes;
- Les types phytogéographiques admis pour l'Afrique (White 1979, 1983): espèces à large distribution sur le globe terrestre (cosmopolites, pantropicales, paléotropicales, afroaméricaines), espèces à large distribution africaine (afromalgaches, afrotropicales et plurirégionales africaines) et espèces à distribution régionale (soudano-zambéziennes, guinéo-congolaises et afromontagnardes);
- Les types de diaspores comme définis par la classification de Dansereau & Lems (1957): zoochores (desmochores et sarcochores), anémochores (sclérochores, ptérochores et pogonochores), autochores (barochores, ballochores) et hydrochores (pléochores);
- Les types foliaires issus de la classification de Raunkjær

Tableau 1 – Correspondance entre les coefficients d'abondance-dominance et les quantités moyennes ou recouvrements moyens.

Coefficient	Recouvrement de l'espèce (%)	Recouvrement moyen (RM) (%)
5	75 à 100	87,5
4	50 à 75	62,5
3	25 à 50	37,5
2	5 à 25	15
1	1 à 5	3
+	< à 1	0,5

(1934): aphyllés, leptophyllés, nanophyllés, microphyllés, mésophyllés, macrophyllés et mégaphyllés.

RESULTATS

Mise en évidence des groupements végétaux

Au point de vue floristique, 192 espèces réparties en 125 genres et 53 familles ont été récoltées. Les familles les plus représentées sont les Fabaceae (14,58%), Poaceae (10,41%), Asteraceae (8,85%), Rubiaceae (7,29%), Euphorbiaceae (5,20%) et Cyperaceae (3,64%). Cinq groupements ont été mis en évidence sur base des affinités entre les relevés pondérés par le recouvrement des espèces inventoriées:

- Groupement G₁ à *Hyptis suaveolens* et *Indigofera hirsuta* dans les jachères de 0-2 ans,
- Groupement G₂ à *Panicum maximum* et *Imperata cylindrica* dans les jachères de 0-2 ans,
- Groupement G₃ à *Loudetia arundinacea* et *Hyparrhenia diplandra* dans les jachères de 3-5 ans,
- Groupement G₄ à *Hyparrhenia diplandra* et *Melinis minutiflora* dans les jachères de 3-5 ans,
- Groupement G₅ à *Margaritaria discoidea* et *Anisophyllea boehmii* dans les jachères de plus de cinq ans.

Selon la distribution des groupements sur les deux premiers axes de la CCA (Canonical Correspondence Analysis; fig. 3), l'axe 1 semble évoquer le gradient croissant du facteur âge (gradient successional) avec p < 0,001 tandis la disposition des relevés selon l'axe 2 est plus corrélée à l'altitude (p < 0,001). Les groupements G₁ et G₂ des jachères de 0-2 ans sont à la même distance, il en est de même que les groupements G₃ et G₄ des jachères de 3-5 ans et enfin vient le groupement G₅ des jachères de plus de cinq ans. Les deux premiers axes expliquent 66,5% de la relation espèces-environnement. Les variables environnementales expliquent 22,7% de l'inertie totale (tableau 2). Les cinq groupements sont aussi repérables sur le dendrogramme issu de la classification ascendante hiérarchique (fig. 4).

Tableau 2 – Présentation synthétique des résultats de l'analyse canonique des correspondances (CCA) pour les jachères de la partie savane de la réserve naturelle de Kigwena.

Axes	1	2	3	4
Valeurs propres	0,42	0,24	0,19	0,15
Corrélation espèces-environnement	0,96	0,94	0,93	0,91
Pourcentage cumulé de la variance				
pour les données d'espèces	9,6	15,0	19,2	22,6
pour la relation espèces-environnement	42,6	66,5	85,2	98,7
Inertie totale	4,41			
Inertie canonique	1,00	soit 22,7%		

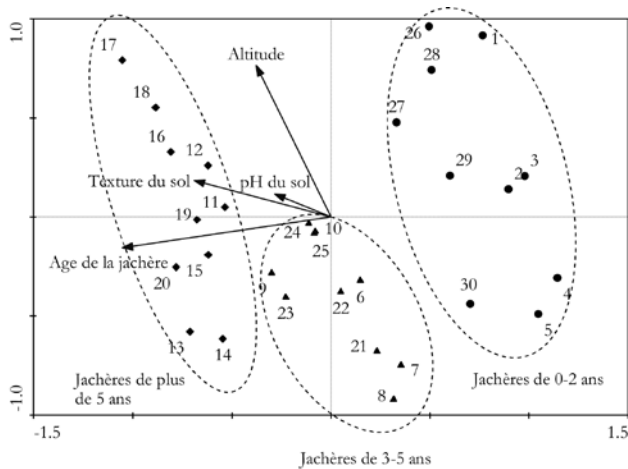


Figure 3 – Analyse canonique des correspondances réalisée sur les relevés des jachères de la partie savane de la réserve naturelle forestière de Kigwena avec les quatre variables environnementales dont l'effet est significatif.

Indice de similarité entre les groupements comme indicateur du stade de la succession post-culturale

Les groupements des jeunes jachères (G_1 et G_2) ont entre eux une affinité floristique plus élevée (0,47) et se rapprochent plus des groupements de 3–5 ans (G_3 et G_4) avec en moyenne un indice de similarité de 0,33 et s'éloignent plus du groupement de plus de cinq ans (G_5) avec une similarité de 0,26 en moyenne. Aussi, le groupement G_3 des stades intermédiaires de la succession affiche une plus grande affinité (0,29) avec le groupement G_4 de sa classe (3–5 ans) qu'avec le groupement G_5 (0,22) de la classe suivante (plus de cinq ans). Cette évolution de l'indice de similarité entre les groupements traduit ainsi un continuum dans la mise en place dans le temps de ces groupements (tableau 3).

Description des groupements

Le groupement G_1 à *Hyptis suaveolens* et *Indigofera hirsuta* est localisé dans les jachères jeunes de moins de deux ans. Ce groupement se trouve sur un terrain plat, sableux et extrêmement acide. L'acidité actuelle est de $4,5 \pm 0,46$ et l'acidité d'échange vaut $4,34 \pm 0,12$. Dans sa structure verticale, le groupement à *Hyptis suaveolens* et *Indigofera hirsuta* présente:

- une strate herbacée haute constituée essentiellement par *Hyptis suaveolens*, *Indigofera hirsuta*, *Panicum maximum*, pouvant atteindre au maximum 2 m de haut,
- une strate herbacée basse composée par des espèces comme *Panicum chionachne*, *Aspilia helianthoides*, *Asystasia gangetica*.

Le groupement G_2 à *Panicum maximum* et *Imperata cylindrica* a été identifié dans les jachères de transition entre la classe de 0–2 ans et la classe de 3–5 ans, sur un terrain plat à sol sableux. L'acidité actuelle du sol est de $5,01 \pm 0,46$ tandis que l'acidité d'échange vaut $4,32 \pm 0,39$. La structure verticale de ce groupement comprend:

- une strate herbacée haute d'environ 2 m à *Panicum maxi-*

imum, *Imperata cylindrica*, *Conyza bonariensis*, *Chrysanthellum indicum*, *Urena lobata*,

- une strate herbacée basse à *Digitaria abyssinica*, *Aspilia helianthoides*, *Indigofera drepanocarpa*, *Indigofera microcalyx*, *Panicum chionachne*, *Ageratum conyzoides*.

Le groupement G_3 à *Loudetia arundinacea* et *Hyparrhenia diplandra* constitue la partie de la savane dominée par les graminées. Il est situé sur un terrain à pente très légère avec un sol sableux. L'analyse du pH met en évidence une acidité actuelle de $5,44 \pm 0,36$ et une acidité d'échange de $4,68 \pm 0,49$. La structure verticale présente:

- une strate herbacée haute atteignant 2 m de hauteur et constituée de *Loudetia arundinacea* et *Hyparrhenia diplandra*,
- une strate herbacée basse dominée par *Indigofera microcalyx*, *Polygala melilotoides* et *Indigofera drepanocarpa* qui couvrent le sol au milieu d'un couvert graminéen.

Le groupement G_4 à *Hyparrhenia diplandra* et *Melinis minutiflora* est situé sur un terrain à pente très légère, la texture du sol est variable, de sableuse à sablo-limoneuse. L'acidité actuelle est de $5,33 \pm 0,55$ et l'acidité d'échange vaut $4,56 \pm 0,28$. Sa structure verticale présente:

- une strate herbacée haute atteignant 2 m de haut à *Hyparrhenia diplandra*, *Desmodium velutinum*, *Loudetia arundinacea*, *Pennisetum polystachion*, *Pteridium aquilinum*,
- une strate herbacée basse de moins d'un mètre de hauteur composée par *Melinis minutiflora*, *Imperata cylindrica*, *Blepharis buchneri*, *Aspilia helianthoides*,
- une strate arbustive d'environ 8 m de hauteur composée par certains ligneux comme *Keetia venosa*, *Keetia gueinzii*, *Harungana madagascariensis*, *Anthocleista schweinfurthii*, qui commencent à entrer en compétition avec les herbacées.

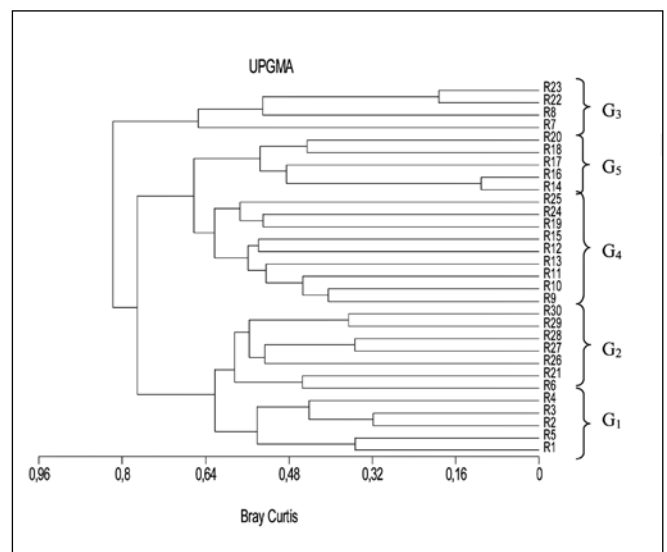


Figure 4 – Disposition des cinq groupements individualisés dans les jachères de Kigwena sur un dendrogramme (G_1 : groupement à *Hyptis suaveolens* et *Indigofera hirsuta*, G_2 : groupement à *Panicum maximum* et *Imperata cylindrica*, G_3 : groupement à *Loudetia arundinacea* et *Hyparrhenia diplandra*, G_4 : groupement à *Hyparrhenia diplandra* et *Melinis minutiflora* et G_5 : groupement à *Margaritaria discoidea* et *Anisophyllea boehmii*).

Tableau 3 – Affinité entre les groupements individualisés dans des jachères de Kigwena (G_1 : groupement à *Hyptis suaveolens* et *Indigofera hirsuta*, G_2 : groupement à *Panicum maximum* et *Imperata cylindrica*, G_3 : groupement à *Loudetia arundinacea* et *Hyparrhenia diplandra*, G_4 : groupement à *Hyparrhenia diplandra* et *Melinis minutiflora* et G_5 : groupement à *Margaritaria discoidea* et *Anisophyllea boehmii*).

Groupements	G_1	G_2	G_3	G_4	G_5
G_1	1				
G_2	0,47	1			
G_3	0,32	0,26	1		
G_4	0,36	0,37	0,29	1	
G_5	0,21	0,31	0,22	0,46	1

Le groupement G_5 à *Margaritaria discoidea* et *Anisophyllea boehmii* constitue une jachère âgée de plus de cinq ans qui a évolué en une savane arbustive située sur un terrain plat à sol sablo-limoneux en général. L'acidité actuelle est de $5,58 \pm 0,40$ tandis que l'acidité d'échange vaut $4,35 \pm 0,17$. Le sol est déjà enrichi en matière organique par la décomposition des feuilles. La structure verticale révèle trois strates:

- Une strate arbustive supérieure (14 m de haut) composée par *Parinari curatellifolia*, *Anisophylla boehmii*, *Anthocleista schweinfurthii*,
- une strate arbustive inférieure (8 m de haut) dont les principales espèces sont *Margaritaria discoidea*, *Keetia hispida*, *Harungana madagascariensis*, *Keetia gueinzii*,
- une strate herbacée haute comprenant *Loudetia arundinacea*, *Hyparrhenia diplandra*, *Pteridium aquilinum*,
- une strate herbacée basse dominée par *Melinis minutiflora*, *Tetracera masuiana*, *Aspilia kotschy*.

Certains arbres de la forêt comme *Anthocleista schweinfurthii*, *Pseudospondias microcarpa*, *Ficus thonningii*, *Maesopsis eminii*, *Alchornea cordifolia* commencent à se

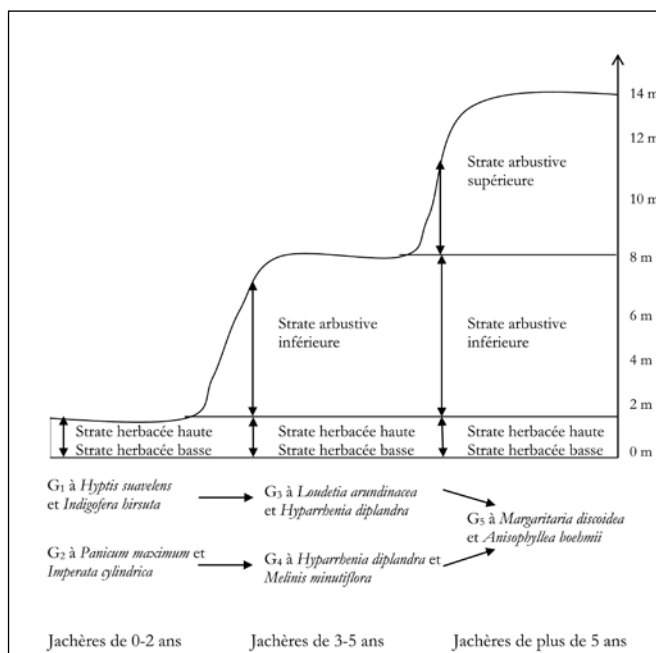


Figure 5 – Structure verticale des groupements individualisés dans les jachères de la réserve naturelle forestière de Kigwena (Burundi).

développer. La hauteur et le nombre de strates augmentent avec l'âge de la jachère (fig. 5).

Types biologiques comme indicateurs du stade de la succession post-culturelle

L'évolution des types biologiques en fonction de l'âge de la jachère (fig. 6) montre que les groupements de jeunes jachères (G_1 et G_2) ont un pourcentage élevé de thérophytes avec 32% et 26% respectivement. Ce dernier diminue considérablement dans les jachères de plus de cinq ans et est de 12%. Le pourcentage des phanérophytes suit une évolution contraire; bas dans les jeunes jachères (15–22%) et élevé (50%) dans le groupement G_5 des jachères plus âgées (plus de cinq ans).

Types phytogéographiques comme indicateurs du stade de la succession post-culturelle

La distribution des types phytogéographiques dans les différentes étapes de régénération forestière dans les jachères de la partie savane de la réserve naturelle forestière de Kigwena (fig. 7) montre une diminution progressive d'espèces à large distribution selon l'âge de la jachère depuis les groupements les plus jeunes jusqu'aux groupements des jachères plus âgées. En effet, les espèces à large distribution représentent respectivement 56% et 42% dans les groupements de jeunes jachères (G_1 et G_2) alors que ce pourcentage n'est que de 23% dans le groupement des jachères âgées (G_5).

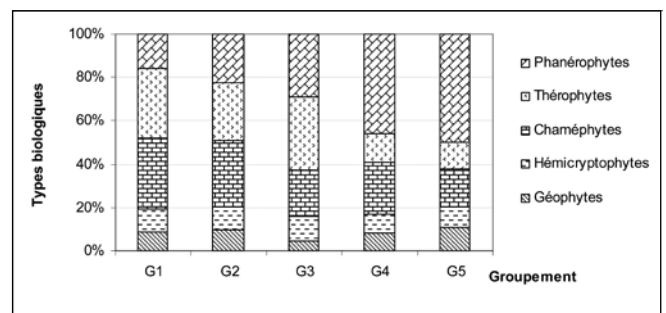


Figure 6 – Evolution des types biologiques en fonction de l'âge des groupements des jachères de Kigwena (G_1 : groupement à *Hyptis suaveolens* et *Indigofera hirsuta*, G_2 : groupement à *Panicum maximum* et *Imperata cylindrica*, G_3 : groupement à *Loudetia arundinacea* et *Hyparrhenia diplandra*, G_4 : groupement à *Hyparrhenia diplandra* et *Melinis minutiflora* et G_5 : groupement à *Margaritaria discoidea* et *Anisophyllea boehmii*).

D'autre part, les espèces à distribution régionale augmentent depuis les jeunes jachères jusqu'aux groupements les plus évolués des jachères âgées. Ainsi, ces espèces occupent respectivement 23% et 27% dans les groupements de jeunes jachères (G₁ et G₂) pour augmenter jusqu'à 40% dans le groupement des jachères âgées (G₅). L'identité de la région est aussi maintenue grâce à une augmentation progressive de la proportion d'espèces de liaison soudano-zambéziennes et guinéennes depuis les jeunes jachères (6%) vers les jachères plus âgées (17%), ce qui justifie l'appellation de cette réserve de forêt péri-guinéenne.

Types foliaires comme indicateurs du stade de la succession post-culturale

Les différents types foliaires se répartissent différemment dans les différents groupements des jachères d'âge différent (fig. 8). Une augmentation progressive avec l'âge de la jachère des espèces mésophylles et macrophyllles a été observée. Leur pourcentage est de 29% et 0% respectivement pour les espèces mésophylles et espèces macrophyllles dans les jeunes jachères contre 35% et 4% dans les jachères âgées. Il apparaît également que les espèces nanophylles régressent avec l'âge de la jachère; 11% dans les jeunes jachères contre 4% dans les jachères plus âgées.

Types de diaspores comme indicateurs du stade de la succession post-culturale

La comparaison du pourcentage des espèces possédant les différents types de diaspores dans les jachères de différents âges (fig. 9) montre une évolution régressive des espèces à diaspores desmochores et sclérochores le long du gradient âge de la jachère. Ces types de diaspores représentent respectivement 15% et 32% dans les jeunes jachères contre 0% et 21% dans les vieilles jachères. Une évolution contraire est

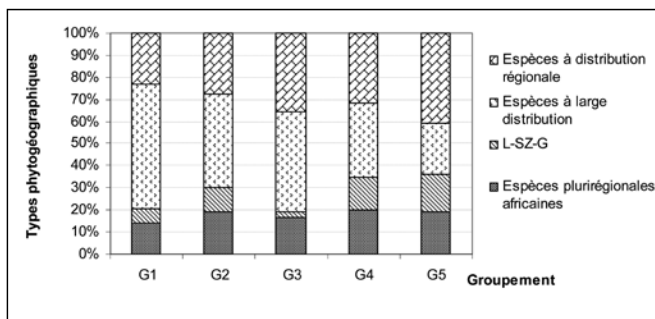


Figure 7 – Evolution des types phytogéographiques en fonction de l'âge des groupements des jachères de Kigwena (G₁: groupement à *Hyptis suaveolens* et *Indigofera hirsuta*, G₂: groupement à *Panicum maximum* et *Imperata cylindrica*, G₃: groupement à *Loudetia arundinacea* et *Hyparrhenia diplandra*, G₄: groupement à *Hyparrhenia diplandra* et *Melinis minutiflora* et G₅: groupement à *Margaritaria discoidea* et *Anisophyllea boehmii*).

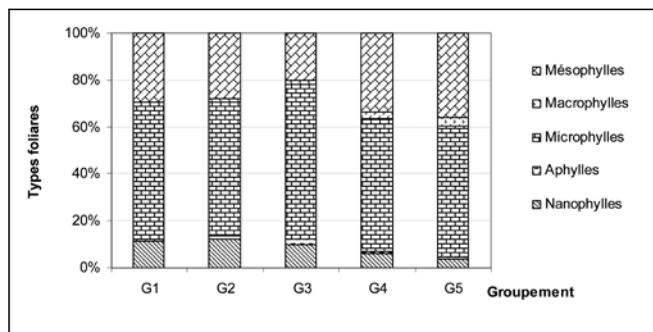


Figure 8 – Evolution des types foliaires en fonction de l'âge des groupements des jachères de Kigwena (G₁: groupement à *Hyptis suaveolens* et *Indigofera hirsuta*, G₂: groupement à *Panicum maximum* et *Imperata cylindrica*, G₃: groupement à *Loudetia arundinacea* et *Hyparrhenia diplandra*, G₄: groupement à *Hyparrhenia diplandra* et *Melinis minutiflora* et G₅: groupement à *Margaritaria discoidea* et *Anisophyllea boehmii*).

observée chez les types de diaspores sarcochores; 15% dans les jeunes jachères contre 44% dans les jachères plus âgées.

DISCUSSION

Types biologiques

L'analyse des proportions des types biologiques entre les différents groupements montre une diminution des thérophytes et une augmentation conséquente des phanérophytes au fur et à mesure que l'âge de la jachère augmente. En effet, dans les jeunes jachères, ce sont les thérophytes qui ont une proportion importante parce qu'ils ont un grand pouvoir de colonisation. Par après, on assiste à l'installation progressive d'une strate arbustive provoquant ainsi une diminution des thérophytes qui sont pour la plupart des espèces héliophiles.

Des résultats similaires ont été obtenus par d'autres auteurs. En étudiant les changements dans la répartition des types biologiques en fonction d'un gradient dynamique de colonisation des anciennes terrasses de culture en Provence calcaire, Taton & Roche (1994) ont conclu que

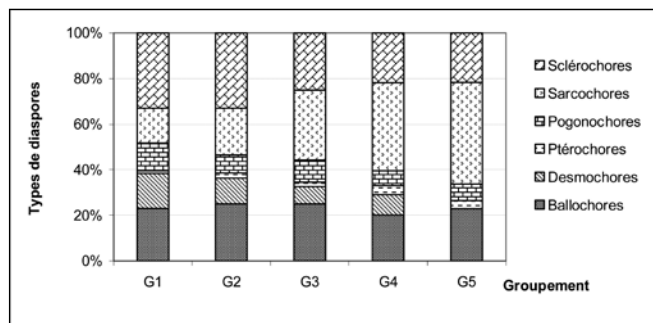


Figure 9 – Evolution des types de diaspores en fonction de l'âge des groupements des jachères de Kigwena (G₁: groupement à *Hyptis suaveolens* et *Indigofera hirsuta*, G₂: groupement à *Panicum maximum* et *Imperata cylindrica*, G₃: groupement à *Loudetia arundinacea* et *Hyparrhenia diplandra*, G₄: groupement à *Hyparrhenia diplandra* et *Melinis minutiflora* et G₅: groupement à *Margaritaria discoidea* et *Anisophyllea boehmii*).

les thérophytes connaissent une diminution rapide alors que les phanérophytes augmentent continuellement avec l'installation d'espèces ligneuses dès que les pratiques agricoles (en particulier le labour) cessent.

Aux Etats-Unis et en Europe, de nombreuses études (Lavoirel et al. 1993, Mac Cook 1994, Debussche et al. 1996, Smit 1996) portant sur les successions secondaires post-culturelles, ont mis en évidence la modification de la répartition des espèces en types biologiques au fur et à mesure de la succession: explosion temporaire de thérophytes, apparition et dominance des hémicryptophytes et montée lente (sur 20 à 50 ans) des phanérophytes.

Types phytogéographiques

De tous les groupements individualisés dans cette zone d'étude, il y a prédominance des espèces à large distribution. En effet, les jachères constituant des milieux largement perturbés et dont les influences externes sont intenses, il n'est donc pas étonnant que les espèces allochtones soient en proportions élevées. Cependant, il y a une diminution progressive des espèces à large distribution selon l'âge des jachères depuis les groupements les plus jeunes jusqu'au groupement des jachères plus âgées.

De plus, les espèces à distribution régionale augmentent depuis les jeunes jachères jusqu'aux groupements les plus évolués des jachères âgées. Ainsi, au cours du temps, les espèces opportunistes (adventices surtout) diminuent progressivement au profit des espèces compétitives caractéristiques de la région (ayant trouvé les conditions du milieu favorables) au fur et à mesure que les perturbations (labour, sarclage, feux de brousse, pâturage, ...) du milieu régressent. Ces résultats corroborent ceux des autres auteurs (Lubini 1982, Bebwa 1993, Donfack 1998, Ayichedehou 2000) ayant étudié les phytocénoses post-culturelles africaines.

Types foliaires

L'évolution des types foliaires montre une augmentation progressive avec l'âge de la jachère des espèces mésophylles et macrophylles et une diminution d'espèces nanophylles. En effet, les jeunes jachères sont dominées par les espèces héliophiles (Kassi N'dja 2006) et sont caractérisées par un manque de stratification végétale. Au fur et à mesure qu'apparaissent les phanérophytes, il se forme une strate arbustive favorisant ainsi l'épanouissement d'espèces sciaphiles généralement macrophylles et mésophylles.

Tilman (1986) explique cette situation par la disponibilité des ressources telle la lumière (ressource ratio hypothesis). Les espèces climaciques constituent la canopée des vieilles jachères et, plus tard, de la forêt reconstituée (Kassi N'dja 2006). L'installation d'une strate arbustive crée une sorte de toit, limitant ainsi la quantité de lumière arrivant au niveau de la strate inférieure. Senterre (2005) a montré qu'il existe une tendance à la réduction foliaire en relation avec l'augmentation de l'insolation et du stress hydrique des strates inférieures aux strates supérieures. L'hypothèse de compétition pour les ressources limitantes, dont la lumière, devient donc déterminante quant à l'espèce dominante dans un habitat donné.

Types de diaspores

Les espèces à dissémination anémochore régressent avec l'âge des jachères. Dans les vieilles forêts secondaires, le mode de dissémination le plus fréquent est la zoochorie. Koubouana et al. (2007) ont abouti aux conclusions similaires lors d'une étude de la régénération des forêts de la réserve de la Lefini (République du Congo). Les espèces à diaspores ptérochores, desmochores et sclérochores connaissent une évolution régressive et finissent par disparaître dans les vieilles jachères. Elles constituent le stock d'espèces pionnières qui préparent les conditions de germination des espèces à diaspores sarcochores, ballochores et barochores avant de disparaître (Moles et al. 2005). Smit (1996) admet que les espèces herbacées des champs cultivés (arable weeds) forment la majorité de la banque du sol et sont donc capables de coloniser rapidement les milieux abandonnés.

Abondant dans le même sens, Jauzein (2001) montre qu'à l'échelle de la parcelle, la persistance du stock semencier des thérophytes (plantes annuelles) et la survie d'organes de multiplication végétative des géophytes (stock endogène) permettent le renouvellement endémique de la plupart des espèces. Il faut y ajouter un contingent d'espèces allochtones, le plus souvent anémochores ou quelquefois zoochores (plus rarement hydrochores dans les zones inondables), dont les diaspores pénètrent en permanence sur le site par introduction naturelle (apophytes) ou par l'homme. Si elles appartiennent à des espèces préadaptées, elles pourront enrichir la banque déjà présente; sinon, elles donneront naissance à des jeunes plants éliminés par la première perturbation.

Stratégies adaptatives au cours de la succession post-culturelle

Le déroulement des successions repose sur l'instauration d'une catégorisation des végétaux en fonction de leurs capacités d'exploitation des ressources abiotiques. Les changements de végétation durant la succession secondaire sont dus principalement aux interactions biotiques c'est-à-dire les capacités des plantes à modifier leur environnement pour l'installation d'autres espèces (facilitation), des interactions compétitives et la tolérance d'une espèce à la présence des autres (Huston & Smith 1987, Pickett et al. 1987, Callaway & Walker 1997, Wilson 1999, Grime 2001, Westoby et al. 2002).

Les modèles proposés par MacArthur & Wilson (1967) et Grime (1977, 2001) expliquent cette dynamique post-culturelle. Les premiers auteurs opposent des organismes soumis à une sélection de type *r* à ceux soumis à une sélection de type *K*, la sélection de type *r* étant rencontrée chez des espèces qui peuvent occuper des milieux perturbés et la sélection de type *K* chez les individus qui persistent dans un milieu donné pour de longues périodes. Dans cette étude, les thérophytes seraient des stratèges de type *r* et les phanérophytes de type *K*. Le second auteur propose une classification des végétaux selon leur adaptation à des niveaux de perturbation et de stress, le stress étant considéré comme un manque de ressources (lumière, eau, nutriments).

Nos résultats corroborent ainsi les conclusions de Grime (1979, 2001). En effet, en début de succession se trouvent des

espèces comme les thérophytes dont les traits sont associés à la stratégie rudérale « R » tolérante aux perturbations, c'est-à-dire des espèces avec une croissance rapide, une dispersion efficace et un fort investissement dans la reproduction. En revanche, les espèces de fin de succession sont de type phanérophyles développant des traits associés à la stratégie compétitrice « C », avec une vitesse de croissance lente, une utilisation des ressources efficace et un faible investissement dans la reproduction.

En définitive, du côté des jeunes jachères se trouvent les espèces qui sont caractéristiques d'habitats où la disponibilité des ressources est élevée ou qui présentent un potentiel élevé pour l'acquisition des ressources et une vitesse de croissance à court terme élevée et donc un renouvellement rapide des tissus (Grime 2001, Gondard & Romane 2004, Vile et al. 2005). A l'opposé, dans les vieilles jachères, se trouvent les espèces présentant un renouvellement des tissus moins rapide et des traits qui améliorent la conservation des nutriments (Grime 1977, Chapin 1980, Poorter 1990, Poorter & Garnier 1999, Garnier et al. 2004).

REMERCIEMENTS

Les auteurs remercient le Gouvernement du Burundi et la Coopération Universitaire au Développement pour les financements accordés à Frédéric Bangirinama pour réaliser ses recherches doctorales. Une reconnaissance très méritée revient également aux examinateurs de notre manuscrit, plus particulièrement le professeur François Gillet, pour leurs conseils.

BIBLIOGRAPHIE

- Ayichedehou M. (2000) Phytosociologie, Ecologie et Biodiversité des phytocénoses culturales et postculturales du sud et du centre Bénin. Thèse de doctorat, Université Libre de Bruxelles, Bruxelles, Belgique.
- Baize D. (1988) Guide des analyses courantes en pédologie. Paris, INRA.
- Bangirinama F., Bigendako M.J., Lejoly J. (2009) Relations aire-espèces dans les jachères du périmètre de la réserve naturelle de Kigwena (Burundi). *Acta Botanica Gallica* 156(2): 211–221.
- Bebwa B. (1993) Ecologie quantitative des jeunes stades de la reconstitution forestière en région équatoriale (Île de Kongolo, Masako, Zaïre). Thèse de doctorat, Université libre de Bruxelles, Bruxelles, Belgique.
- Blandin P. (1986) Bioindicateurs et diagnostic des systèmes écologiques. *Bulletin d'Ecologie* 17: 215–308.
- Braun-Blanquet J. (1932) Plant sociology. The study of plant communities. New York, London, Mac Gray Hill.
- Bultot F. (1950) Carte des régions climatiques du Congo Belge établie d'après les critères de Köppen (Communication n° 9 du Bureau Climatologique). Bruxelles, Institut National pour l'Etude Agronomique du Congo Belge.
- Callaway R.M., Walker L.R. (1997) Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology* 78: 1958–1965.
- Chapin F.S. (1980) The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11: 233–260.
- Chapin F.S. (1993) Functional role of growth forms in ecosystem and global processes. In: Ehleringer J.R., Field C.B. (eds) *Scaling physiological processes. Leaf to globe*: 287–312. San Diego, USA, Academic Press.
- Charollais M., Pearson S., Kuchen S., Schiess C. (1997) Qualité écologique: clé d'appréciation. Lindau, Service romand de vulgarisation agricole (SRVA) et Landwirtschaftliche Beratungszentrale Lindau (LBL).
- Daget P. (1980) Sur les types biologiques en tant que stratégie adaptative (cas des Thérophytes). In: Barbault R., Blandin P., Meyer J.A. (eds) *Recherches d'écologie théorique – les stratégies adaptatives*. Actes du colloque: 89–114. Paris, Maloine.
- Dansereau P., Lems K. (1957) The grading of dispersal types in plant communities. *Contributions de l'Institut de Botanique de Montréal* 71: 1–52.
- Debussche M., Escare J., Lepart J., Houssard C., Lavorel S. (1996) Changes in Mediterranean plant succession: old-fields revisited. *Journal of Vegetation Science* 7: 519–526.
- D'herbes J.M., Loireau M., Gayte O. (1997) Utilisation du SIE-ROSELT dans l'évaluation de la gestion des ressources naturelles renouvelables. Dakar, Atelier régional harmonisation des outils méthodologiques de collecte, de suivi et d'analyse des données agro-socio-économiques en gestion des ressources naturelles.
- Donfack P. (1998) Végétation des jachères du Nord-Cameroun. Typologie, diversité, dynamique, production. Thèse d'état, Université de Yaoundé, Yaoundé, Cameroun.
- Duchaufour P. (1997) Abrégé de pédologie: sol, végétation, environnement. Paris, Masson.
- Floret C., Galan M.J., Le Floch E., Orshan G., Romane F. (1990) Growth forms and phenomorphology traits along an environmental gradient: tools for studying vegetation? *Journal of Vegetation Science* 1: 71–80.
- Garnier E., Cortez J., Billes G., Navas M.L., Roumet C., Debussche M., Laurent G., Blanchard A., Aubry D., Bellmann A., Neill C., Toussaint J.P. (2004) Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology* 85: 2630–2637.
- Gondard H., Romane F. (2004) Long-term evolution of understorey plant species composition after logging in chestnut coppice stands (Cevennes Mountains, southern France). *Annals of Forest Science* 62: 333–342.
- Grime J.P. (1977) Evidence for existence of 3 primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist* 111: 1169–1194.
- Grime J.P. (1974) Vegetation classification by reference to strategies. *Nature* 250: 26–31.
- Grime J.P. (1979) *Plant strategies and vegetation processes*. New York, John Wiley and Sons.
- Grime J.P. (2001) *Plant strategies, vegetation processes and ecosystem properties*. 2^e Ed. Chichester, John Wiley and Sons.
- Hill M.O. (1994) DECORANA and TWINSPLAN, for ordination and classification of multivariate species data: a new edition, together with supporting programs, in FORTRAN 77. Huntingdon, Tablefit programs.
- Huston M., Smith T. (1987) Plant succession: life-history and competition. *The American Naturalist* 130: 168–198.
- Jaccard P. (1928) Die statistisch-floristische Methode als Grundlage der Pflanzensoziologie. In: Abderhalden E. (ed.) *Handbuch biologischer Arbeitsmethoden* 11: 165–202. Berlin, Urban & Schwarzenber.

- Jauzein P. (2001) Biodiversité des champs cultivés: l'enrichissement floristique. In: INRA (ed.) Agriculture et biodiversité des plantes. Dossier de l'environnement 21: 43–64. Paris, INRA.
- Kassi N'dja J. (2006) Successions secondaires post-culturelles en forêt dense semi-décidue de Sanaimbo (Côte d'Ivoire): nature, structure et organisation fonctionnelle de la végétation. Thèse de doctorat. Université de Picardie, Amiens, France.
- Koubouana F., Ngoliele A., Nsongola G. (2007) Evolution des paramètres floristiques pendant la régénération des forêts de la réserve de la Lefini (Congo Brazzaville). *Annales de l'Université Marien Ngouabi* 8: 10–21.
- Kovach W.L. (2003) Multi-Variate Statistical Package for Windows. Users' Manual, v. 3.1. Pentraeth, Kovach Computer Services.
- Lavorel S., Debussche M., Lebreton J.D., Lepart J. (1993) Seasonal patterns in the seed bank of Mediterranean old-fields. *Oikos* 67: 114–128.
- Lebrun J. (1947) Exploration du Parc National Albert, mission J. Lebrun (1937–1938), fascicule 1: La végétation de la plaine alluviale au Sud du lac Edouard. Bruxelles, Institut des Parcs Nationaux du Congo Belge.
- Lebrun J.P., Stork A.L. (1991, 1992, 1995, 1997) Enumération des plantes à fleur d'Afrique tropicale, volumes 1–4. Genève, Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève.
- Legendre P., Legendre L. (1998) Numerical Ecology. Developments in Environmental Modelling 20. Amsterdam, Elsevier Science B.V.
- Lewalle J. (1972) Les étages de végétation du Burundi occidental. *Bulletin du Jardin botanique national de Belgique* 42: 1–247.
- Loireau M. (1998) Espace, ressources, usages: interactions milieux et sociétés dans le Sahel nigérien. Thèse de doctorat, Université Paul Valéry – Montpellier III, Montpellier, France.
- Lubini A. (1982) Végétation messicole et postculturelle des sous-régions de Kisangani et de la Tshopo (Haut-Zaïre). Thèse de doctorat, Université de Kisangani, Kisangani, République Démocratique du Congo.
- Mac Cook L.J. (1994) Understanding ecological community succession: causal models and theories, a review. *Vegetatio* 110: 115–147.
- MacArthur R.H., Wilson E.O. (1967) The theory of island biogeography. Princeton, Princeton University Press.
- Moles A.T., Ackerly D.D., Webb C.O., Tweddle J.C., Dickie J.B., Westoby M. (2005) A brief history of seed size. *Science* 307(5709): 576–580.
- Pickett S.T.A., Collins S.L., Armesto J.J. (1987) Models, mechanisms and pathways of succession. *Botanical Review* 53: 335–371.
- Pontanier R., Floret C. (2002) Les indicateurs du fonctionnement et du changement du milieu naturel. In: Jamin J.Y., Seiny Boukar L., Floret C. (eds) Colloque savanes africaines: des espaces en mutation, des acteurs face à de nouveaux défis, 2002-05-27/2002-05-31, Garoua, Cameroun. Montpellier, CIRAD (CD-Rom).
- Poorter H., Garnier E. (1999) The ecological significance of variation in relative growth rate and its components. In: Dekker M. (ed.) Handbook of Functional Plant Ecology: 81–120. New York, ASA.
- Poorter H. (1990) Interspecific variation in relative growth rate; on ecological causes and physiological consequences. In: Lambers H., Cambridge M.L., Konings H., Pons T.L. (eds) Causes and consequences of variation in growth rate and productivity in higher plants: 45–68. Den Haag, SPB Academic.
- Raunkiaer C. (1934) The life's forms of plants and statistical plant geography. Oxford, Oxford University Press.
- Santiago L., Wright S. (2007) Leaf functional traits of tropical forest plants in relation to growth form. *Functional Ecology* 21: 19–26.
- Senterre B. (2005) Recherches méthodologiques pour la typologie de la végétation et la phytogéographie des forêts denses d'Afrique tropicale. Thèse de doctorat. Université Libre de Bruxelles, Bruxelles, Belgique.
- Smit R. (1996) The colonization of woody species in old fields, old field succession in the Netherlands. Wageningen, Agricultural University, Department of terrestrial ecology and nature.
- Tatoni T., Roche P. (1994) Comparison of old-field and forest revegetation dynamics in Provence. *Journal of Vegetation Science* 5: 295–302.
- ter Braak C.J.F., Šmilauer P. (2002) CANOCO reference manual and CanoDraw for Windows. User's guide: software for Canonical Community Ordination, v. 4.5. Ithaca, Microcomputer Power.
- Testi B. (2008) Théophraste et Raunkiaer avaient-ils pensé aux traits fonctionnels? Rapport de stage, Université des Sciences et Techniques – Montpellier II, Montpellier, France.
- Tilman D. (1986) Nitrogen-limited growth in plants from different successional stages. *Ecology* 67: 555–563.
- Vile D., Garnier E., Shipley B., Laurent G., Navas M., Roumet C., Lavorel S., Diaz S., Hodgson J., Lloret F., Midgley G., Poorter H., Rutherford M., Wilson P.J., Wright I. (2005) Specific leaf area and dry matter content estimate thickness in laminar leaves. *Annals of Botany* 96: 1129–1136.
- Westoby M. (1998) A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil* 199: 213–227.
- Westoby M., Falster D.S., Moles A.T., Vesk P.A., Wright J.J. (2002) Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33: 125–159.
- White F. (1979) The Guineo-Congolian region and its relationships to other phytochoria. *Bulletin du Jardin botanique national de Belgique* 49: 11–55.
- White F. (1983) The vegetation of Africa: a descriptive memoir to accompany the Unesco/AETFAT/UNSO vegetation map of Africa. *Natural Resources Research* 20: 1–356.
- Wilson J.B. (1999) Guilds, functional types and ecological groups. *Oikos* 86: 507–522.

Manuscript received for *Systematics and Geography of Plants* 4 Jun. 2009; accepted in revised version 1 Feb. 2010.

Communicating Editor: François Gillet.