

## Influence de la liane envahissante *Sericostachys scandens* Gilg & Lopr. (Amaranthaceae) sur la diversité des espèces végétales ligneuses du Parc National de la Kibira au Burundi

Richard Habonayo, Akomian Fortuné Azihou, Gbèwonmèdéa Hospice Dassou, François Havyarimana, Aristide Cossi Adomou & Bernadette Habonimana

To cite this article: Richard Habonayo, Akomian Fortuné Azihou, Gbèwonmèdéa Hospice Dassou, François Havyarimana, Aristide Cossi Adomou & Bernadette Habonimana (2019): Influence de la liane envahissante *Sericostachys scandens* Gilg & Lopr. (Amaranthaceae) sur la diversité des espèces végétales ligneuses du Parc National de la Kibira au Burundi, International Journal of Environmental Studies, DOI: [10.1080/00207233.2019.1568757](https://doi.org/10.1080/00207233.2019.1568757)

To link to this article: <https://doi.org/10.1080/00207233.2019.1568757>



Published online: 31 Jan 2019.



Submit your article to this journal [↗](#)



View Crossmark data [↗](#)

ARTICLE



## Influence de la liane envahissante *Sericostachys scandens* Gilg & Lopr. (Amaranthaceae) sur la diversité des espèces végétales ligneuses du Parc National de la Kibira au Burundi

Richard Habonayo<sup>a,b</sup>, Akomian Fortuné Azihou<sup>c</sup>, Gbèwonmèdéa Hospice Dassou<sup>a</sup>, François Havyarimana<sup>d</sup>, Aristide Cossi Adomou<sup>a</sup> and Bernadette Habonimana<sup>b</sup>

<sup>a</sup>Laboratoire de Botanique et Ecologie Végétale, Faculté des Sciences et Techniques, Université d'Abomey-Calavi, Cotonou, Bénin; <sup>b</sup>Département des Sciences et Technologies de l'Environnement, Faculté d'Agronomie et de Bio-Ingénierie, Université du Burundi, Bujumbura, Burundi; <sup>c</sup>Laboratoire d'Ecologie Appliquée, Faculté des Sciences Agronomiques, Université d'Abomey-Calavi, Cotonou, Bénin; <sup>d</sup>Département de Biologie, Faculté des Sciences, Université du Burundi, Bujumbura, Burundi

### ABSTRACT

This study aims to (1) estimate the effect of *Sericostachys scandens* density on the species richness of woody species development stages, and (2) evaluate the variation in floristic composition of woody species development stages according to *S. scandens* density within the Kibira National Park (KNP) in Burundi. The abundance of this liana and other woody species (regeneration, juvenile and adult trees) was measured in 100 plots of 50 m × 50 m each, evenly distributed in invaded and non-invaded areas. A negative binomial regression was performed to test the effect of liana density on the species richness of each development stage of woody plant species. A multivariate analysis of the variance on dissimilarity matrix (ADONIS) was performed to test the variation of the floristic composition of woody communities according to the density of the invading liana. Liana density negatively affects regeneration ( $t = -10.170$ ;  $p < 0.0001$ ), juvenile ( $t = -4.346$ ;  $p < 0.0001$ ) and adult trees ( $t = -7.740$ ;  $p < 0.0001$ ). The invasion by *S. scandens* causes variation in the floristic composition of juvenile ( $p = 0.02$ ) and adult trees ( $p = 0.01$ ). Future studies should identify the woody species having the highest local extirpation probability owing to the expansion of *S. scandens*.

### RÉSUMÉ

Cette étude vise à estimer l'effet de *Sericostachys scandens* sur la composition floristique des stades de développement des espèces ligneuses (régénération, jeune arbre, arbre) dans le Parc National de la Kibira (PNK) au Burundi. L'abondance de *S. scandens* et des autres espèces ligneuses a été mesurée dans 100 placeaux de 50 m × 50 m et soumis à une régression binomiale négative et à une analyse multivariée de la variance sur matrice de dissimilarité (PerMANOVA). La densité de la liane influe négativement sur la régénération ( $t = -10,170$ ;  $p < 0,0001$ ), les jeunes arbres ( $t = -4,346$ ;  $p < 0,0001$ ) et les arbres ( $t = -7,740$ ;  $p < 0,0001$ ). L'invasion par *S. scandens* entraîne

### KEYWORDS

*Sericostachys scandens*; invasion; tree; recruits; moist mountain forest; Burundi

### MOTS CLÉS

*Sericostachys scandens*; invasion; arbre; régénération; forêt ombrophile de montagne; Burundi.

une variation de la composition floristique des jeunes arbres ( $p = 0,02$ ) et des arbres ( $p = 0,01$ ). Les études futures devraient identifier les espèces les plus exposées à l'extirpation locale due à la prolifération de *S. scandens* dans le PNK.

## Introduction

Les forêts tropicales représentent 7% de la surface terrestre et contiennent plus de la moitié de la flore mondiale [1,2]. Historiquement, les principales menaces pesant sur les forêts tropicales ont été l'abattage des arbres, l'exploitation minière et l'agriculture, qui ont considérablement réduit l'étendue des forêts tropicales dans le monde [3,4]. Cependant, les forêts tropicales matures qui ont échappé aux effets directs de l'activité humaine peuvent subir des effets indirects du changement global [5]. L'un des principaux changements structurels importants survenus à grande échelle dans les forêts tropicales est l'augmentation des lianes qui atteignent généralement 25 à 35% de la flore ligneuse tropicale [6].

Les lianes sont particulièrement abondantes dans les forêts perturbées [7,8] où elles rivalisent avec les arbres pour la lumière, l'eau et les nutriments [9]. Une forte concurrence des lianes peut structurer les communautés d'arbres en réduisant la reproduction des arbres [10], leur recrutement [11], leur croissance et leur survie [12]. Bien que toutes les espèces d'arbres puissent être affectées par la compétition avec les lianes [13], il est rapporté que les lianes ont un effet négatif plus important sur les espèces arborescentes non pionnières que sur les espèces pionnières [11,14]. Par conséquent, les infestations de lianes peuvent affecter la composition spécifique des communautés d'arbres dans les forêts tropicales [11].

En Afrique tropicale, la prolifération de la liane envahissante *Sericostachys scandens* Gilg & Lopr. (Amaranthaceae) dans les forêts affecte négativement la dynamique des peuplements forestiers. Plante indigène de la zone montagneuse de l'Afrique centrale et orientale, *S. scandens* montre une dynamique d'extension rapide dans son aire d'indigénat [15]. Elle est plus répandue dans des forêts de montagnes de la République Démocratique du Congo, du Burundi, du Rwanda, de l'Ouganda et du Kenya [16]. Cette liane prolifère dans les sites qui ont connu des perturbations humaines, entraîne la mort des arbres et retarde leur régénération. En effet, en se développant, *S. scandens* grimpe sur les arbres (allant jusqu'à la hauteur de grands arbres), et forme des colonnes compactes entourant les troncs de ces derniers. Arrivée dans la canopée, elle déploie une grande quantité de feuilles qui couvrent toute la plante hôte et ainsi l'étouffe en l'empêchant d'accéder à la lumière. Au fil du temps, les arbres hôtes finissent par sécher et cèdent sous le poids des individus et ramifications enchevêtrées de cette liane. Lorsque les conditions du milieu ne permettent pas à *S. scandens* de grimper, elle tapisse de grandes surfaces en s'étalant sur la végétation basse et ainsi bloque le développement de la régénération [15].

Dans le Parc National de la Kibira (PNK), le plus grand massif forestier du Burundi, les recherches antérieures ont signalé des transformations du couvert végétal dues à la prolifération de *S. scandens* [17–20]. En effet, l'invasion des stations forestières par

*S. scandens* a un effet négatif sur la richesse spécifique des herbacées et s'accompagne d'une prolifération des espèces héliophiles [19]. Explorant les effets de *S. scandens* sur les espèces ligneuses selon leurs stades de développement, Habonayo et al. [20] ont montré qu'elle influence négativement toutes les espèces ligneuses, indépendamment de la taille de ces dernières. En outre, ces auteurs ont indiqué que *S. scandens* a un effet négatif sur la densité de tous les stades démographiques des ligneux. Dans le PNK, les zones à canopée ouverte constituent l'habitat principal de *S. scandens*. Par exemple, Habonayo et al. [19] ont signalé que cette liane est 254 fois plus abondante dans les trouées que dans les zones sous canopée intacte. D'autres facteurs comme l'altitude et la distance à la bordure de la forêt joueraient un rôle important. En effet, l'abondance de *S. scandens* diminue au fur et à mesure que l'on évolue de la lisière vers le cœur de la forêt ou que l'on monte en altitude [18,19].

La présente étude a comme objectif global d'analyser l'influence de *S. scandens* sur la diversité des espèces ligneuses du PNK. Il s'agit spécifiquement (1) d'estimer l'effet de la densité de *S. scandens* sur la richesse spécifique des stades de développement des espèces ligneuses et (2) évaluer la variation de la composition floristique des stades de développement des espèces ligneuses en fonction de la densité de *S. scandens*. Pour atteindre ces objectifs, les hypothèses suivantes ont été formulées: (i) l'abondance de *S. scandens* réduit la richesse spécifique des stades de développement des espèces ligneuses conformément aux observations faites sur les espèces du sous-bois dans le PNK; (ii) l'invasion de *S. scandens* induit une variation de la composition floristique des stades de développement des espèces ligneuses complexifiant ainsi le gradient altitudinal de distribution des communautés végétales du PNK.

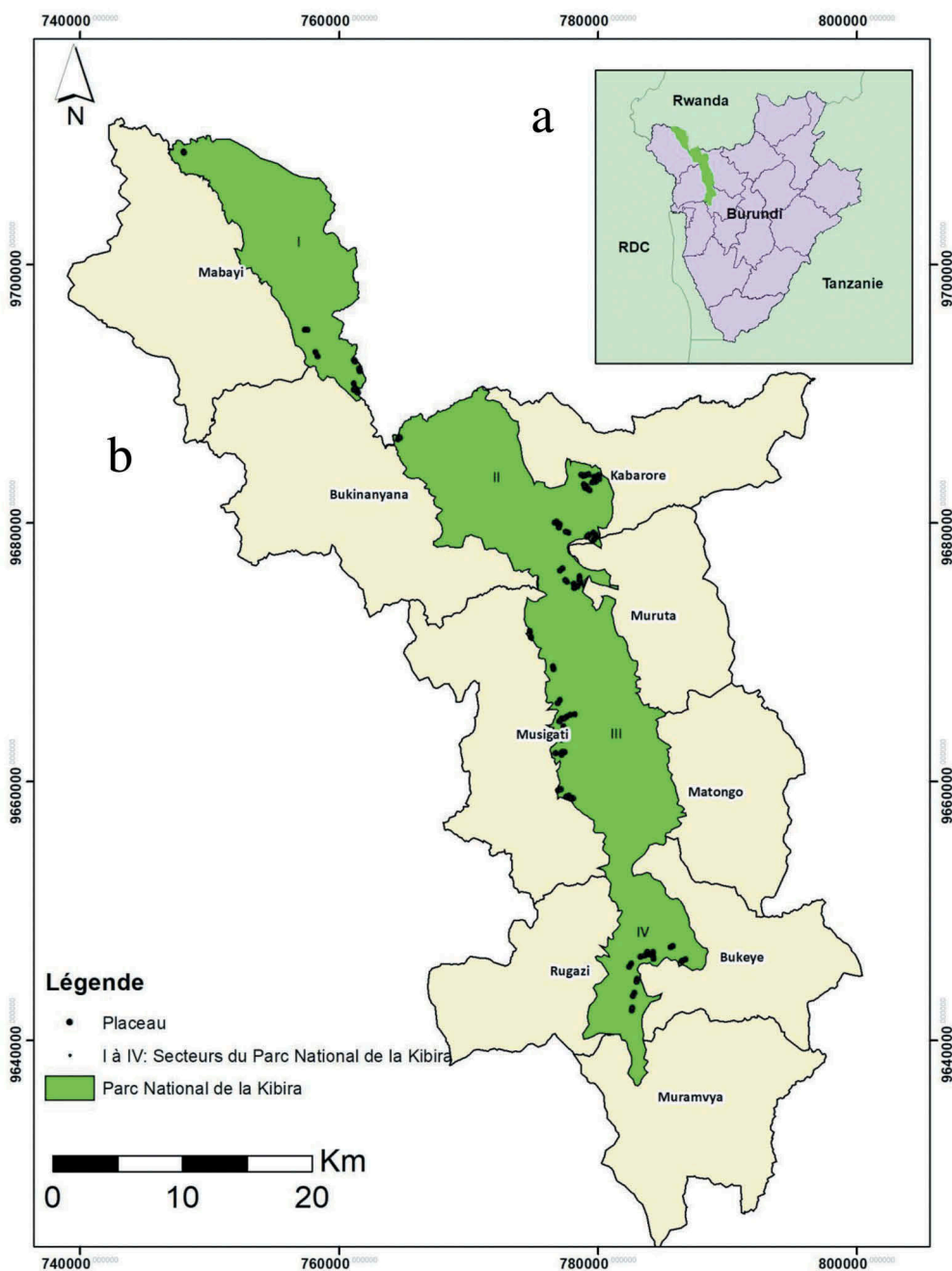
## Matériel et méthodes

### Milieu d'étude

Le PNK est situé au nord-ouest du Burundi sur la crête Congo-Nil et couvre 40.000 ha [21] (Figure 1). Il se localise entre 2°36'52" et 3°17'08" de latitude Sud et entre 29°13'31" et 29°39'09" de longitude Est. Son altitude varie entre 1600 et 2666 m [22]. Il constitue le principal massif forestier du pays et s'étend de Bugarama au sud jusqu'à la frontière avec le Rwanda, au nord sur une longueur de plus ou moins 80 km et une largeur moyenne de 8 km [22]. Le PNK est subdivisé en quatre blocs administratifs ou secteurs: Teza (5794 ha), Rwegura (12424 ha), Mabayi (6359 ha) et Musigati (15424 ha) [23].

Le relief du PNK est caractérisé par des pentes fortes de part et d'autre de la Crête Congo-Nil, davantage marquées sur le versant occidental [24]. La ligne de crête délimite deux bassins versants communément appelés «Bassin du Nil» à l'est et «Bassin du Congo» à l'ouest [25]. A l'ouest du PNK, les sols sont argileux et faiblement ferrallitiques. Sur le versant est, deux zones de sols sont identifiées: les lithosols (Nord de Teza) et les endosols (dans la région de Teza) [26].

Le climat du PNK est de type tropical d'altitude à tendance tempérée marqué par son caractère montagnard. Les températures moyennes sont les plus basses du pays, variant entre 14 et 20°C selon l'altitude [21]. La température moyenne mensuelle enregistrée à la station météorologique de Rwegura au cours des années 1986 à 2015 est de 16,4°C. Les températures les plus basses s'observent généralement durant les mois de juin (15,9°C) et



**Figure 1.** Localisation du Parc National de la Kibira (PNK) au Burundi (a) et répartition des plateaux dans les secteurs (I = secteur Mabayi, II = secteur Rwegura, III = secteur Musigati, IV = secteur Teza) du PNK (b).

juillet (16°C) et c'est le mois de septembre qui est le plus chaud de l'année avec une moyenne de 17°C (informations personnelles recueillies à l'Institut Géographique du Burundi: IGEBU).

C'est sur la crête Congo-Nil que l'on enregistre les pluviométries annuelles les plus importantes du Burundi: plus de 2000 mm d'eau à Ndora (ouest de Rwegura) et Mabayi et plus de 1800 mm sur le reste du parc. Les pluies tombent de septembre à mai avec une petite saison sèche peu marquée en janvier-février avec respectivement 150 et 179 mm d'eau. La saison sèche s'étale sur trois mois (juin, juillet, août). L'humidité se situe entre 60 et 90 % pendant toute l'année mais reste généralement proche de la moyenne évaluée à 75 %. Le flanc ouest est le plus chaud et plus humide que le versant oriental car il bénéficie des courants d'air en provenance de l'est. Les brouillards sont fréquents en altitude, surtout dans les vallées [27].

La végétation du PNK est caractérisée par la forêt ombrophile de montagne. Lewalle [25] distingue dans cette végétation trois horizons en fonction des critères écologiques, floristiques et phytogéographiques à savoir l'horizon inférieur compris entre 1600 et 1900 m d'altitude, l'horizon moyen allant de 1900 à 2250 m d'altitude et l'horizon supérieur compris entre 2250 m et 2450 m. L'horizon inférieur est caractérisé par une forêt représentée par des arbres pouvant atteindre 25 m de hauteur. La strate supérieure regroupe des taxons tels que *Anthonothea pynaertii* (Fabaceae), *Albizia gummifera* (Fabaceae), *Parinari excelsa* (Rosaceae), *Prunus africana* (Rosaceae), *Syzgium guineense* (Myrtaceae). L'horizon moyen correspond à la forêt constituée des arbres atteignant 30 m et parfois 40 m de hauteur. La strate arborescente supérieure est constituée d'essences géantes telles que *Entandrophragma excelsum* (Meliaceae), *Prunus africana* (Rosaceae) et *Parinari excelsa* (Rosaceae), parmi lesquelles viennent s'intercaler des essences de forêt secondaires comme *Polyscias fulva* (Araliaceae). Dans l'horizon supérieur, il se développe une forêt assez distincte des deux types précédents. A part quelques individus dominants de *Podocarpus milanjianus* (Podocarpaceae) pouvant atteindre 20 m de hauteur, la cime s'arrête généralement à 15 m.

### Collecte Des données

La collecte des données a été réalisée dans les quatre secteurs du PNK en considérant les deux bassins versants (bassin du Nil et bassin du Congo) et les trois niveaux d'altitude (de 1600 à 1900 m, de 1900 à 2250 m et de 2250 à 2450 m) correspondant aux communautés végétales du PNK. Les observations de terrain ont permis de noter l'absence du niveau d'altitude allant de 1600 à 1900 m du côté bassin versant du Nil. Par conséquent, les données ont été collectées dans cinq niveaux d'altitude sur l'ensemble des deux bassins versants. Par niveau d'altitude, la collecte des données a été faite dans 20 placeaux de 0,25 ha (50 m × 50 m) [28] équitablement répartis entre les zones envahies par *S. scandens* et les zones non envahies; soit un total de 100 placeaux à l'échelle du Parc National. Les coordonnées géographiques du centre de chaque placeau ont été enregistrées avec un GPS Garmin 76 et la pente mesurée avec un clinomètre Suunto.

Dans chaque placeau, la grosseur de tous les individus de *S. scandens* ayant un diamètre à hauteur de poitrine (dbh) supérieur ou égale à 1 cm a été mesurée à l'aide d'un mètre ruban, suivant le protocole standard proposé par Gerwing et al. [29]. Afin de faciliter l'inventaire de la liane, chaque placeau de 0,25 ha a été subdivisé en 25 quadrants de 10 m de côté [30]. Quant aux espèces arborées, un inventaire exhaustif des individus a été fait en considérant trois stades de développement: arbres (individu

ayant un dbh supérieur ou égal à 10 cm), jeune arbre (individu ayant une hauteur supérieure ou égale à 2 m et un dbh inférieur à 10 cm) et régénération (individu dont la hauteur est inférieure à 2 m) au sens de Gillet [31]. Les plantules de moins de 10 cm de hauteur ont été exclues de l'inventaire car en deçà de cette taille, la régénération subit une forte mortalité et témoigne d'un très faible taux de recrutement [32]. Comme pour la liane, le diamètre des arbres a été mesuré par le mètre ruban. La hauteur a été mesurée par un clinomètre Suunto auquel ont été associées une perche et une latte graduée de 5 m et 2 m de hauteur respectivement.

Pendant l'échantillonnage, les spécimens en tiges avec feuilles, fleurs et/ou en fruits des différentes espèces ont été récoltés. Chaque spécimen a été conservé dans un papier journal sur lequel son nom vernaculaire ou scientifique (une fois connu) a été marqué ainsi que le numéro du plateau. Les espèces dont les noms n'étaient pas connus ont été notées par un système de référence composé du numéro de l'espèce suivi de celui du plateau. Ces indications ont été fidèlement reproduites dans un cahier registre de terrain. L'identification des spécimens de plantes récoltés a été réalisée grâce aux divers ouvrages notamment ceux de Reekmans et Niyongere [33] et de Habiyaemye et Nzigidahera [34]. L'Herbarium de l'Université du Burundi (BJA) et celui de l'Office Burundais pour la Protection de l'Environnement (OBPE) ont été également consultés pour l'identification des spécimens de plantes. Après l'identification des espèces végétales, les herbiers de référence réalisés dans le cadre de la présente étude ont été déposés à l'Herbarium BJA. L'Herbarium de l'OBPE, en création, ne dispose pas encore d'un acronyme dans le système international. La nomenclature suivie pour les noms des espèces est celle de Lebrun et Stork [35] et les noms des familles ont été attribués selon APG III [36]. Leur validation a été réalisée après la vérification des noms actualisés dans la base de données des plantes africaines sur le site <http://www.ville-ge.ch/musinfo/bd/cjb/africa/recherche.php>. Il est important de souligner que trois spécimens de plantes n'ont pas pu être déterminés. Pour cela, ils ont été considérés comme appartenant aux genres et aux familles à part.

## Traitement Des données

Les courbes d'accumulation des espèces en fonction de l'effort d'échantillonnage ont été représentées pour chaque stade de développement des espèces ligneuses. Une régression sur les données de comptage a été utilisée pour tester l'effet de la densité de la liane sur la richesse spécifique de chaque stade de développement. Après vérification de la surdispersion des données, la régression binomiale négative a été identifiée comme étant la plus appropriée. Une analyse multivariée de la variance sur matrice de dissimilarité avec 99 permutations (ADONIS) a été exécutée pour tester la variation de la composition floristique de chaque stade de développement des espèces ligneuses en fonction de l'abondance de *S. scandens*. Cette analyse a été complétée par le calcul de la valeur indicatrice des espèces [37] en cas de variation significative de la composition floristique. Toutes les analyses ont été exécutées dans le logiciel R version 3.5.0 [38]. Les courbes d'accumulation des espèces ont été modélisées avec le package iNEXT [39,40]. La régression binomiale négative a été exécutée avec le package 'MASS' [41] et le coefficient de détermination de Nagelkerke calculée avec le package 'fmsb' [42]. ADONIS a été



réalisé avec le package ‘vegan’ [43] et les valeurs indicatrices calculées avec le package ‘labdsv’ [44]. Les résultats ont été jugés statistiquement significatifs au seuil de 5%.

## Résultats

### Invasion de *S. scandens* et diversité Des espèces ligneuses

Au total, 63 espèces végétales ligneuses réparties dans 59 genres et 42 familles ont été inventoriées (Tableau 1).

Les courbes d’accumulation des espèces indiquent que avec un effort d’échantillonnage de 100 placeaux, la richesse spécifique des espèces ligneuses s’élèvent à 53; 59 et 59 espèces respectivement pour les stades de développement régénération, jeune arbre et arbre (Figure 2). Doubler cet effort d’échantillonnage permettra de recenser 6; 4 et 4 espèces additionnelles respectivement pour les stades de développement régénération, jeune arbre et arbre. Ce qui indique l’adéquation des 100 placeaux installés dans le cadre de la présente étude.

Les résultats de la régression de binomiale négative (Tableau 2) mettent en évidence que la densité de *S. scandens* a un effet négatif sur la richesse spécifique des régénérations ( $R^2 = 0,815$ ;  $t = -10,170$ ;  $p < 0,0001$ ), jeunes arbres ( $R^2 = 0,540$ ;  $t = -4,346$ ;  $p < 0,0001$ ) et arbres ( $R^2 = 0,747$ ;  $t = -7,740$ ;  $p < 0,0001$ ). En d’autres termes, l’invasion de *S. scandens* affecte négativement la richesse spécifique des ligneux du PNK pour tous les stades de développement.

### Effet de l’abondance de *S. scandens* et de l’altitude sur La composition floristique Des stades de développement Des espèces ligneuses

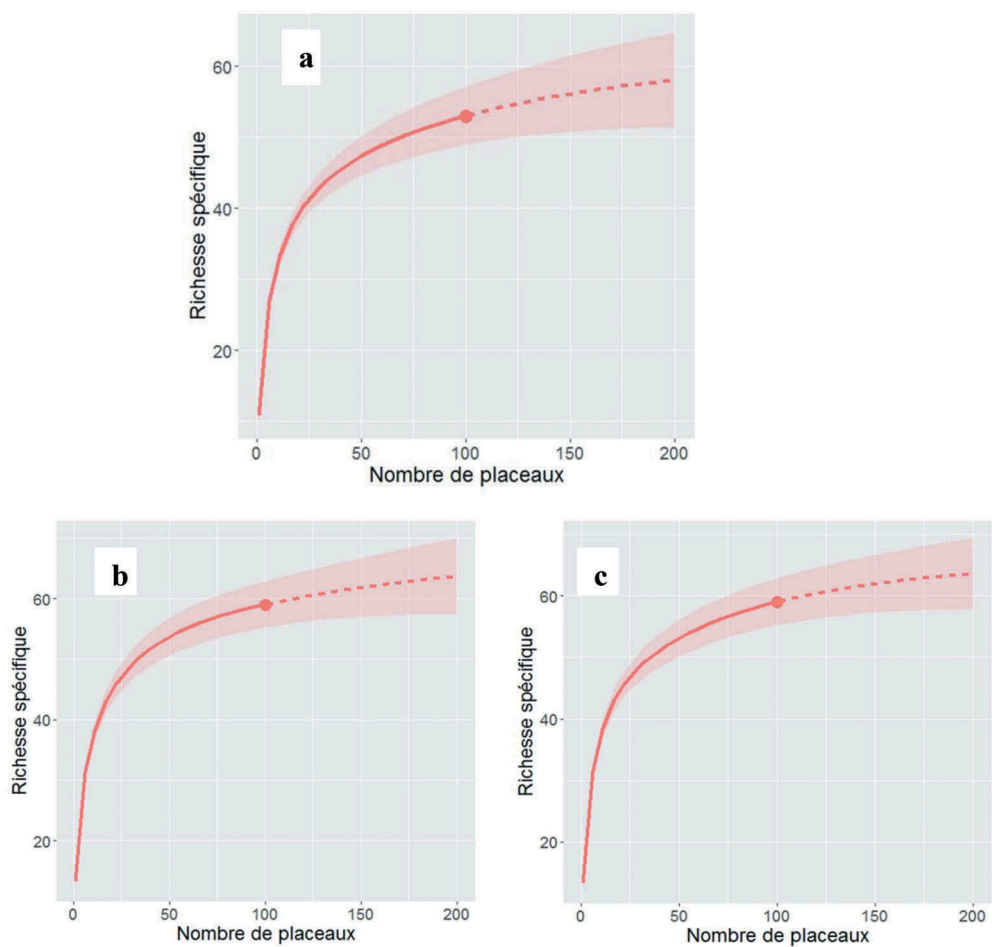
La composition floristique de la régénération ne varie pas significativement avec la densité de *S. scandens* ( $p = 0,060$ ; Tableau 3). En revanche, la composition floristique des stades de développement jeune arbre et arbre varie significativement en fonction de la densité de *S. scandens* ( $p = 0,020$  et  $p = 0,010$  respectivement). La variation de la densité de *S. scandens* explique 16 % de la variation de la composition floristique des arbres.

Les résultats du calcul de la valeur indicatrice ont mis en évidence 17 et 15 espèces indicatrices des différentes combinaisons de niveau d’altitude et d’envahissement respectivement aux stades jeune arbre et arbre (Tableau 4 et Tableau 5, respectivement). Parmi elles, neuf espèces sont demeurées caractéristiques des mêmes communautés ligneuses aux stades de développement jeune arbre et arbre. Ainsi, dans les zones envahies, les jeunes arbres et les arbres de *Bersama abyssinica* et *Alangium chinense* sont indicatrices de la faible altitude alors que *Carapa grandiflora* caractérise les valeurs moyennes d’altitude puis *Strombosia scheffleri* montre une fidélité vis-à-vis des altitudes élevées. En ce qui concerne les zones non envahies, les jeunes arbres et les arbres de *Nuxia floribunda* et *Faurea saligna* sont caractéristiques de l’altitude moyenne puis *Symphonia globulifera*, *Chrysophyllum gorungosanum* et *Newtonia buchananii* indiquent les valeurs élevées d’altitude. Les jeunes arbres de *Tabernaemontana johnstonii* sont indicatrices des zones non envahies et de faible altitude alors que les arbres de la même espèce caractérisent les zones envahies et d’altitude élevée.



**Tableau 1.** Liste des espèces végétales ligneuses inventoriées dans le Parc National de la Kibira, Burundi (Indét = indéterminé).

	Famille	Espèce
1	Alangiaceae	<i>Alangium chinense</i> (Lour.) Harms
2	Anacardiaceae	<i>Pseudospondias microcarpa</i> (A. Rich.) Engl.
3	Apocynaceae	<i>Tabernaemontana johnstonii</i> (Stapf) Pichon
4	Araliaceae	<i>Polyscias fulva</i> (Hiern) Harms
5	Bignoniaceae	<i>Markhamia lutea</i> (Benth.) K.Schum.
6	Boraginaceae	<i>Cordia africana</i> Lam.
7	Buddlejaceae	<i>Nuxia floribunda</i> Benth.
8	Celastraceae	<i>Maytenus acuminata</i> (L.f.) Loes.
9	Celastraceae	<i>Maytenus heterophylla</i> (Eckl. & Zeyh.) N. Robson
10	Chrysobalanaceae	<i>Magnistipula butayei</i> De Wild.
11	Chrysobalanaceae	<i>Parinari excelsa</i> Sabine
12	Clusiaceae	<i>Garcinia</i> sp
13	Clusiaceae	<i>Harungana madagascariensis</i> Poir.
14	Clusiaceae	<i>Symphonia globulifera</i> L. f
15	Cornaceae	<i>Afrocrania volkensii</i> (Harms) Hutch.
16	Ebenaceae	<i>Diospyros gabunensis</i> Gürke
17	Ericaceae	<i>Agauria salicifolia</i> (Lam.) Hook. f. ex Oliv.
18	Euphorbiaceae	<i>Bridelia brideliifolia</i> (Pax) Fedde
19	Euphorbiaceae	<i>Croton megalocarpus</i> Hutch.
20	Euphorbiaceae	<i>Macaranga neomildbraediana</i> Lebrun
21	Euphorbiaceae	<i>Neoboutonia macrocalyx</i> Pax.
22	Euphorbiaceae	<i>Sapium ellipticum</i> (Hochst.) Pax
23	Fabaceae	<i>Albizia gummifera</i> (J.F. Gmel.) C.A. Sm.
24	Fabaceae	<i>Newtonia buchananii</i> (Baker) G.C.C.Gilbert & Boutique
25	Flacourtiaceae	<i>Casearia runssorica</i> Gilg
26	Flacourtiaceae	<i>Scolopia rhamniphylla</i> Gilg
27	Icacinaceae	<i>Apodytes dimidiata</i> E. Mey. ex Arn.
28	Lauraceae	<i>Ocotea michelsonii</i> Robyns & R. Wilczek
29	Loganiaceae	<i>Anthocleista schweinfurthii</i> Gilg
30	Meliaceae	<i>Carapa grandiflora</i> Sprague
31	Meliaceae	<i>Entandrophragma excelsum</i> (Dawe & Sprague) Sprague
32	Melanthaceae	<i>Bersama abyssinica</i> Fresen.
33	Monimiaceae	<i>Xymalos monospora</i> (Harv.) Baill. Ex Warb.
34	Moraceae	<i>Ficus auriculata</i> Lour.
35	Moraceae	<i>Ficus capensis</i> Thunb.
36	Moraceae	<i>Ficus thonningii</i> Blume
37	Moraceae	<i>Myrianthus holstii</i> Engl.
38	Myricaceae	<i>Myrica salicifolia</i> Hochst.
39	Myrsinaceae	<i>Ardisia kivuensis</i> Taton
40	Myrsinaceae	<i>Maesa lanceolata</i> Forsk.
41	Myrsinaceae	<i>Myrsine melanophloeos</i> (L.) R. Br.
42	Myrsinaceae	<i>Rapanea melanophloeos</i> (L.) Mez
43	Myrtaceae	<i>Syzygium parvifolium</i> (Engl.) Mildbr.
44	Olacaceae	<i>Strombosia scheffleri</i> Engl.
45	Oleaceae	<i>Schrebera alata</i> (Hochst.) Welw.
46	Pittosporaceae	<i>Pittosporum mannii</i> Hook.f.
47	Podocarpaceae	<i>Podocarpus usambarensis</i> Pilg.
48	Proteaceae	<i>Faurea saligna</i> Harv.
49	Rosaceae	<i>Hagenia abyssinica</i> (Bruce) J.F. Gmel.
50	Rosaceae	<i>Prunus africana</i> (Hook. F.) Kalkman
51	Rubiaceae	<i>Mitragyna rubrostipulata</i> (K. Schum.) Havil.
52	Rubiaceae	<i>Pavetta urundensis</i> Bremek.
53	Rutaceae	<i>Teclea grandifolia</i> Engl.
54	Rutaceae	<i>Zanthoxylum chalybeum</i> Engl.
55	Rutaceae	<i>Zanthoxylum gillettii</i> (De Wild.) P. G. Waterman
56	Sapindaceae	<i>Allophylus africanus</i> P. Beauv.
57	Sapotaceae	<i>Chrysophyllum gorungosanum</i> Engl.
58	Sterculiaceae	<i>Dombeya goetzenii</i> K.Schum.
59	Strychnaceae	<i>Strychnos potatorum</i> L.f.
60	Ulmaceae	<i>Trema orientalis</i> (L.) Blume
61	Indét 1	Indét 1
62	Indét 2	Indét 2
63	Indét 3	Indét 3



**Figure 2.** Courbes d’accumulation des espèces montrant la variation de la richesse spécifique des espèces ligneuses du PNK en fonction de l’effort d’échantillonnage: (a) stade régénération, (b) stade jeune arbre, (c) stade arbre.

**Tableau 2.** Résultats de la régression de binomiale négative montrant l’effet de la densité de la liane sur la richesse spécifique des stades de développement des espèces ligneuses du Parc National de la Kibira.

Richesse spécifique		Estimate	Std.Error	t value	Pr(> t )	R <sup>2</sup>	AIC
Régénération	Constante	3,430	0,318	10,787	<0,0001	0,815	491,20
	Densité lianes	−0,000	0,000	−10,170	<0,0001		
Jeune arbre	Constante	4,200	0,276	15,211	<0,0001	0,540	519,98
	Densité lianes	−0,000	0,000	−4,346	<0,0001		
Arbre	Constante	4,306	0,275	15,674	<0,0001	0,747	518,05
	Densité lianes	−0,001	0,000	−7,740	<0,0001		

**Tableau 3.** Résultats de l'ADONIS montrant l'effet de l'abondance de *S. scandens* sur la variation de la composition floristique des stades de développement des espèces ligneuses du Parc National de la Kibira.

Source de Variation	Df	SumsOfSqs	MeanSqs	F.Model	R <sup>2</sup>	Pr (>F)
<b>Régénération</b>						
Densité liane	1	0,546	0,547	1,713	0,017	0,060
Residuals	96	30,632	0,319		0,939	
Total	99	32,615			1	
<b>Jeune arbre</b>						
Densité liane	1	0,614	0,614	2,821	0,027	0,020
Residuals	96	20,904	0,218		0,909	
Total	99	23,001			1	
<b>Arbre</b>						
Densité liane	1	3,608	3,608	19,750	0,160	0,010
Residuals	96	17,538	0,183		0,779	
Total	99	22,502			1	

**Tableau 4.** Résultats du calcul de la valeur indicatrice montrant les espèces du stade jeune arbre caractéristiques de chaque combinaison d'envahissement de *S. scandens* (oui ou non) et de niveau d'altitude du Parc National de la Kibira (VI = valeur indicatrice, Pr = Probabilité).

Famille	Espèce	Altitude x Milieu	VI	Pr
Monimiaceae	<i>Xymalos monospora</i> (Harv.) Baill. Ex Warb.	Altitude faible, milieu envahi	0,410	0,020
Melanthaceae	<i>Bersama abyssinica</i> Fresen.		0,356	0,005
Alangiaceae	<i>Alangium chinense</i> (Lour.) Harms		0,328	0,001
Moraceae	<i>Myrianthus holstii</i> Engl.		0,323	0,003
Rosaceae	<i>Prunus africana</i> (Hook. F.) Kalkman		0,318	0,002
Meliaceae	<i>Carapa grandiflora</i> Sprague	Altitude moyenne, milieu envahi	0,461	0,001
Olacaceae	<i>Strombosia scheffleri</i> Engl.	Altitude élevée, milieu envahi	0,375	0,001
Chrysobalanaceae	<i>Magnistipula butayi</i> De Wild.		0,262	0,026
Apocynaceae	<i>Tabernaemontana johnstonii</i> (Stapf) Pichon	Altitude faible, milieu non envahi	0,452	0,002
Buddlejaceae	<i>Nuxia floribunda</i> Benth.	Altitude moyenne, milieu non envahi	0,383	0,003
Pittosporaceae	<i>Pittosporum mannii</i> Hook.f.		0,319	0,005
Proteaceae	<i>Faurea saligna</i> Harv.		0,198	0,021
Celastraceae	<i>Maytenus heterophylla</i> (Eckl. & Zeyh.) N. Robson		0,193	0,029
Flacourtiaceae	<i>Casearia runssorica</i> Gilg		0,174	0,034
Clusiaceae	<i>Symphonia globulifera</i> L. f	Altitude élevée, milieu non envahi	0,334	0,009
Sapotaceae	<i>Chrysophyllum gorungosanum</i> Engl.		0,276	0,028
Fabaceae	<i>Newtonia buchananii</i> (Baker) G.C.C.Gilbert & Boutique		0,202	0,038

## Discussion

### Effet de La densité de *S. scandens*, de l'altitude, de La pente et de La distance à la bordure de La forêt sur La richesse spécifique Des stades de développement Des espèces ligneuses

Les résultats ont montré que la densité de la liane a un effet négatif sur la richesse spécifique des ligneux à tous les stades de développement. Ceci confirme l'hypothèse selon laquelle l'abondance de *S. scandens* réduit la richesse spécifique des stades de développement des espèces ligneuses conformément aux observations faites sur les espèces du sous-bois dans le PNK. Des résultats similaires ont été obtenus par Liengola [45] dans les forêts de montagne envahies par *S. scandens* dans le Parc National de Kahuzi-Biega en République Démocratique du Congo. Schnitzer et Carson [11] au Panama ont également mis évidence que l'élimination des lianes

**Tableau 5.** Résultats du calcul de la valeur indicatrice montrant les espèces du stade arbre caractéristiques de chaque combinaison d'envahissement de *S. scandens* (oui ou non) et de niveau d'altitude du Parc National de la Kibira (VI = valeur indicatrice, Pr = Probabilité).

Famille	Espèce	Altitude x Milieu	VI	Pr
Alangiaceae	<i>Alangium chinense</i> (Lour.) Harms	Altitude faible, milieu envahi	0,267	0,033
Melanthaceae	<i>Bersama abyssinica</i> Fresen.		0,246	0,041
Myrsinaceae	<i>Maesa lanceolata</i> Forsk.		0,184	0,049
Meliaceae	<i>Carapa grandiflora</i> Sprague	Altitude moyenne, milieu envahi	0,357	0,004
Olacaceae	<i>Strombosia scheffleri</i> Engl.	Altitude élevée, milieu envahi	0,324	0,007
Apocynaceae	<i>Tabernaemontana johnstonii</i> (Stapf) Pichon		0,294	0,044
Euphorbiaceae	<i>Neoboutonia macrocalyx</i> Pax.		0,265	0,017
Cornaceae	<i>Afrocrania volkensii</i> (Harms) Hutch.	Altitude faible, milieu non envahi	0,400	0,001
Buddlejaceae	<i>Nuxia floribunda</i> Benth.	Altitude moyenne, milieu non envahi	0,371	0,003
Proteaceae	<i>Faurea saligna</i> Harv.		0,287	0,010
Meliaceae	<i>Entandrophragma excelsum</i> (Dawe & Sprague) Sprague		0,211	0,031
Sapotaceae	<i>Chrysophyllum gorungosanum</i> Engl.	Altitude élevée, milieu non envahi	0,305	0,008
Clusiaceae	<i>Symphonia globulifera</i> L. f		0,298	0,018
Chrysobalanaceae	<i>Parinari excelsa</i> Sabine		0,212	0,042
Fabaceae	<i>Newtonia buchananii</i> (Baker) G.C.C.Gilbert & Boutique		0,181	0,029

augmente la richesse spécifique des arbres de 65%. Il est admis que les lianes rivalisent avec les arbres pour la lumière, l'eau et les nutriments [9]. En s'établissant rapidement et abondamment dans les conditions de forte luminosité, *S. scandens* supprimerait d'autres végétaux par la compétition pour de ressources rares et par les dommages mécaniques, ce qui limiterait le nombre potentiel d'espèces du milieu où elle s'entend [15,45].

### Influence de l'expansion de *S. scandens* et de l'altitude sur La composition floristique Des ligneux

Les résultats ont montré que la composition floristique de la régénération des espèces ligneuses du PNK ne varie pas significativement entre les milieux envahis par *S. scandens* et les milieux non envahis. Il est noté une bonne régénération des arbres du PNK malgré l'expansion de cette liane [20]. Cette situation augmenterait le nombre potentiel d'espèces communes entre le milieu envahi et celui non envahi par cette liane. Par contre, les résultats ont mis en relief une variation significative de la composition floristique des ligneux entre les milieux envahis et ceux non envahis aux stades jeune arbre et arbre. Par conséquent, l'hypothèse selon laquelle l'invasion de *S. scandens* induit une variation de la composition floristique des stades de développement des espèces ligneuses n'est confirmée que pour les jeunes arbres et les arbres. Ce constat corrobore les résultats de Liengola [45] et de Masumbuko [15] qui ont révélé que l'invasion par *S. scandens* entraîne une variation de la composition floristique entre les milieux envahis et ceux non envahis par cette liane dans les forêts de montagnes du Parc National de Kahuzi-Biega en République Démocratique du Congo. Par ailleurs, il est indiqué que les infestations des lianes affectent la composition des espèces d'arbres dans les forêts tropicales [6]. Bien que les lianes aient la capacité de modifier la composition de la communauté ligneuse, leur potentiel dans l'affectation des espèces d'arbres reste inconnu. En effet, il est suggéré que les lianes

ont un effet négatif important sur les espèces arborescentes non pionnières que les espèces pionnières [6,14]. Par contre, Visser et al. [46] ont noté que les lianes ont des effets négatifs sur la croissance des arbres, et que ces effets sont plus énormes chez les espèces arborescentes pionnières (à croissance rapide) dans l'Île de Barro Colorado au Panama. Bien plus, Álvarez-Cansino et al. [13] et Martínez-Izquierdo et al. [5] ont rapporté que les lianes rivalisaient de façon similaire avec toutes les espèces d'arbres, indépendamment de leur identité (pionnière ou non pionnière). Il est proposé une étude d'observation des relations entre cette liane et les espèces d'arbres pour clarifier cette situation.

Sur base de l'envahissement ou non du milieu par *S. scandens*, on peut nettement individualiser deux groupes d'espèces, indépendamment de leurs stades de développement. Le milieu envahi est presque totalement indiqué par un groupe d'espèces pionnières caractéristiques du stade secondaire de forêt ombrophile de montagne. Il s'agit, en effet, de *Xymalos monospora*, *Bersama abyssinica*, *Alangium chinense*, *Myrianthus holstii* et *Maesa lanceolata*, à l'exception de *Prunus africana* qui est typique de forêt primaire. Par contre, le milieu non envahi est indiqué par un groupe d'espèces (*Symphonia globulifera*, *Chrysophyllum gorungosanum*, *Newtonia buchananii* et *Parinari excelsa*) caractéristiques du stade primaire de forêt ombrophile de montagne [25,47]. Des résultats similaires ont été également trouvés dans les forêts de montagnes du Parc National de National de Kahuzi-Biega en République Démocratique du Congo où *S. scandens* est essentiellement associée aux espèces de forêts secondaires [15].

## Conclusion

L'expansion de la liane envahissante *S. scandens* est une réalité dans le PNK où elle influence fortement la diversité des peuplements forestiers. La présente étude a montré que l'invasion par *S. scandens* affecte négativement la richesse spécifique des ligneux à tous les stades de développement. L'étude a également révélé que la prolifération de *S. scandens* entraîne une variation de la composition floristique des ligneux entre les milieux envahis et ceux non envahis par cette liane aux stades jeune arbre et arbre. Enfin, l'étude a mis en relief que les milieux envahis par *S. scandens* et les zones de faibles altitudes sont indiqués par des espèces des forêts ombrophiles de montagnes secondarisées (caractéristiques des milieux perturbés). A l'opposé, les milieux non envahis et les zones de hautes altitudes sont indiqués par les espèces des forêts primaires (caractéristiques des milieux stables).

Cette étude a utilisé une approche communautaire pour mettre en évidence l'impact négatif de *S. scandens* sur la richesse spécifique des plantes ligneuses du PNK. Elle pose les bases de nouvelles investigations orientées vers l'impact de la liane sur chaque espèce ligneuse. Il s'agit d'une étape cruciale pour comprendre la variation interspécifique de la sensibilité à la prolifération de *S. scandens* en tenant compte du tempérament des espèces (sciaphile versus héliophile) ainsi que de leur stade de développement (régénération, jeune arbre, arbre adulte). Ainsi, il sera possible d'identifier les espèces les plus exposées à une extirpation locale due à la prolifération de *S. scandens* et de prendre les mesures idoines de gestion et d'aménagement du PNK.

## Remerciements

Les auteurs remercient le Gouvernement du Burundi qui a soutenu financièrement ce travail. Une profonde reconnaissance est également témoignée à la Direction Générale de l'Office Burundais pour la Protection de l'Environnement (OBPE) pour avoir délivré l'autorisation de mener cette étude dans le Parc National de la Kibira et aux gardes forestiers dudit parc pour leur aide sur le terrain.

## Disclosure statement

No potential conflict of interest was reported by the authors.

## Funding

This work was supported by the Ministry of Higher Education and Scientific Research of Burundi [grant number 611/BBES/347/5/2015/2016].

## References

- [1] Gibbs, H.K., Brown, S., Niles, J.O., and Foley, J.A., 2007, Monitoring and estimating tropical forest carbon stocks: making REDD a reality. *Environmental Research Letters* 2 (4), 1–13. doi:[10.1088/1748-9326/2/4/045023](https://doi.org/10.1088/1748-9326/2/4/045023)
- [2] Bonan, G.B., 2008, Forests and climate change: forcings, feedbacks, and the climate benefits of forests. *Science* 320, 1444–1449. doi:[10.1126/science.1155121](https://doi.org/10.1126/science.1155121)
- [3] Wright, S.J., 2005, Tropical forests in a changing environment. *Trends in Ecology and Evolution* 20(10), 553–560. doi:[10.1016/j.tree.2005.07.009](https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.07.009)
- [4] Laurance, S.G.W., Laurance, W.F., Nascimento, H.E.M., Andrade, A., Fearnside, P.M., Rebello, E.R.G., and Condit, R., 2009, Long-term variation in Amazon forest dynamics. *Journal of Vegetation Science* 20(2), 323–333. doi:[10.1111/j.1654-1103.2009.01044.x](https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2009.01044.x)
- [5] Martinez-Izquierdo, L., Garcia-Leon, M.M., Powers, J.S., and Schnitzer, S.A., 2016, Lianas suppress seedling growth and survival of 14 tree species in a Panamanian tropical forest. *Ecology* 97(1), 215–224.
- [6] Schnitzer, S.A. and Bongers, F., 2002, The ecology of lianas and their role in forests. *Trends in Ecology and Evolution* 17(5), 223–230. doi:[10.1016/S0169-5347\(02\)02491-6](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(02)02491-6)
- [7] Addo-Fordjour, P. and Rahmad, Z.B., 2015, Liana community assemblages in relation to human disturbance in a tropical forest in Ghana: implications for conservation. *International Journal of Biodiversity Science, Ecosystem Services and Management* 11(4), 286–297. doi:[10.1080/21513732.2015.1041159](https://doi.org/10.1080/21513732.2015.1041159)
- [8] Magrath, A., Senior, R.A., Rogers, A., Nurdin, D., Benedick, S., Laurance, W.F., Santamaria, L., and Edwards, D.P., 2016, Selective logging in tropical forests decreases the robustness of liana-tree interaction networks to the loss of host tree species. *Proceedings of the Royal Society B* 283, 1–8. doi:[10.1098/rspb.2015.3008](https://doi.org/10.1098/rspb.2015.3008)
- [9] Wright, A.J., Tobin, M.J., Mangan, S.A., and Schnitzer, S.A., 2015, Unique competitive effects of lianas and trees in a tropical forest understory. *Oecologia* 177(2), 561–569. doi:[10.1007/s00442-014-3179-0](https://doi.org/10.1007/s00442-014-3179-0)
- [10] Kainer, K.A., Wadt, L.H.O., and Staudhammer, C.L., 2014, Testing a silvicultural recommendation: Brazil nut responses 10 years after liana cutting. *Journal of Applied Ecology* 51 (3), 655–663. doi:[10.1111/1365-2664.12231](https://doi.org/10.1111/1365-2664.12231)
- [11] Schnitzer, S.A. and Carson, W.P., 2010, Lianas suppress tree regeneration and diversity in treefall gaps. *Ecology Letters* 13(7), 849–857. doi:[10.1111/j.1461-0248.2010.01480.x](https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01480.x)

- [12] Ingwell, L.L., Wright, S.J., Becklund, K.K., Hubbell, S.P., and Schnitzer, S.A., 2010, The impact of lianas on 10 years of tree growth and mortality on Barro Colorado Island, Panama. *Journal of Ecology* **98**, 879–887. doi:[10.1111/j.1365-2745.2010.01676.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2010.01676.x)
- [13] Alvarez-Cansino, L., Schnitzer, S.A., Reid, J.P., and Powers, J.S., 2015, Liana competition with tropical trees varies seasonally but not with tree species identity. *Ecology* **96** (1), 39–45.
- [14] van der Heijden, G.M.F., Phillips, O.L., and Schnitzer, S.A., 2015, Effects of lianas on forest level biomass. In: S.A. Chnitzer, F. Bongers, R.J. Burnham, and F.E. Putz Eds *Ecology of Lianas* (Oxford: Wiley-Blackwell Publishing), pp. 164–174.
- [15] Masumbuko, N.C., 2011, *Ecologie de Sericostachys scandens, liane envahissante dans les forêts de montagne du Parc National de Kahuzi-Biega, République Démocratique du Congo*. Thèse de doctorat (Bruxelles: Université Libre de Bruxelles).
- [16] Dhetchuvi, M.J.B. and Gakwavu, R.J., 2006, *Etude préliminaire de la régénération en forêt de montagne du Rwanda: cas de huit espèces d'arbres illégalement exploitées en Forêt de Nyungwe* (Butare: Université Nationale du Rwanda).
- [17] MEEATU (Ministère de l'Eau, de l'Environnement, de l'Aménagement du Territoire et de l'Urbanisme), 2013, *Plan régional de mise en œuvre de la Stratégie Nationale et Plan d'Action sur la Biodiversité en zones écologiques de Mumirwa et de la Crête Congo-Nil*. Rapport National à la Convention sur la Diversité Biologique (Bujumbura: MEEATU).
- [18] Habonayo, R., Azihou, A.F., Dassou, G.H., Adomou, A.C., and Habonimana, B., 2018a, Facteurs déterminant l'abondance de *Sericostachys scandens* (Amaranthaceae) dans le Parc National de la Kibira au Burundi. *Journal of Animal and Plant Sciences* sous presse.
- [19] Habonayo, R., Azihou, A.F., Dassou, G.H., Havyarimana, F., Adomou, A.C., and Habonimana, B., 2018b, Expansion de la liane envahissante *Sericostachys scandens* Gilg & Lopr. (Amaranthaceae) en forêt dense humide de montagne: déterminants écologiques et effets sur les plantes herbacées. *International Journal of Biological and Chemical Sciences* sous presse.
- [20] Habonayo, R., Azihou, A.F., Dassou, G.H., Adomou, A.C., and Habonimana, B., 2018c, Influence de la liane envahissante *Sericostachys scandens* Gilg & Lopr. (Amaranthaceae) sur les espèces ligneuses du Parc National de la Kibira au Burundi. *Biotechnologie, Agronomie, Société et Environnement* sous presse.
- [21] Krug, O., 1993, *Etude des systèmes de production et des systèmes agraires des trois communes riveraines du PNK: Proposition en vue d'une réduction des conflits* (Gitega: Institut National pour l'Environnement et la Conservation de la Nature).
- [22] Arbonier, M., 1996, *Parc National de la Kibira, Plan de Gestion* (Gitega: Institut National pour l'Environnement et la Conservation de la Nature).
- [23] Gourlet, S., 1986, *Le Parc National de la Kibira. Quelle potentialité pour quel avenir?* Rapport de stage (Paris: ENGREF).
- [24] INECN (Institut National pour l'Environnement et la Conservation de la Nature), 1992, *Plan de gestion du Parc National De La Kibira* (Gitega: INECN).
- [25] Lewalle, J., 1972, Les étages de la végétation du Burundi Occidentale. *Bulletin du Jardin Botanique National de Belgique* **42**, 1–247. doi:[10.2307/3667406](https://doi.org/10.2307/3667406)
- [26] Cazenave-Piarrot, F., Cazenave-Piarrot, A., and Albert, L., 1979, *Géographie du Burundi. Le pays et les hommes* (Paris: Edicef).
- [27] IGEPU (Institut Géographique du Burundi), 2001, *Bulletin climatologique mensuel (1990–2001)* (Gitega: IGEPU).
- [28] de Walt, S.J., Ickes, K., Nilus, R., Harms, K.E., and Burslem, D.F.R.P., 2006, Liana habitat associations and community structure in a Bornean lowland tropical forest. *Plant Ecology* **186**(2), 203–216. doi:[10.1007/s11258-006-9123-6](https://doi.org/10.1007/s11258-006-9123-6)
- [29] Gerwing, J.J., Schnitzer, S.A., Burnham, R.J., Bongers, F., Chave, J., DeWalt, S.J., Ewango, C.E. N., Foster, R., Kenfack, D., Martinez-Ramos, M., Parren, M., Parthasarathy, N., Pérez-Salicrup, D.R., Putz, F.E., and Thomas, D.W., 2006, A standard protocol for liana censuses. *Biotropica* **38**(2), 261. doi:[10.1111/j.1744-7429.2006.00134.x](https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2006.00134.x)



- [30] Muthuramkumar, S. and Parthasarathy, N., 2001, Alpha diversity of lianas in a tropical evergreen forest in the Anamalais, Western Ghats, India. *Journal of Tropical Ecology* **6**, 1–14.
- [31] Gillet, F., 2000, *La phytosociologie synusiale intégrée: Guide méthodologique* (Neuchatel: Laboratoire d'écologie végétale et de phytosociologie de l'Université de Neuchatel).
- [32] Chapman, C.A., Chapman, L.J., Kaufman, L., and Zanne, A.E., 1999, Potential causes of arrested succession in Kibale National Park, Uganda: growth and mortality of seedlings. *African Journal of Ecology* **37**(1), 81–92. doi:10.1046/j.1365-2028.1999.00159.x
- [33] Reekmans, M. and Niyongere, L., 1983, *Lexique vernaculaire des plantes vasculaires du Burundi* (Bujumbura: Faculté des sciences de l'Université du Burundi).
- [34] Habiyaemye, M.F. and Nzigidahera, B., 2016, *Habitat du Parc National de la Kibira (Burundi). Lexique des plantes pour connaître et suivre l'évolution des forêts du secteur Rwegera* (Bruxelles: Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique).
- [35] Lebrun, J.P. and Stork, A.L., 1991–1997, *Enumération des plantes à fleur d'Afrique tropicale* (Genève: Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève, Vol. 4).
- [36] APG III, 2009, An update of the angiosperm phylogeny group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society* **161**(2), 105–121. doi:10.1111/(ISSN)1095-8339
- [37] Dufrêne, M. and Legendre, P., 1997, Species assemblages and indicator species definition: the need of an asymmetrical and flexible approach. *Ecological Monographs* **67**, 345–366.
- [38] R Core Team, 2018, *A Language and Environment for Statistical Computing* (Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing). Available online at: [URLhttps://www.R-project.org/](https://www.R-project.org/)
- [39] Chao, A., Gotelli, N.J., Hsieh, T.C., Sander, E.L., Ma, K.H., Colwell, R.K., and Ellison, A.M., 2014, Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecological Monographs* **84**(1), 45–67. doi:10.1890/13-0133.1
- [40] Hsieh, T.C., Ma, K.H., and Chao, A., 2016 iNEXT, iNterpolation and EXTrapolation for species diversity. R package version 2. 0.12URL. Available online at: <http://chao.stat.nthu.edu.tw/blog/software-download/>
- [41] Venables, W.N. and Ripley, B.D., 2002, *Modern Applied Statistics with S* 4th. (New York: Springer).
- [42] Nakazawa, M., 2017, FMSB, Functions for medical statistics book with some demographic data. R package version 0.6.1. Available online at: <https://CRAN.R-project.org/package=fmsb>
- [43] Oksanen, J., Blanchet, F.G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlinn, D., Minchin, P. R., O'Hara, R.B., Simpson, G.L., Solymos, P., Stevens, M.H.H., Szoecs, E., and Wagner, H., 2017, Vegan community ecology package. R package version 2.4-4. Available online at: <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- [44] Roberts, D.W., 2016, labdsv, ordination and multivariate analysis for ecology. R package version 1.8-0. Available online at: <https://CRAN.R-project.org/package=labdsv>
- [45] Liengola, I., 2008, Influence of the invasive liana *Sericothachys scandens* on forest composition: implications for the recovery of Grauer's Gorilla in the Kahuzi-Biega National Park, Democratic Republic of Congo. *Tropical Resources Bulletin* **27**, 43–50.
- [46] Visser, M.D., Schnitzer, S.A., Muller-Landau, H.C., Jongejans, E., de Kroon, H., Comita, L. S., Hubbell, S.P., and Wright, S.J., 2017, Tree species vary widely in their tolerance for liana infestation: a case study of differential host response to generalist parasites. *Journal of Ecology* **106**(2), 781–794. doi:10.1111/1365-2745.12815
- [47] Ukizintambara, T., 2010, *Forest edge effects on the behavioral ecology of l'Hoest's monkeys (Cercopithecus lhoesti) in Bwindi Impenetrable National Park, Uganda*. PhD thesis (Keene: Antioch University, New Hampshire).