

COMMUNAUTÉ FRANÇAISE DE BELGIQUE  
ACADÉMIE UNIVERSITAIRE WALLONIE-EUROPE  
**UNIVERSITÉ DE LIÈGE – GEMBOUX AGRO-BIO TECH**

**ÉCOLOGIE, DYNAMIQUE DES POPULATIONS ET INTÉRÊTS ÉCONOMIQUES  
DU NOISETIER D'AFRIQUE (*COULA EDULIS BAILL.*) AU GABON**

Christian MOUPELA

Essai présenté en vue de l'obtention du grade de Docteur  
en Sciences Agronomiques et Ingénierie Biologique

Promoteur : Pr. Cédric VERMEULEN, Co-Promoteur : Pr. Philippe LEBAILLY

*Année 2013*



**Moupela Christian (2013). *Ecologie, dynamique des populations et intérêts économiques du noisetier d'Afrique (Coula edulis Baill.) au Gabon*. Thèse de doctorat. Université de Liège – Gembloux Agro-Bio Tech, 142 p., 14 tabl., 22 fig.**

## **Résumé**

---

Le noisetier d'Afrique (*Coula edulis* Baill. Olacaceae) est une espèce à usages multiples des forêts denses humides africaines. Elle produit des graines d'une grande valeur nutritive qui sont régulièrement collectées et commercialisées par les populations locales. Cependant, la valorisation et la domestication de ce produit forestier non ligneux (PFNL) est entravée faute de connaissances précises sur ses caractères reproductifs, son potentiel de production, ses mécanismes de régénération, et les perspectives de développement d'un marché commercial local pour ce produit.

Une étude dédiée à cette espèce a donc été entreprise. L'objectif visé était d'améliorer les connaissances sur cette espèce afin de promouvoir sa place dans les systèmes agroforestiers et fournir des informations permettant d'assurer la conservation *in situ* de la ressource.

Les résultats de l'étude montrent que *C. edulis* est utilisé selon une stratégie de subsistance par les populations, avant tout pour leur autoconsommation et éventuellement pour un revenu qui reste marginal. La reproduction de l'espèce est annuelle, garantissant une disponibilité régulière des fruits. Le diamètre minimum de floraison est de 10,6 cm tandis que le diamètre de fructification régulière est de 23 cm. L'accroissement annuel moyen de l'espèce est de 0,22 cm/an, une valeur similaire à celles observées chez d'autres arbres du sous-bois. La production fruitière est fortement liée au diamètre des tiges et varie d'une année à l'autre. En forêt naturelle, la dissémination de l'espèce est potentiellement assurée par sept espèces frugivores, le principal étant le potamochère, *Potamochoerus porcus*. Des rongeurs fouisseurs pourraient également jouer un rôle non négligeable dans la dispersion de *C. edulis*. Par contre, l'éléphant qui était soupçonné de contribuer significativement à la dispersion de l'espèce s'avère n'être qu'un disperseur anecdotique, voire nul. En matière de domestication, les stratégies ne devront pas être basées sur le semis, la germination de *C. edulis* étant très lente et échelonnée sur plusieurs années, avec des taux de levée très faibles. En revanche, le marcottage aérien a été un succès relatif sur cette espèce et présente l'avantage de maintenir le potentiel génétique de l'arbre multiplié. Les implications de ces résultats aussi bien en termes de gestion durable des peuplements naturels que de domestication de l'espèce dans un contexte agroforestier sont détaillés dans le document.

Si l'on désire que les PFNL d'intérêt local comme *C. edulis* participent substantiellement au développement en milieu rural gabonais, il est essentiel d'orienter ces ressources à la fois dans une stratégie de gestion durable par leur domestication et leur intégration dans le cycle agricole et dans une stratégie de revenu supplémentaire où l'exploitation répond à une demande marchande.

**Mots clés :** *Coula edulis* – ressources – PFNL – systèmes agroforestiers – Gabon – domestication.

**Moupela Christian (2013). *Ecology, population dynamics and economic interests of the African walnut (Coula edulis Baill.) in Gabon*. Doctoral thesis. Gembloux, Belgium – University of Liege – Gembloux Agro-Bio Tech, 142 p., 14 tabl., 22 fig.**

## **Summary**

---

The African walnut (*Coula edulis* Baill. Olacaceae) is a non-timber forest product (NTFP) of African evergreen forest. It produces seeds collected and traded by local people. As for many other NTFP, the use of resources supplied by *C. edulis* in conjunction with the development of strategies ensuring its sustainability *in situ* are hampered by lack of knowledge of its reproductive traits, potential of fruit production, species-specific regeneration processes, and to what extent the trade of *C. edulis*' fruits can be developed.

Thus a study has been carried out aiming to improve our ecological and economic knowledge of this tree species, in order to promote its integration into local agroforestry practices and ensure *in situ* conservation.

Our results show that *C. edulis*' fruits are mainly collected for household use. Just a low proportion of 20% is marketed. Flowering and fruiting are annual in *C. edulis*, an interesting outcome as this ensure the regular availability of this resource for local peoples. The minimum diameter of flowering is 10.6 cm whereas the diameter for regular fructification is 23 cm. The annual diameter increment was 0.22 cm year<sup>-1</sup>. We also found that tree diameter is positively correlated to fruit production although the latter can significantly vary over years. Dispersal of *C. edulis* in natural evergreen forests results from fruit consumption by seven frugivorous species, the main fruit-eater being the bush-pig, *Potamochoerus porcus*. Land rodents (Muridae) are also potential dispersers but may act mainly as predators. Our observations also did not agree with previous assessment of elephants in the dispersal of this tree species: at the most, elephant could be occasional predators of *C. edulis*' fruits. Germination of *C. edulis*' seeds is very slow with a low proportion of seeds having germinated after 2 years. In contrast air layering provided interesting results that could benefit to the development of an agroforestry procedure targeting this tree species. Our document ended with a general discussion that highlighted how the integration of the different results could help for the domestication and *in situ* conservation of *C. edulis*.

In order to increase the contribution of marginal NTFP such as *C. edulis* in the rural development of Gabonese populations, further investigations should focus on both ecological patterns required for conservation purposes, and ways to provide additional income through agroforestry systems.

**Keys words:** *Coula edulis* – resources – NTFP – agroforestry systems – Gabon – domestication.

**Copyright.** Aux termes de la loi belge du 30 juin 1994, sur le droit d'auteur et les droits voisins, seul l'auteur a le droit de reproduire partiellement ou complètement cet ouvrage de quelque façon et forme que ce soit ou d'en autoriser la reproduction partielle ou complète de quelque manière et sous quelque forme que ce soit. Toute photocopie ou reproduction sous autre forme est donc faite en violation de ladite loi et des modifications ultérieures.

*L'arbre qui tombe fait plus de bruit que la forêt qui pousse...*

*(Anonyme).*

*À mes parents pour la transmission des valeurs essentielles de la vie*

***Buégni, Kundi, Belamba, M'tchitchendè, Ngamba, Murumbi...***

*À mon épouse pour son amour et sa présence*

*À mon fils pour sa compréhension*

*À Lemanassa.*

## Financement

---

La présente thèse a été réalisée grâce au soutien financier de l'Etat Gabonais à travers le Programme d'Appui Institutionnel et Développement des Ressources Humaines (PAI-DRH).



Avec la collaboration des structures partenaires



## Remerciements

---

Malgré les apparences, cette page est la plus difficile à rédiger. Comment dire en si peu de mots ma reconnaissance aux personnes qui m'ont apporté, tout au long de ces quatre (4) années, leur soutien et ont donc contribué à l'aboutissement de ce travail de recherche.

Mes plus sincères remerciements s'adressent tout d'abord à mes promoteurs (Prof. Cédric VERMEULEN et Prof. Philippe LEBAILLY) qui ont suivi toutes les étapes de mon labour et qui ont fait preuve d'une grande disponibilité et d'une immense patience. Grand merci à vous pour avoir accepté de suivre mes premiers pas dans la recherche et de diriger ce travail en dépit de vos nombreuses préoccupations et responsabilités. J'espère avoir été à la hauteur de vos attentes et de vos espérances.

Je tiens à mentionner tout ce que je dois au Prof. Jean-Louis DOUCET pour m'avoir accueilli au sein de son Laboratoire de Foresterie des Régions Tropicales et Subtropicales (GEMBLOUX Agro-Bio Tech/ULg) et de m'avoir fait bénéficier des nombreuses facilités auprès des structures partenaires (PRECIOUS WOODS/Gabon, NATURE Plus, MILLET). Je le remercie également pour m'avoir fait confiance depuis le début de cette aventure humaine et scientifique, pour m'avoir tant appris en termes de rigueur, d'abnégation et de m'avoir permis de poser un autre regard sur la forêt gabonaise et ses ressources. Merci pour tant d'engagements à mon égard.

Je souhaiterais remercier les autorités gabonaises par le biais du Programme d'Appui Institutionnel et Développement des Ressources Humaines (PAI-DRH) qui a assuré le financement complet de la formation et m'a ainsi permis de réaliser le travail dans de très bonnes conditions. Mes remerciements s'adressent particulièrement à M. EYAMBAT-TSIMA, Y. NYONDA, G-R. KAMBOGO, L. MARA-ROGOMBE, P-M. MBOULA. Ma reconnaissance s'adresse aussi au personnel du projet, en particulier à S. NTOULA, V. BOUANGA MOMBO pour leur diligence, leur promptitude à répondre à nos nombreuses sollicitations administratives.

Ce travail a bénéficié de l'accompagnement scientifique des membres du comité de thèse composé des Professeurs Grégory MAHY, Baudouin MICHEL, Olivier HARDY, Yves BROSTAU, Jean-Louis DOUCET, Cédric VERMEULEN, Philippe LEBAILLY. Messieurs, recevez toute ma reconnaissance pour votre disponibilité, vos critiques et vos commentaires avisés. Merci aux deux rapporteurs de cette thèse (Prof. Yves BROSTAU et Prof. Baudouin MICHEL) qui ont accepté cette lourde tâche malgré leur emploi du temps chargé.

Il est temps d'exprimer toute ma gratitude à ceux qui ont partagé mon quotidien en forêt, à ceux sans qui mon travail de terrain n'aurait pu être mené à bien aussi efficacement (l'équipe NATURE

Plus/Gabon) : Armand-Ghislain BOUBADY, Augustin ASSAME, Rodrigue MILEMBA, Jean-Bosco BOKOMBA, Jean-Felix TOKA, Lié LIKOSSO. « *ça là c'est rien !!!* ».

Et voici maintenant le moment de remercier toutes celles et ceux qui ont contribué, de près ou de loin, à faire que cette thèse devienne réalité. Sans être exhaustif, je remercie toutes les personnes qui m'ont apporté leur soutien :

- ✓ Aux structures partenaires (PRECIOUS WOODS/Gabon, NATURE Plus, MILLET) pour leur appui technique et logistique. Je remercie particulièrement M.C. DECURTINS, F. OBER, P. GEFFROY, J.M. PASQUIER, P. JEANMART, G. TOKPA, M. FEDERSPIEL, S. LOUIS, G. MARTIN, Q. MEUNIER, C. MOUMBOGOU.
- ✓ Aux responsables de l'Institut National Supérieur d'Agronomie et de Biotechnologies (Université des Sciences et Techniques de Masuku). Je tiens à remercier le Prof. C. ELLA-MISSANG, Prof. A. SOUZA, Prof. B. BOUKILA, Prof. P. MICKALA, Dr. I. MOUARAGADJA, Dr. Thaddée GATARASI NGADI pour leur engagement à la matérialisation de cette formation.
- ✓ Aux différents conseillers chargés des affaires culturelles de l'Ambassade du Gabon en Belgique, notamment M-E. TASSYLA-YE-DOUBENENY, D. LEBANDA, A. DJOUBA.
- ✓ À tous ceux qui m'ont apporté de multiples appuis sur un plan scientifique, bien sûr, mais aussi sur un plan plus technique ou administratif. Grand merci au Prof. P. LEJEUNE, N. TAGG, A. FAYOLLE, M. FOMBONA, C. GEERTS, C. FADEUR, G. MVONG ABOGHE, P. NSO NKA.
- ✓ Au Laboratoire de Foresterie des Régions Tropicales et Subtropicales (GEMBLOUX Agro-Bio Tech/ULg), j'ai bénéficié du soutien, de la relecture et des commentaires des collègues. Il s'agit de Jean-Yves DEVLEESCHOUWER, Fousséni FÉTÉKÉ, Nils BOURLAND, Jean-François GILLET, Charles-Albert PÈTRE, Achille Bernard BIWOLÉ, Julien PHILIPPART, Barbara HAUREZ, Julie MORIN-RIVAT, Pauline GILLET, Armel DONKPEGAN, Chauvelin DOUH, Félicien TOSSO.
- ✓ Aux compatriotes et aux amis dont la compagnie, la bonne humeur et les encouragements ont largement contribué à la bonne marche de cette thèse. Je pense particulièrement à Sandrine BAYENDI LOUDIT, Nestor CHARBET, Phidias DZAOMUHO, Lidwine MVOUNWA ATANI, René-Noël POLIGUI, Samson Daudet MEDZA MVE, Edgard Cédric FABRE ANGUILLET, Magaly MAKOMBO-NEMBE, Eric Anicet OYOMBO OBOLO, Jean-Urbain NGUEMA-MBA, Pélagie NGARI NGOMBO, Fabrice Nicodème MOUELE, Gaoussou KARAMOKO, Bert Bevis MBADOUMOU, Junior MOUELE BALIMBI, Marcel OKOUYI M'FOUMOU W'OTARI, Patrick BYAMBAS.

- ✓ À l'Ami, au Frère, au Mentor que j'ai eu durant ces années. Merci à Kasso DAÏNOU pour tes conseils, ton exemplarité, ton enseignement de l'humilité et tu as su me remettre en confiance au moment où certaines choses semblaient insurmontables. KAS, tu as été un réel appui.

Pour finir, je tiens à adresser toute ma gratitude aux parents (TCHUNDI, BASANGA, BALÊLI) de Lemanassa, de Mibamba et de Ledoke qui ont toujours cru en moi et su que « mon salut passe par l'instruction ». Qu'ils trouvent ici le témoignage de ma profonde reconnaissance. A mes frères, sœurs, neveux et nièces merci pour vos sacrifices (matériel, affectif et moral) sans cesse consentis. Vous avez constitué une source dans laquelle j'ai inlassablement puisé l'indispensable énergie et motivation me permettant de mener à bien cette œuvre entreprise. J'adresse un merci tout particulier à ZENA WAPPY. Merci d'exister et de m'avoir attendu tant de fois.

## Table des matières

---

<b>Résumé</b> .....	<b>1</b>
Remerciements .....	7
Avant-propos .....	14
Liste des figures.....	16
Liste des tableaux .....	18
<b>Chapitre 1. Introduction générale</b> .....	<b>19</b>
1.1 Les ressources forestières dans un contexte de mondialisation.....	20
1.2 Les préalables à la conservation <i>in situ</i> et <i>ex situ</i> des PFNL.....	20
1.3 Face aux enjeux écologiques et économiques, des pratiques séculaires qui ont fait école.....	23
1.3.1 Les agroforêts .....	24
1.3.2 Les jardins de case.....	25
1.4 Valorisation des ressources forestières au Gabon : le paradoxe d'un pays vert.....	25
1.5 Justification du sujet.....	26
1.6 Questions de recherche, objectifs et structure de la thèse .....	27
<b>Chapitre 2. Synthèse bibliographique</b> .....	<b>31</b>
Introduction .....	33
2.1 La notion de produits forestiers non ligneux (PFNL) .....	33
2.2 Importance des PFNL pour les pays d'Afrique Centrale .....	35
2.3 Etat des connaissances sur <i>Coula edulis</i> .....	37
2.3.1 Distribution et densité.....	37
2.3.2 Description .....	38
2.3.3 Ecologie et dynamique de <i>Coula edulis</i> .....	39
2.3.4 <i>Coula edulis</i> , un aliment de qualité .....	41
2.3.5 Les autres usages de <i>Coula edulis</i> .....	43
2.3.6 <i>Coula edulis</i> , témoin des activités humaines ancestrales .....	44

2.4 Conclusion et perspectives .....	45
Références bibliographiques .....	46
<b>Chapitre 3. Importance de <i>Coula edulis</i></b> .....	<b>51</b>
Introduction .....	53
3.1 Matériel et méthodes .....	54
3.1.1 Espèce étudiée .....	54
3.1.2 Zone d'étude.....	54
3.1.3 Evaluation des niveaux de prélèvements de <i>C. edulis</i> par les populations du Sud-Est du Gabon .....	55
3.1.4 Evaluation des revenus actuels et/ou potentiels de la commercialisation de <i>C. edulis</i> .....	56
3.2 Résultats et discussion.....	56
3.2.1 Modalités de collecte des fruits de <i>C. edulis</i> .....	56
3.2.2 Circuit de commercialisation de <i>C. edulis</i> du Sud-Est du Gabon.....	58
3.2.3 Evaluation des revenus actuels de la commercialisation des graines de <i>C. edulis</i> .....	59
3.3 Conclusion.....	63
Références bibliographiques .....	64
<b>Chapitre 4. Reproductive ecology of <i>Coula edulis</i></b> .....	<b>66</b>
Introduction .....	69
4.1 Material and methods .....	70
4.1.1 Study species .....	70
4.1.2 Study site .....	70
4.1.3 Phenological monitoring and assessment of diameter growth .....	71
4.1.4 Fruits of <i>Coula edulis</i> and their characteristics .....	72
4.1.5 Data analysis.....	72
4.2 Results .....	73
4.2.1 Phenological spectrum and reproductive demography.....	73
4.2.2 Diameter growth and interaction with other tree traits.....	74
4.2.3 Fruit production and interaction with tree size parameters .....	75

4.3 Discussion .....	77
4.3.1 Phenology of <i>C. edulis</i> .....	77
4.3.2 Annual diameter increment (ADI): determinants and interactions with tree characteristics .....	79
4.3.3 Fruit production: perspectives for agroforestry .....	79
4.4 Conclusions .....	80
References .....	81
<b>Chapitre 5. <i>Coula edulis</i> seed removers.....</b>	<b>86</b>
Introduction .....	89
5.1 Material and methods .....	90
5.1.1 Species studied .....	90
5.1.2 Study site .....	90
5.1.3 Identification of the potential dispersers and predators of <i>C. edulis</i> fruit on the ground .....	91
5.1.4 Assessment of the role of land rodents in regeneration of <i>C. edulis</i> .....	91
5.1.5 Assessment of the role of elephants in regeneration of <i>C. edulis</i> .....	91
5.1.6 Data analysis.....	92
5.2 Results .....	93
5.2.1 Consumers of <i>C. edulis</i> fruit from camera-trap data .....	93
5.2.2 Role of land rodents and elephants in the dispersal of <i>C. edulis</i> .....	96
5.3 Discussion .....	97
5.3.1 Consumers of <i>C. edulis</i> fruits .....	97
5.3.2 Role of rodents and elephants in the dispersal of <i>C. edulis</i> .....	98
5.3.3 Is <i>C. edulis</i> adapted to a high level of seed predation?.....	99
5.4 Conclusions .....	99
References .....	100
<b>Chapitre 6. Potentiel de multiplication de <i>Coula edulis</i> .....</b>	<b>103</b>
Introduction .....	105
6.1 Matériel et méthodes .....	106

6.1.1 Espèce étudiée .....	106
6.1.2 Site d'étude.....	106
6.1.3 Etude de la germination de <i>C. edulis</i> en pépinière .....	106
6.1.4 Potentiel de multiplication végétative de <i>C. edulis</i> .....	107
6.1.5 Analyse des données.....	108
6.2 Résultats .....	108
6.2.1 Taux de germinaux : influence des traitements .....	108
6.2.2 Description de la germination, levée et développement des plantules .....	110
6.2.3 Aptitudes de <i>C. edulis</i> au marcottage aérien .....	111
6.2.4 Estimation des investissements financiers et temporels pour la multiplication de <i>C. edulis</i> .....	113
6.3 Discussion .....	115
6.3.1 La germination et le développement des plantules chez <i>C. edulis</i> .....	115
6.2.3 Aptitudes de <i>C. edulis</i> au marcottage aérien .....	116
6.3.3 Conclusions et implications pour la domestication de <i>C. edulis</i> .....	118
Références bibliographiques .....	119
<b>Chapitre 7. Conclusion générale et perspectives .....</b>	<b>122</b>
Quels enseignements pour la conservation <i>ex situ</i> de l'espèce ?.....	128
Les perspectives de travail .....	129
Références bibliographiques .....	131
<b>Annexes .....</b>	<b>142</b>

## Avant-propos

---

Le présent travail a été mené durant quatre (4) années dans l'optique de contribuer à une meilleure valorisation des produits forestiers non ligneux (PFNL) sous-exploités au Gabon en nous appuyant sur l'exemple de *Coula edulis* Baill. L'espèce est largement distribuée dans la zone forestière de l'Afrique occidentale et centrale. Elle a été identifiée au Gabon comme faisant partie des PFNL prioritaires et pour lesquels, il faut approfondir les connaissances encore fragmentaires.

La production scientifique, publications (sous forme d'articles soumis ou sous presse) et communications issues directement de ce travail ou qui lui sont associées, est listée ci-après :

### *Articles publiés ou acceptés directement issus du travail de thèse*

- ✓ **Moupela C.**, Vermeulen C., Daïnou K. & Doucet J-L. (2011). Le noisetier d'Afrique (*Coula edulis* Baill.). Un produit forestier non ligneux méconnu. *Biotechnol. Agron. Soc. Environ.*, **15**(3): 485-495.
- ✓ **Moupela C.**, Doucet J-L., Daïnou K., Tagg N., Bourland N. & Vermeulen C. (2013). Dispersal and predation of the diaspores of *Coula edulis* Baill. in an evergreen forest of Gabon. *African Journal of Ecology* (doi: 10.1111/aje.12089).
- ✓ **Moupela C.**, Doucet J-L., Daïnou K., Brostaux Y., Fayolle A. & Vermeulen C. (2014). Reproductive ecology of *Coula edulis* Baill.: source of a valuable non-timber forest product. *Tropical Ecology* (3<sup>rd</sup> issue of Vol. **55**).
- ✓ **Moupela C.**, Vermeulen C., Doucet J-L., Daïnou K. & Lebailly P. (sous presse). Importance de *Coula edulis* Baill. pour les populations du Sud-Est du Gabon : niveaux de prélèvement et potentiel économique de l'espèce. *Tropicultura* (date d'acceptation : **18 octobre 2013**).

### *Article soumis directement issu du travail de thèse*

- ✓ **Moupela C.**, Doucet J-L., Daïnou K., Meunier Q. & Vermeulen C. (soumis). Potentiel de multiplication d'un PFNL méconnu, *Coula edulis* Baill. et implications pour sa domestication. *Bois et Forêts des Tropiques*.

### *Communications acceptées directement issues du travail de thèse*

- ✓ **Moupela C.** & Vermeulen C. 2012. Dispersion et prédation des diaspores de *Coula edulis* Baill. en forêt sempervirente du Gabon, In: Journée d'étude: "*Gestion rationnelle et conservation de la grande faune*". Gembloux Agro-Bio Tech (Université de Liège), du 04 octobre 2012, Gembloux, Belgique. (Communication: <http://hdl.handle.net/2268/131667>).
- ✓ **Moupela C.**, Vermeulen C., Lebailly P., Brostaux Y. & Doucet J-L. 2011. The ecological study of an unknown non-timber forest product (NTFP): the African walnut (*Coula edulis* Baill. In: IUFRO International Conference *Research Priorities in Tropical Silviculture: Towards New Paradigms?* du 15-18 novembre 2011, Montpellier, France. (Communication: <http://hdl.handle.net/2268/131631>).

- ✓ **Moupela C.**, Vermeulen C., Lebailly P., Brostaux Y. & Doucet J-L. **2010**. Etude écologique d'une espèce alimentaire de l'Afrique centrale et de l'ouest: Le Noisetier d'Afrique (*Coula edulis* Baill.) *In*: International Symposium Botanical Diversity: *Exploration, Understanding and Use*, du 16-18 septembre 2010, Meise, Belgium. (1 Poster: <http://hdl.handle.net/2268/129585>).
- ✓ **Moupela C.**, Vermeulen C., Lebailly P. & Doucet J-L. **2009**. Un arbre important pour les populations en périphérie de la concession CEB : Le Noisetier d'Afrique (*Coula edulis* Baill.) *In*: Exposition Africasylves, du 25 septembre au 22 octobre 2010 Gembloux, Belgique. (1 Poster).
- ✓ **Moupela C.**, Vermeulen C. & Doucet J-L. **2009**. Contribution à la gestion durable des ressources forestières dans les concessions de la CEB, *In*: Exposition Africasylves, du 25 septembre au 22 octobre 2010 Gembloux, Belgique. (1 Poster).

## Liste des figures

---

### Chapitre 2

Planche 1. (a) carte de répartition de *Coula edulis* (source: [www.ville-ge.ch/musinfo/bd/cjb](http://www.ville-ge.ch/musinfo/bd/cjb)), (b) feuilles; (c) rameau de fleurs; (d) fruits et (e) tranche (Photos Q. Meunier & C. Moumbogou).

Figure 1. Structure des populations de *Coula edulis* au Gabon sur 10 ha.

### Chapitre 3

Planche 1. Récolte des fruits dans une hotte, pesage de la récolte et séchage des fruits afin de faciliter leur cassage, graines de *Coula edulis* sur l'étal aux abords de la route (Photos C. Moupela).

Planche 2. (a) installation des amandes de *C. edulis* sur l'étal aux abords de la route, (b) tri des amandes de *C. edulis* par une « abonnée » au marché urbain de Moanda, (c) la commercialisation de plusieurs PFNL, une stratégie de diversification (Photos C. Moupela).

Figure 1. Localisation de la zone d'étude.

Figure 2. Schéma de la filière *Coula edulis* au Sud-Est du Gabon.

### Chapitre 4

Planche 1. Observations phénologiques, suivi de l'accroissement diamétrique, exemple de collecteur destiné à l'évaluation de la production fruitière et pesage de la production (Photos C. Moupela).

Figure 1. Location of the study site in a logging concession, Gabon.

Figure 2. Phenology dynamics. Months: 1 = January; 2 = February; etc.

Figure 3. Probability of fructification according to diameter. Logistic regression:  $y = e^{(-8.62 + 0.54x)} / (1 + e^{-8.62 + (0.54x)})$ ; where y = probability of fructification, and x = diameter of the tree (cm).

Figure 4. Growth following the Dawkins code (adapted from Moravie *et al.*, 1999). The arrangement of the codes follows a gradient of exposure of the crowns to sunlight.

Figure 5. Relationship between biomass of fruit produced and diameter of the adult tree (a) in the year 2011 ( $r^2 = 0.49$ ;  $P = 0.001$ ) and (b) in the year 2012 ( $r^2 = 0.58$ ;  $P < 0.001$ ).

### Chapitre 5

Planche 1. (a) chimpanzé posant devant les fruits de *Coula edulis*, (b) l'éléphant, un des nombreux prédateurs des fruits de *C. edulis* au sol, (c) écureuil consommant les fruits, et (d) les potamochères effectuent une véritable razzia sous les semenciers (Photos C. Moupela).

Figure 1. Location of the study site in a logging concession in Gabon.

Figure 2. Temporal dynamic of occurrence (Nobs/mo: number of observations/month) of the two animal species, *Atherurus africanus* and *Helioscurius rufobrachium*, which were observed eating *Coula edulis* fruits with no preference to habitat type (HZ: human-affected zone surveyed in 2010; FZ: forest zone studied in 2011 and 2012).

Figure 3. (a) Predation of *Coula edulis* fruit by a group of bush pigs, (b) Fruits of *C. edulis* gnawed by squirrels, (c) Hollowed out seeds found in the burrows of land rodents and (d) Fragmented seeds present in elephant dung surrounded by a red circle (Photos C. Moupela).

## Chapitre 6

Planche 1. Plant de *Coula edulis* issu de la germination en pépinière (Photo C. Moupela).

Figure 1. Evolution de la germination de *Coula edulis* en fonction du temps. Traitement 1: témoin ; traitement 2: scarification et application d'un produit anti-fourmis et traitement 3: scarification.

Figure 2. Etapes de la germination en pépinière chez *C. edulis* : (a) ouverture de la coque en 3 fentes, (b) élongation de la tigelle, (c) rupture de la tigelle sous le poids de la coque contenant les cotylédons, (d) néoformation d'ébauches de bourgeons, (e) rejet ou formation des premières feuilles et (f) installation de la plantule (Photos C. Moupela).

Figure 3. Taux de réussite des marcottes aériennes en fonction du temps.

Figure 4. Etapes du marcottage aérien sur *Coula edulis* : (a) mise en place du milieu de marcottage, (b) néoformation des racines sur une branche de *C. edulis*, (c) exemple de rhizogénèse sur une marcotte réussie et son sevrage (Photos C. Moupela).

Figure 5. Probabilité du succès du marcottage en fonction du diamètre des branches. Régression logistique:  $y = \frac{e^{(-23,33 + (1,81x)}}{1 + e^{(-23,33 + (1,81x)}}$ , où y = probabilité du succès du marcottage, et x = diamètre de la branche ou du rejet de souche (mm).

## Liste des tableaux

---

### Chapitre 2

Tableau 1. Données analytiques de la composition de l'huile de *Coula edulis* suivant les sources, adaptées d'Adriaens (1951) et de Busson (1965).

### Chapitre 3

Tableau 1. Niveaux de prélèvement de *C. edulis* par les populations locales durant 2 mois d'enquête en 2010.

Tableau 2. Synthèse des suivis hebdomadaires des marchés locaux et urbains.

Tableau 3. Evaluation des revenus liés à la vente des noisettes de *C. edulis* durant 2 mois d'enquête.

Tableau 4. Exemple de calendrier des activités agricoles et de collecte des PFNL adapté de Dupré (5).

### Chapitre 4

Table 1. Diameter structure of sampled trees and parameters of mean fruit production (standard error).

Table 2. Correlation coefficients  $r$  between three fruit components: mass of the entire fruit, the kernel and the nut. \*\* and \*\*\* indicate significant correlations (Pearson's  $r$ ).

Table 3. Correlation coefficient  $r$  between tree diameter and mean weight of the entire fruit, the kernel and the nut.

### Chapitre 5

Table 1. Animal species observed in the vicinity of 15 specimens of *C. edulis* during fructification. HZ = zone under anthropic pressure (Human-affected Zone); FZ = zone with low anthropic pressure (Forest Zone); N = nocturnal; D = diurnal. Average (and standard deviation, SD).

Table 2. Parameters for characterization of the "land rodent – nut tree" relationship. Average (and standard deviation, SD).

### Chapitre 6

Tableau 1. Germination de *C. edulis* en pépinière après 165 semaines d'observation.

Tableau 2. Influence du traitement sur la levée et la croissance des plantules. Les lettres a et b désignent les différences ou non significatives suite à l'analyse de la covariance (ANCOVA), la durée de suivi des plantules ayant été considérée comme une covariable de croissance en hauteur.

Tableau 3. Comparatif des matériaux, coûts et investissements temporels de deux techniques de multiplication de *C. edulis* (coûts estimés dans le contexte gabonais).

## **Chapitre 1. Introduction générale**

## 1.1 Les ressources forestières dans un contexte de mondialisation

Les forêts tropicales denses humides sont réparties sur près de 1.230 millions d'hectares dont plus de 200 millions sont localisés dans le bassin congolais (Mayaux *et al.*, 2004 ; FAO, 2010). Ce bassin, couvrant six pays (Cameroun, République du Congo, Gabon, Guinée Equatoriale, République Centrafricaine et la République Démocratique du Congo), représente 12% du couvert forestier tropical mondial, ce qui en fait le second bloc continu de forêts denses humides après le massif amazonien (Ernst *et al.*, 2012). Les forêts africaines jouent un rôle primordial en termes de services écosystémiques (préservation de la diversité biologique, régulation des régimes des eaux, maintien des sols et stockage du carbone) et de développement économique (Jesel, 2005 ; Tchatat & Ndoye, 2006 ; FAO, 2012). En effet, outre le bois d'œuvre, les forêts tropicales humides fournissent divers produits alternatifs générateurs de revenus et d'emplois. C'est tout le vaste domaine des produits forestiers non ligneux (PFNL), considérés comme des ressources d'origine biologique, autres que le bois, dérivées des forêts ou d'autres terres boisées (FAO, 1999 ; Shackleton *et al.*, 2007).

Malheureusement, ces PFNL sont aujourd'hui sujets des pressions grandissantes. En effet, leur succès économique en relation avec l'émergence des marchés d'«alimentation ethnique» par exemple, a attiré l'attention du grand public international sur différentes espèces bien connues des populations locales (Tabouna, 1999 ; Dounias, 2000). De fait, l'exploitation de subsistance qui prévalait autrefois évolue ces dernières années, sous la pression économique, vers une commercialisation de plus en plus poussée des ressources forestières avec les risques de diminution ou de disparition de certains taxons (Tchatat & Ndoye, 2006). En Afrique centrale par exemple, plusieurs auteurs (Colell *et al.*, 1994 ; Vermeulen & Fankap, 2001 ; Corlett, 2007 ; Beaune *et al.*, 2013) indiquent que de nombreuses espèces animales et végétales sont soumises à une intense exploitation. C'est le cas de *Garcinia lucida* Vesque (Guedje *et al.*, 2003 ; Agyili *et al.*, 2007), de *Pausinystalia johimbe* (Schum) ou de *Prunus africana* (Hook) qui sont systématiquement abattus pour leurs racines ou leurs écorces utilisées pour le traitement de diverses maladies (Dawson, 1997 ; Stewart, 2003 ; Fashing, 2004 ; Sacandé *et al.*, 2004). A l'exploitation prédatrice des ressources, s'ajoute la perte de forêts tropicales estimée à environ 11 millions d'hectares par an (FAO, 2010) sous l'action conjuguée de l'agriculture, de l'élevage, de l'exploitation minière et forestière (légale ou illégale) et de la satisfaction des besoins en énergie domestique, le tout dans un contexte de croissance démographique (Puig, 2001 ; Camara *et al.*, 2009 ; Ernst *et al.*, 2012).

## 1.2 Les préalables à la conservation *in situ* et *ex situ* des PFNL

C'est surtout à partir de la Conférence des Nations Unies sur l'environnement et le développement tenue à Rio qu'on a reconnu officiellement l'intérêt des PFNL dans l'aménagement

durable des écosystèmes (Tchatat *et al.*, 1999 ; Eyog Matig *et al.*, 2003 ; Biloso, 2008 ; Sunderlin *et al.*, 2004).

Face à la dégradation des écosystèmes forestiers et à l'analyse des tendances évolutives du marché des PFNL, un autre regard se devait d'être posé sur l'implication des populations locales et sur tous ces produits « mineurs ». En effet, la reconnaissance de la place des populations locales dans la sauvegarde de la biodiversité ainsi que celle d'une pluralité d'usages et des intérêts impliqués dans la gestion des forêts tropicales sont devenues des enjeux majeurs du développement (Nair, 1987 ; Belcher *et al.*, 2005 ; Nair 2008 ; Tassin, 2012). Il s'agit notamment (i) d'assurer une exploitation durable des ressources dans leur milieu naturel (*in situ*) et (ii) d'encourager la culture des espèces utiles dans les espaces agricoles (*ex situ*), tout en tenant compte des contraintes locales. Toutes les solutions préconisées pour la conservation *in* et *ex situ* des espèces d'intérêt local nécessitent un approfondissement des connaissances sur leur biologie avant d'envisager d'éventuels scénarios sylvicoles ou une domestication. Quatre aspects méritent une attention toute particulière : (1) la phénologie, (2) les mécanismes de dispersion/prédation, (3) la germination des graines, (4) la croissance des plantules. La phénologie est définie par plusieurs auteurs comme étant l'étude de l'interaction entre les variations climatiques saisonnières et des événements morphologiques, biologiques et physiologiques périodiques (Muhanguzi *et al.*, 2003 ; Newbery, 2006 ; Takenoshita *et al.*, 2008 ; Tesfaye *et al.*, 2011). Les processus phénologiques végétaux sont soit d'ordre végétatif, soit d'ordre reproductif; les plus récurrents étant la foliation, la floraison et la fructification. Certains auteurs élargissent cette définition en y incluant les corrélations entre les phases phénologiques intra ou inter-spécifiques, encore appelées «phénomène de synchronisme floral» (Puig, 2001 ; Daïnou *et al.*, 2012). La caractérisation de ces événements s'exprime généralement par plusieurs facteurs tels que leur moment, leur fréquence, leur durée et leur intensité (Anderson *et al.*, 2005 ; Bollen & Donati, 2005 ; Rojas-Robles & Stiles, 2009). L'étude des phénomènes phénologiques représente un champ d'investigation aux implications importantes, aussi bien d'un point de vue appliqué que théorique. Elle permet pour chacune des espèces à promouvoir (i) d'affiner les connaissances biologiques générales et plus particulièrement son système de reproduction (Engel & Martins, 2005 ; Bourland *et al.*, 2012), et (ii) de préciser la dynamique temporelle et spatiale de la fructification (Page *et al.*, 2002 ; Doucet, 2003) par la connaissance précise des modalités de floraison et du profil de fructification (rythme de fructification, période de fructification avec distinction des stades de maturité).

La dispersion et la prédation des graines en forêt tropicale sont deux processus-clés de la dynamique des communautés végétales (Steele *et al.*, 2011). En effet, la dispersion permet aux graines d'échapper à la compétition et de coloniser de nouveaux sites ou habitats présentant les conditions les plus favorables à l'établissement et à la croissance des plantules (Lazure & Almeida-Cortez, 2006). Ceci est dû en grande partie à la prépondérance de la zoochorie qui concernerait 70 à 95% des espèces (Beaune *et al.*, 2013). Les oiseaux, les chauves-souris, les mammifères terrestres et arboricoles et

certaines insectes influenceraient la régénération naturelle des plantes aussi bien au niveau d'un individu, d'une population que de la communauté des plantes (Fleming & Kress, 2011). La frugivorie repose donc sur l'existence de relations mutualistes entre les végétaux et les animaux. Ces mécanismes d'interactions plantes-animaux ont été évoqués par de nombreux auteurs (Janzen, 1971 ; Dubost, 1984 ; Gautier-Hion *et al.*, 1985a ; Gautier-Hion *et al.*, 1985b) et nous en resumons ici les principes généraux : (i) l'action des animaux frugivores favorise un transport des graines à des distances variables, de quelques dizaines de mètres (Nyiramana *et al.*, 2011 ; Beaune *et al.*, 2012) à des kilomètres (Blake *et al.*, 2010 ; Campos-Arceiz & Blake, 2011), (ii) les fruits présentent des différences d'accessibilité fondées sur les caractéristiques morphologiques (dimensions des graines et de leur structure d'attache), biologiques (la présence d'organes protecteurs, période de maturité) ou chimiques (odeurs, couleurs...), qui ne les rendent disponibles et attractifs que pour une catégorie de vertébrés frugivores, et (iii) le devenir des graines après la dispersion jusqu'à l'établissement des plantules nécessitent aussi le passage par plusieurs processus tels que la prédation des graines. Les rongeurs par exemple, qui généralement sont des prédateurs de graines, peuvent intervenir en tant que disperseurs lorsque les graines sont cachées dans plusieurs endroits différents « scatter-hoarding rodents » (Forget, 1996 ; Feer & Forget, 2002 ; Steele *et al.*, 2011).

Concernant la germination des graines, elle est définie comme étant la somme des événements qui commencent avec l'imbibition d'eau et se termine par l'émergence d'une partie de l'embryon (radicule) à travers les tissus qui l'entourent (Bewley, 1997). En règle générale, les graines mûrissent puis germent dès que de l'eau, de l'oxygène et des conditions de températures adéquates sont réunies. Notons que les graines de la plupart des arbres tropicaux notamment celles à forte teneur en eau et à tégument perméable, perdent leur pouvoir germinatif au bout de 2 à 3 mois, mais il en existe qui peuvent le conserver beaucoup plus longtemps (De Foresta & Prevost, 1986 ; Dalling & Brown, 2009 ; Daïnou, 2011). En outre, il arrive que chez certaines espèces, les graines deviennent dormantes, c'est-à-dire qu'elles ne germeront pas, bien qu'étant dans des conditions environnementales optimales pour cela. Ainsi, Baskin et Baskin (2005) distinguent plusieurs types de dormance (physiologique, morphologique, physique, chimique ou la combinaison d'effets de certaines dormances) en fonction du ou des facteur(s) mis en cause dans la non germination des graines. Pour de nombreuses espèces d'importance locale sujettes à la dormance, la multiplication végétative (par marcottage, bouturage, drageonnage, greffage) pourrait remédier efficacement aux limites de la régénération par graines (Meunier *et al.*, 2008). S'il apparaît nécessaire d'appréhender les modes de régénération (par voie asexuée vs semis) des espèces ligneuses sauvages pour leur domestication, il faut aussi rendre accessibles aux communautés rurales les techniques de multiplication simples, aisément répliquables et peu onéreuses. La multiplication végétative à faible coût (par drageons, marcottes terrestres, rejets de souche, tubercules ligneux, boutures de tiges ou de racines, greffes, marcottes aériennes) permet d'atteindre cet objectif (Harivel *et al.*, 2006).

Pour ce qui est de la croissance, l'établissement réussi des plantules (jeunes individus issus de la germination de la graine) est essentiel dans le développement d'un arbre et conditionne le succès de la régénération d'une espèce. Le stade plantule reste aussi la phase la plus critique dans la vie d'une plante (De La Mensbrughe, 1966 ; Miquel, 1987). En effet, la mortalité au stade graine et plantule est beaucoup plus importante qu'à tout autre moment du développement ontogénique. Suivant donc l'emplacement des semis (sous couronne ou hors couronne) et l'éclaircissement dans le sous-bois, les performances de croissance sont variables : sous les semenciers, il y a une faible densité de plantules avec une croissance lente. Par contre, à l'écart des semenciers, le taux de régénération naturelle est plus important avec une croissance en hauteur plus élevée (Janzen, 1971). C'est ainsi qu'identifier quels types morphologiques et de tempéraments sont concernés par les plantules étudiées peut orienter le choix des méthodes appropriées de gestion des espèces locales à potentiel agroforestier telles que celles considérées dans ce travail (PFNL).

### **1.3 Face aux enjeux écologiques et économiques, des pratiques séculaires qui ont fait école**

La connaissance des ressources prélevées est essentielle pour garantir leur pérennité et promouvoir leur gestion durable. C'est une condition nécessaire mais pas suffisante. Au-delà, améliorer les outils pour mieux évaluer ces ressources et maîtriser les facteurs socio-économiques qui induisent leur surexploitation est devenu un réel besoin qu'il faudrait satisfaire. En pareil cas, l'agroforesterie fait figure aujourd'hui de paradigme alternatif pour la valorisation des PFNL et le développement rural (Maldague, 1986 ; Leakey, 1999). Sans passer en revue toutes les définitions existantes (Michon *et al.*, 1983 ; Nair, 1987 ; Atagana *et al.*, 2001 ; Simons & Leakey, 2004 ; Fifanou *et al.*, 2011), il est essentiel de rappeler simplement que l'agroforesterie est une « pratique dynamique et écologique de gestion des ressources naturelles et de mise en valeur du sol, elle permet de diversifier la production par l'intégration simultanée ou séquentielle d'arbres et d'autres végétaux ligneux ou herbacés, ou encore d'animaux, sur les exploitations et dans le paysage agricole, dans le but d'en améliorer les bénéfices sociaux, économiques et environnementaux » (Toquebiau, 2007).

Les exemples de stratégies paysannes rationnelles de gestion des ressources forestières et d'agroforesterie abondent dans différentes régions tropicales. La grande variété des pratiques ainsi qu'offrent une large gamme d'habitats pour la faune et la flore sauvage. A titre d'illustration, et de façon non exhaustive, citons les agroforêts de « *dammar* », les jardins-forêts ou « *parka* » à Sumatra (Weersum, 1982 ; Michon *et al.*, 1983 ; Michon & Bompert, 1987 ; Indri *et al.*, 2012), la taungya en Birmanie (Weersum, 1982 ; Nair, 1987 ; Chamshama *et al.*, 1992 ; Schlönvoigt & Beer, 2001), les agroforêts à base de cacaoyers ou d'hévéa en Amérique latine (Jagoret *et al.*, 2009 ; Dehevels, 2011 ; Jagoret *et al.*, 2011 ; Souza *et al.*, 2012), les parcs agroforestiers d'Afrique de l'Ouest (Jonsson *et al.*, 1999 ; Boffa, 2000 ; Torquebiau, 2007 ; Harvey, 2008) ou les jardins de case en Afrique Centrale (Okafor & Fernandes, 1987 ; Fernandes & Nair, 1990 ; Tchatat, 1996 ; Tchatat *et al.*, 1996 ; Carrière,

2003). La mise en œuvre et l'adaptation de tels systèmes reconnus et établis depuis des siècles dans certaines communautés paysannes peuvent apporter une contribution essentielle à la conservation des forêts naturelles et de leurs ressources. En outre, l'intérêt qui se développe autour des produits commerciaux « mineurs » des forêts naturelles (*Shorea javanica*, *Durio zibethinus*, *Toona sinensis*, *Irvingia gabonensis*, *Gnetum africanum* en particulier, Puig, 2001 ; Atangana *et al.*, 2001 ; Simons & Leakey, 2004 ; Souza *et al.*, 2012) suscite de nombreux essais de mise en culture d'espèces sauvages utiles pour lesquelles les agroforêts (par exemple) constituent un terrain inestimable d'acclimatation (Miquel & Hladik, 1984 ; Ezenwa, 1999).

Parmi les concepts se rapportant aux systèmes traditionnels d'utilisation des terres et des ressources dans le monde tropical et qui ont fait l'objet de nombreuses analyses approfondies (Lagemann & Heuveldop, 1983 ; Nair, 1987 ; Empereire & Pinton, 1996 ; Carrière, 2003 ; Torquebiau, 2007), deux méritent d'être détaillés dans le cadre de cette thèse, il s'agit des agroforêts ou jardins-forêts et des jardins de case au sein desquels les plantes utiles forestières (fruits, condiments, légumes, médicament, bois de chauffe) sont souvent intégrées aux productions agricoles (De Foresta & Michon, 1996 ; Bhagwat *et al.*, 2008 ; Endri *et al.*, 2012 ; Jagoret *et al.*, 2012).

### 1.3.1 Les agroforêts

Ce concept est aujourd'hui largement connu et documenté (Torquebiau, 1984 ; Degrande *et al.*, 2006 ; Sood & Mitchell, 2009 ; Camara *et al.*, 2009). En Indonésie (Michon & Bompard, 1987 ; De Foresta & Michon, 1996), ces systèmes d'utilisation des terres ont pour fonction première de permettre aux paysans l'obtention d'un revenu monétaire à travers leurs principales productions (*S. javanica*, *H. brasiliensis*, *Coffea* sp., *Theobroma cacao* L., *Calamus manan* Miq.). Et c'est véritablement autour de ces productions commerciales, issues d'espèces locales ou introduites, que se sont bâties et surtout répandues les agroforêts. Malgré une spécialisation souvent marquée, la ou les cultures dominantes sont associées, à travers les différentes strates, à tout un cortège d'espèces secondaires (*Nephelium lappaceum* L., *Astonia angustiloba* Miq., *Parkia speciosa* Hassk., *Eugenia malaccensis* L., *Garcinia mangostana* L., *Lansium domesticum* Corr., *Macaranga tanarius* L., *Gnetum gnemon* L., *Bouea macrophylla* Griff., etc.) dont les productions, utilisées localement, assurent aux paysans un niveau élevé d'autosuffisance. Ces espèces peuvent être cultivées, mais elles sont le plus souvent issues de la composante spontanée des agroforêts. À cet égard, la composante spontanée représente pour les paysans une source importante de matériaux (bambous, bois de construction, rotins et lianes, etc.) et permet également un approvisionnement facile et régulier en bois de feu (Michon & Bompard, 1987).

Par ailleurs, à travers l'importance de l'utilisation de la végétation spontanée associée aux espèces commerciales plantées, les prélèvements en jardins-forêts se sont substitués à ceux réalisés dans la

forêt naturelle, garantissant un net ralentissement des activités de collecte dans les massifs avoisinants. Pour donner une idée de cette fonction écologique associée aux agroforêts, De Foresta & Michon (1996) mettent en avant leur diversité spécifique remarquable. En effet, ces auteurs estiment par exemple à plus 300 le nombre d'espèces végétales majeures dans l'agroforêt de Maninjau en Indonésie. De plus, la structure de la végétation des agroforêts est calquée sur celle d'habitats forestiers naturels (Michon *et al.*, 1983 ; Michon & De Foresta, 1987 ; Torquebiau, 2007) et confère à ces systèmes traditionnels un fort potentiel de conservation de la biodiversité (Bhagwat *et al.*, 2008 ; Deheuvels, 2011).

### 1.3.2 Les jardins de case

Les jardins de case ou jardins familiaux sont couramment rencontrés dans de nombreux pays tropicaux : en Asie (Michon *et al.*, 1983 ; Torquebiau, 1984 ; Michon & Bompard, 1987 ; De Foresta & Michon, 1996), en Amérique (Lagemann & Heuvelodop, 1983 ; Schlönvoigt & Beer, 2001) et en Afrique (Okafor & Fernandes, 1987 ; Fernandes & Nair, 1990 ; Rugalema *et al.*, 1994 ; Ezenwa, 1999). Distincts des agroforêts, les jardins de case peuvent se définir comme un mode d'utilisation de la terre situé à proximité d'une maison d'habitation. Que ce soit les « *pekarangan* » indonésiens, les « *huertos familiares* » d'Amérique centrale, les « *shamba* » en Afrique de l'Est (Verdeaux, 2003 ; Torquebiau, 2007), les « *afup a nda* » au Cameroun (Tchatat, 1996) ou les « *faghla* » au Gabon (Bourobou-Bourobou, 1994), à l'origine, il s'agit d'utiliser au mieux l'entourage immédiat de la maison pour produire en continu des denrées alimentaires destinées en premier lieu à la consommation familiale (Michon & Bompard, 1987). Les ressources les plus utiles quotidiennement ont donc été intégrées au système : fruitières et utilitaires (bambous, palmiers, plantes médicinales) issues des forêts naturelles et des espèces introduites typiques du monde agricole (légumes, épices). Les jardins familiaux présentent une richesse spécifique étonnante (plus de 50 espèces par exemple sur l'ensemble des jardins de case au Cameroun cf. Dounias, 1993 ; Tchatat, 1996) et une structure pluristratifiée. Outre la composante végétale, le petit élevage peut occuper une place non négligeable, bien que son extension soit limitée à cause des dégâts qu'il peut engendrer.

## 1.4 Valorisation des ressources forestières au Gabon : le paradoxe d'un pays vert

A l'échelle de l'Afrique tropicale et particulièrement au Gabon, les forêts sont reconnues pour leur diversité biologique exceptionnelle et leur niveau d'endémisme élevé (Hladik & Hallé, 1973 ; Doucet, 2003 ; Campbell *et al.*, 2006 ; Sosef *et al.*, 2006 ; Boupoya, 2010 ; Billand, 2012). Elles renferment un grand nombre d'espèces arborescentes et lianescentes qui fournissent traditionnellement aux populations locales des services (médicaments, bois d'œuvre et de chauffe), des fruits, des graines, des sèves et autres produits comestibles (Bourobou-Bourobou, 1994 ; Walker & Sillans, 1995 ; Doumenge *et al.*, 2001). Paradoxalement, sur plus de 200 espèces d'arbres et d'arbustes fruitiers de

forêt dense rencontrées au Gabon (Bourobou-Bourobou, 1994), seulement une dizaine est récoltée épisodiquement par les populations rurales qui les consomment ou les vendent sur les marchés locaux ou urbains.

La littérature relative à la valorisation des PFNL au Gabon est quantitativement peu importante. Les quelques contributions antérieures (Miquel & Hladik, 1984 ; Bourobou-Bourobou, 1994 ; Profizi, 2000 ; Yembi, 2000 ; Chabot, 2002 ; Brake *et al.*, 2008 ; Mvou-Biyoko, 2010) montrent que si la récolte des produits forestiers non ligneux fait partie intégrante de la vie des milliers de personnes vivant sous le couvert ou à proximité des forêts comme source d'aliments et de services, leur promotion et leur intégration dans les espaces de production agricole restent encore insuffisantes. Plusieurs raisons sont évoquées (Bourobou-Bourobou, 1994 ; Tabouna, 2007 ; Noubissie *et al.*, 2008 ; Mvou-Biyoko, 2010) pour expliquer cette faible promotion des espèces utiles au Gabon. D'abord, les PFNL ont moins retenus l'attention des décideurs que les essences de bois d'œuvre (Bayol *et al.*, 2012). En effet, il a fallu attendre le décret n° 001029/PR/MEFEPEPN du 1er décembre 2004 réglementant l'exploitation, la transformation et la commercialisation des PFNL pour percevoir un premier acte allant vers leur valorisation, nonobstant son caractère plutôt contraignant et répressif. A cela, s'ajoute le manque d'appui technique et organisationnel, aggravé par le faible soutien des pouvoirs publics aux acteurs susceptibles de se tourner vers l'exploitation commerciale des PFNL. Ensuite, pour les populations locales, les ressources demeurent abondantes et variées dans une forêt naturelle couvrant encore 85% du territoire. Par ailleurs, contrairement à d'autres pays d'Afrique où certaines filières de PFNL (*D. edulis*, *Ricinodendron heudelotii* Baill., *G. africanum*, *P. africana*...) semblent assez bien organisées et intègrent même les réseaux internationaux (Tabouna, 2007), au Gabon les PFNL demeurent essentiellement destinés à l'autoconsommation et accessoirement à une commercialisation qui reste ponctuelle voire anecdotique. On note enfin que si certains PFNL sont connus, de nombreux fruitiers sauvages restent très peu étudiés, ce qui compromet leur domestication et leur intégration au cycle agricole.

### 1.5 Justification du sujet

Il existe généralement une appropriation individuelle par l'unité familiale qui a mis le terrain en valeur ou exploite la ressource : il y a un droit de maîtrise exclusive sur les ressources (*sensu* Vermeulen & Carrière, 2001 ; Verdeaux, 2003 ; Vermeulen *et al.*, 2008). Dans ce cas, les PFNL sont gérés soigneusement et les alentours régulièrement nettoyés (Tchatat, 1996). *A contrario*, dans les systèmes où les objets de maîtrise sont indifférenciés (forêt et arbres fruitiers de moindre importance), les améliorations d'exploitation et de gestion des ressources sont difficiles à mettre en œuvre (groupes élargis, hétérogènes et difficiles à lier à une entité villageoise ou lignagère).

Malgré la présence des plantes locales dans les jardins de case et agroforêts au Gabon, des efforts restent à faire en ce qui concerne l'enrichissement de ces exploitations par des espèces sauvages,

qu'elles soient fruitières ou destinées à d'autres usages (Miquel & Hladik, 1984 ; Belcher *et al.*, 2005). Il s'agira de domestiquer et d'intégrer à des écosystèmes agroforestiers les multiples espèces qui sont traditionnellement exploitées en forêt naturelle sans n'avoir jamais été cultivées. Torquebiau (2007) indique que la foresterie tropicale de plantation repose sur une poignée d'espèces et moins de 0,1% des arbres tropicaux ont été domestiqués à ce jour.

Au regard de l'importante contribution actuelle et potentielle des PFNL à la sécurité alimentaire comme aux économies nationales et aux enjeux de conservation des écosystèmes forestiers, il apparaît nécessaire d'évaluer les espèces sauvages d'arbres à usages multiples, non seulement les plus courantes, mais aussi celles qui sont moins connues et dont l'utilité est particulière, par exemple *Dacryodes klaineana* Lam., *Ongokea gore* Pierre, *Trichoscypha acuminata* Engl., *Panda oleosa* Pierre, *Dacryodes macrophylla* Lam., *Afrostryax lepidophyllus* Mildbr., *Scorodophloeus zenkeri* Harms, *Anonidium manii* Engl., *Landolphia* spp., *Pseudospondias longifolia* Engl., *Hua gabonii* Pierre, *Treculia africana* Decaisne, *Uapaca guineensis* Muell. Arg., *Megaphrynium macrostachyum* Milne-Redh., etc. Dans cette longue liste d'espèces dont le potentiel demeure mal connu ou sous-exploité, figure le noisetier d'Afrique ou noisetier du Gabon (*Coula edulis* Baill.). Il s'agit d'un arbre à multiples usages (Walker & Sillans, 1995 ; Balogun & Fetuga, 1988 ; Bukola & Kola, 2008 ; Tamokou *et al.*, 2011) dont les graines très consommées par les populations locales rappellent, par leur goût, les fruits du noisetier commun (*Corylus avellana* L.) ou du châtaignier (*Castanea vulgaris* Mill.) des forêts européennes (Adriaens, 1951).

## 1.6 Questions de recherche, objectifs et structure de la thèse

L'amélioration des espèces sous-exploitées se situe aux confluences de l'ethnobotanique, de l'agronomie, de l'écologie, de la biologie reproductive, etc. Elle peut se résumer à l'étude des potentialités des espèces, à la compréhension de leurs usages traditionnels et à l'évaluation de leurs performances en vue d'une meilleure valorisation de ces espèces. Cela revient en outre à promouvoir leur place dans les agrosystèmes et donc à assurer la conservation *in situ* des ressources par le développement de leur utilisation (Lebot, 1996). S'intéresser à une espèce « mineure » suppose donc que l'on accepte de mener de front plusieurs disciplines et de combiner diverses investigations aux objectifs multiples.

Ce travail de recherche, entrepris depuis 2009, est une étude de l'évaluation de l'importance de la ressource pour les populations locales et les problèmes posés par sa conservation *ex situ*. Nous avons mis un accent particulier sur : (1) les niveaux de collecte de la ressource et ses perspectives commerciales, (2) l'écologie reproductive (phénologie, accroissement diamétrique, production fruitière, la régénération), (3) les mécanismes de dispersion et de prédation des fruits, et (4) le potentiel de multiplication de l'espèce. Nous tenterons ainsi d'apporter des éléments de réponse à la question

suivante : les performances et les potentialités de production de *Coula edulis* peuvent-elles, tout autant que celles des espèces « majeures », contribuer à la satisfaction des besoins alimentaires, culturels et économiques des populations gabonaises ?

Cette question principale renferme plusieurs interrogations sous-jacentes :

1. Quelles sont les quantités de fruits de *C. edulis* collectés par les communautés rurales ? Quelle est la contribution réelle et/ou potentielle de l'exploitation commerciale de *C. edulis* à l'économie des ménages ? Quels sont les acteurs intervenant dans la filière domestique de commercialisation des noisettes ? Ce PFNL a-t-il perdu, à l'échelle locale, son statut présumé de ressource « mineure » ? Comment tirer le meilleur parti de *Coula edulis* sans nuire à terme à son potentiel de reproduction ?
2. Comment expliquer qu'une espèce abondante en forêt et très appréciée par les différentes communautés africaines soit absente des terroirs villageois ?
3. Quel sont les rythmes de floraison et de fructification chez le noisetier d'Afrique ? Quelles sont les performances de production de l'espèce ? A partir de quel diamètre les premières fleurs sont observables ? Quel est le diamètre pour lequel la fructification est massive et régulière ? Quelles est la proportion de fruits récoltables (c'est-à-dire pourvus d'une amande comestible) ?
4. Quels sont les agents de dispersion/prédation de l'espèce ?
5. Le noisetier d'Afrique a-t-il des aptitudes à la multiplication végétative ? Quelle peut être la technique la mieux adaptée en milieu rural (en termes de simplicité et de coûts) pour la multiplication et l'intégration de l'espèce dans les systèmes agroforestiers ?

Le principal objectif de cette thèse est donc d'améliorer les connaissances biologiques de l'espèce *Coula edulis*. Il s'agit de comprendre le comportement du noisetier d'Afrique dans son habitat naturel par l'étude de son écologie reproductive afin de formuler des recommandations sur le mode de gestion et *in fine* de jeter les bases de sa domestication et de son intégration dans les systèmes agroforestiers locaux (agroforêts, jardins de case, jachères).

A cet effet, la démarche adoptée repose sur cinq objectifs spécifiques liés au questionnement précédent et correspondant chacun à un chapitre du présent travail. Quatre d'entre eux suivent le format des articles de revue (Introduction – Matériel et Méthodes- Résultats - Discussion- Références bibliographiques) et peuvent être lus indépendamment.

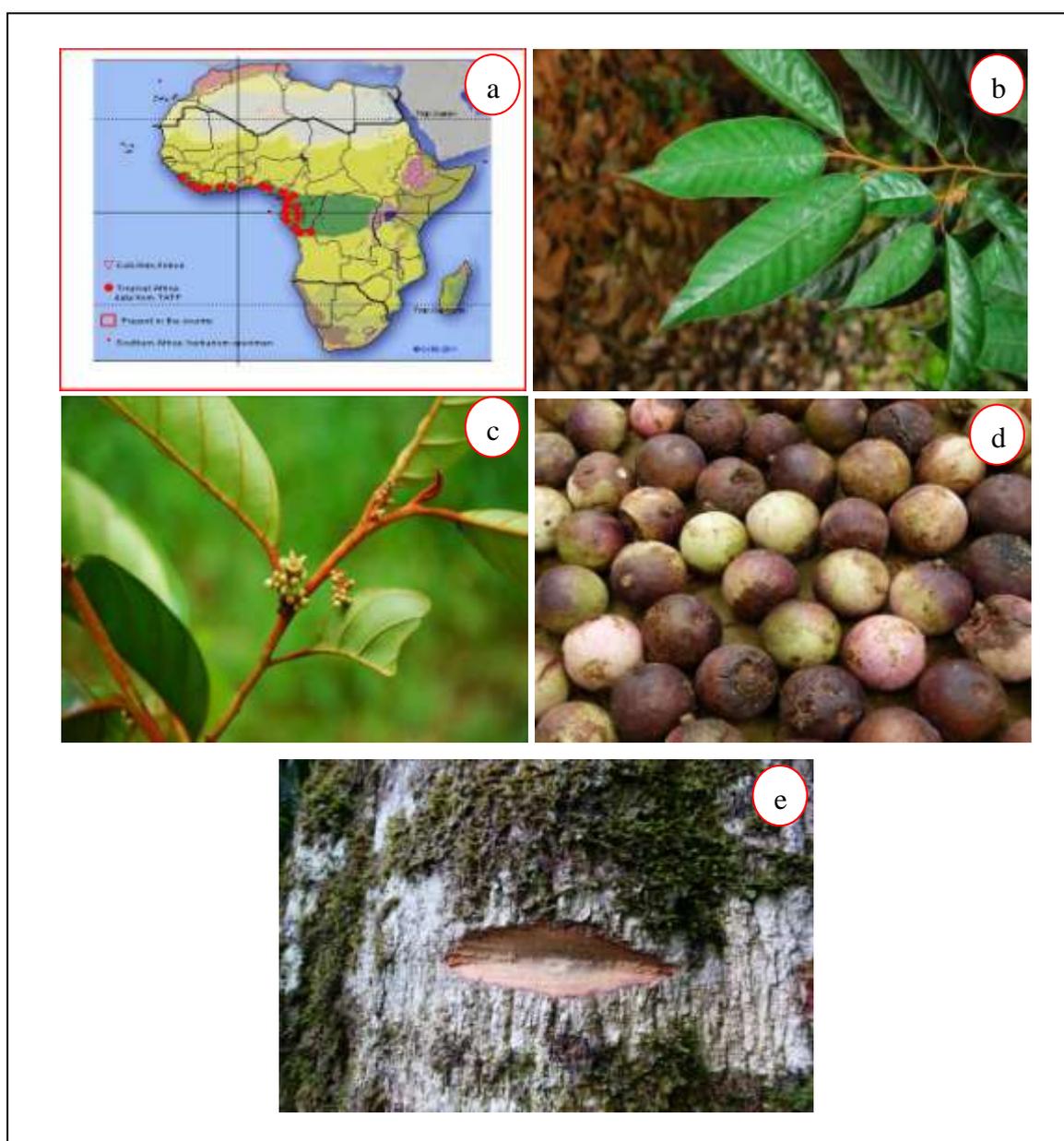
Faisant suite au présent Chapitre 1 (Introduction générale), le Chapitre 2 intitulé « *Le noisetier d'Afrique (Coula edulis Baill.). Un produit forestier non ligneux méconnu* », dresse l'état des connaissances actuelles sur *Coula edulis* en insistant sur les caractéristiques botaniques, les aspects ethnobotaniques et les tentatives de propagation de l'espèce. Cette analyse de la documentation fait aussi un bref rappel sur la notion dynamique de « Produits Forestiers Non Ligneux » (PFNL) et de son importance pour les populations d'Afrique Centrale. Il est publié dans le journal *Biotechnol. Agron. Soc. Environ.*, 2011 **15**(3) : 485-495.

- ✓ Dans le Chapitre 3 « *Importance de Coula edulis Baill. pour les populations du Sud-Est du Gabon : niveaux de prélèvement et potentiel économique de l'espèce* », nous avons (1) évalué les quantités de fruits récoltés et commercialisés par les ménages de quatre villages du Sud-Est du Gabon, (2) estimé la valeur de ce PFNL comme source de revenus pour les acteurs impliqués dans l'exploitation de la ressource et (3) vérifié si ce PFNL a perdu, à l'échelle locale, son statut présumé de ressource « mineure ». Sont également identifiés et caractérisés les acteurs intervenant dans la filière, en précisant le rôle joué par chacun d'entre eux. Le manuscrit est soumis et accepté par la revue *Tropicultura* (18 octobre 2013).
- ✓ Le Chapitre 4 « *Reproductive ecology of Coula edulis Baill.: source of a valuable non-timber forest product* », décrit non seulement les caractéristiques reproductives de l'espèce mais aussi les patrons de production des fruits entre années et entre individus. Les observations phénologiques ont permis de préciser (1) les diamètres minima de fertilité, de fructification et de fructification régulière et (2) les périodicités de reproduction, qui sont essentielles dans la mise en œuvre des orientations sylvicoles. Le manuscrit a été soumis et accepté par la revue *Tropical Ecology* (3<sup>rd</sup> issue of Vol. **55**, 2014).
- ✓ Dans le Chapitre 5 « *Dispersal and predation of the diaspores of Coula edulis Baill. in an evergreen forest of Gabon* », nous avons analysé la communauté des animaux diurnes et/ou nocturnes, responsables de la prédation et de la dispersion des graines de *C. edulis* au sol et avons cerné l'action des rongeurs (Muridae notamment) et des éléphants dans le devenir des fruits du noisetier du Gabon. L'article a permis d'avoir un aperçu de la frugivorie autour des semenciers *Coula* et de fournir une première explication à la faible régénération par semis observée en forêt. Le manuscrit a été accepté pour publication dans la revue *African Journal of Ecology* (doi: 10.1111/aje.12089).
- ✓ Le Chapitre 6 « *Potentiel de multiplication d'un PFNL méconnu, Coula edulis Baill. et implications pour sa domestication* », caractérise les modalités de germination de *C. edulis* en pépinière via divers prétraitements simples et accessibles aux populations rurales. Nous avons enfin réévalué le potentiel de multiplication végétative du noisetier par le biais du marcottage aérien. Le manuscrit a été soumis à la revue *Bois et Forêts des Tropiques*.

La thèse se termine par une conclusion générale (Chapitre 7) qui donne une synthèse des informations majeures tirées des différents articles. Des propositions sont finalement formulées en termes de gestion et de conservation de l'espèce et de perspectives pour orienter de futures études.

## Chapitre 2. Synthèse bibliographique

Le chapitre précédent (Chapitre 1) a constitué notre cadre théorique. Nous y présentons le contexte conceptuel dans lequel s'insère cette étude autour des notions fondamentales suivantes : phénologie, dispersion/prédation, germination, croissance, production fruitière, agroforêts, jardins de case, etc. Le présent chapitre (Chapitre 2) dresse l'état des connaissances sur *Coula edulis*. Cette revue de la littérature fait aussi un bref rappel sur le concept de « Produits Forestiers Non Ligneux » (PFNL) et de son importance pour les populations d'Afrique Centrale.



**Planche 1.** (a) Carte de distribution de *Coula edulis* (source: [www.ville-ge.ch/musinfo/bd/cjb/africa/details](http://www.ville-ge.ch/musinfo/bd/cjb/africa/details)), (b) feuilles, (c) rameau de fleurs, (d) fruits, et (e) tranche (Photos Q. Meunier & C. Moumbogou).

## **2. Le noisetier d'Afrique (*Coula edulis* Baill.). Un produit forestier non ligneux méconnu (Article 1).**

---

Moupela Christian, Vermeulen Cédric, Daïnou Kasso, Doucet Jean-Louis.

*Biotechnol. Agron. Soc. Environ.*, accepté.

### **Résumé:**

Les produits forestiers non ligneux (PFNL) représentent un enjeu alimentaire, culturel et économique considérable pour les populations d'Afrique Centrale. Beaucoup d'espèces produisant des PFNL restent cependant scientifiquement peu étudiées, à l'instar de *Coula edulis*. Les connaissances encore fragmentaires montrent que les fruits de cette espèce à usages multiples sont régulièrement consommés et commercialisés par différents groupes ethniques. La culture de *Coula edulis* est pourtant très limitée, notamment à cause du faible taux de germination de ses graines. Son bois, renommé pour sa résistance aux termites, est utilisé localement comme matériau de construction. Les recherches sur les propriétés mécaniques du bois ont confirmé ses potentialités technologiques qui pourraient conduire à revendiquer pour cette espèce une place de choix parmi les essences commerciales. Mieux connus, les potentiels de *Coula edulis* pourraient permettre d'envisager une gestion durable conciliant exploitation du bois et production alimentaire.

**Mots clés:** Noisetier d'Afrique, PFNL, Afrique Centrale, usages, *Coula edulis*.

## Introduction

En Afrique, les produits forestiers non ligneux (PFNL) ont, depuis des siècles, joué un rôle alimentaire et commercial important. Ils contribuent encore aujourd'hui à la réduction de la pauvreté et à la sécurité alimentaire de populations forestières et péri-forestières d'Afrique Centrale. En effet, de nombreux végétaux extraits des milieux naturels complètent utilement les productions agricoles. Comme le souligne Bahuchet (2000), les communautés rurales africaines possèdent d'excellentes connaissances traditionnelles sur la valeur et les propriétés de nombreuses espèces végétales encore sous-utilisées.

Ce sont les plantes sauvages ou cultivées dont le potentiel utilitaire a été peu exploité commercialement, mais qui constituent un support de survie économique et alimentaire pour les populations locales (Gandari, 2008). Ces ressources sous-utilisées comprennent des légumes africains traditionnels (par exemple, *Cleome gynandra* L., *Solanum tarderemotum* Bitt...), des plantes médicinales (*Tabernanthe iboga* Baill., *Artemisia afra* Jacq...), des oléagineux (*Schinziophyton rautanenii* Sch., *Allanblackia floribunda* Oliv...). Le manque d'informations scientifiques et techniques (distribution, écologie, utilisations, domestication, amélioration des productions, récolte, transformation et perspectives commerciales) sur ces ressources négligées est sans doute la plus grande contrainte à leur valorisation (Zohoun *et al.*, 2002). Toutefois, depuis quelques années, certaines espèces comme *Gnetum africanum* Viz., *Adansonia digitata* L., *Moringa oleifera* Lam. *Vitellaria paradoxa* Gaertn., *Baillonella toxisperma* Pierre connaissent un regain d'intérêt. On se rend mieux compte aujourd'hui de leur contribution à l'économie des ménages et à la sécurité alimentaire, aux économies nationales et à certains objectifs écologiques comme la conservation de la diversité biologique (FAO, 2010).

La présente synthèse bibliographique ambitionne de dresser l'état des connaissances sur une de ces espèces méconnues : le noisetier d'Afrique (*Coula edulis* Baill.). La première partie sera relative à la notion de produit forestier non ligneux et à son importance pour les populations d'Afrique Centrale. La biologie du noisetier d'Afrique sera ensuite traitée, en insistant sur ses caractéristiques botaniques et écologiques. Les tentatives de propagation de *Coula edulis* seront abordées puis les aspects ethnobotaniques de l'espèce seront passés en revue, en exposant notamment les usages multiples de cette essence. Enfin, quelques perspectives de recherche seront identifiées dans l'optique d'une meilleure valorisation de l'espèce.

### 2.1 La notion de produits forestiers non ligneux (PFNL)

« Les PFNL désignent toute ressource biologique, et tout service marchand, excepté toutes les formes de bois d'œuvre, issus de la forêt ou de tout autre écosystème ayant des fonctions similaires »

(Chandrasekharan, 1995). Pour Turgeon (2003), les PFNL regroupent l'ensemble des produits forestiers autres que la matière ligneuse traditionnellement utilisée dans l'industrie de la transformation pour le bois d'œuvre ou la pâte à papier. Cette définition laisse sous-entendre que diverses espèces de bois d'œuvre fournissent également des PFNL. Des terminologies plus simples ont également été proposées par d'autres auteurs dont Drainville (1996) qui suggère « ressources forestières non traditionnelles » ou Andel (2006) qui avance les expressions « produits non ligneux des arbres » ou encore « produits agroforestiers ». Cependant, la définition de la FAO (1999) est sans doute la plus complète : « *les PFNL sont des produits d'origine biologique, autres que le bois, dérivés des forêts, d'autres terres boisées et d'arbres hors forêts. Les PFNL peuvent être récoltés dans la nature, ou produits dans des plantations forestières ou des périmètres d'agroforesterie, ou par des arbres hors forêt. Leurs usages sont variés : nourriture et additifs alimentaires (noix comestibles, sève, champignons, fruits, herbes, épices et condiments, plantes aromatiques, viande de gibier), fibres (utilisées dans la construction, les meubles, l'habillement ou les ustensiles), résines, gommes, et produits végétaux et animaux utilisés pour des buts médicaux, cosmétiques ou culturels* ». Pour leur part, Wong *et al.* (2001) résument la situation en ces termes : un élément clé dans les définitions de PFNL est qu'elles excluent le bois d'œuvre et le bois de feu, et que le produit, bénéfice ou service, doit provenir d'une forêt, ou d'un arbre sur des terres non forestières. Au cœur du concept, il y a l'idée que le produit présente un intérêt d'utilisation pour la société humaine. En tant que telle, toute partie de n'importe quelle plante ou animal, récoltée pour être utilisée, peut être décrite comme un PFNL. Dans le cadre de cette synthèse, nous nous limiterons aux PFNL d'origine végétale, champignons exclus.

Depuis toujours, l'homme utilise et consomme des produits forestiers non ligneux. Désignés autrefois comme « *produits de cueillette* » ou « *produits mineurs* », les PFNL représentaient toutes ressources végétales qui n'étaient pas essentielles à l'économie européenne, excepté quelques PFNL destinés à l'industrie (gomme arabique, caoutchouc, résine, ivoire). Actuellement leur importance socio-économique est unanimement reconnue, particulièrement dans les pays couverts de forêts. D'après l'Organisation Mondiale de la Santé, les plantes "sauvages" participent à la satisfaction des besoins en matière de santé et d'alimentation de 80% des personnes qui vivent dans les pays en développement (Andel, 2006). A l'échelle planétaire, la FAO (2004a) précise que 1,6 milliard de personnes dépendent des ressources forestières pour vivre et que 1,2 milliard d'entre elles, vivant dans les pays en développement, utilisent ou exploitent les arbres pour l'alimentation ou la commercialisation. Au plan régional, le même organisme estime que 1,5 million de Brésiliens d'Amazonie tirent une partie de leurs revenus des PFNL. En Afrique Centrale, 86 millions de personnes vivent à l'intérieur ou à proximité des forêts tropicales et comptent sur les ressources naturelles pour une partie non négligeable de leur alimentation (Eba'a Atyi *et al.*, 2008). D'autres chiffres illustrent l'importance locale que présentent parfois les PFNL : en Inde, on évalue à 50 millions le nombre de personnes vivant essentiellement de PFNL (Poffenberger, 1996). Zohoun *et al.*

(2002) rapportent que la commercialisation de quatre principaux PFNL de la zone forestière du Bénin (*Vitellaria paradoxa*, *Irvingia gabonensis* Lecomte, *Cola acuminata* Schott et *Ricinus communis* Ludw.) a généré un revenu d'au moins 2 milliards de Francs CFA pour seulement la moitié de l'année 1998. Ils estiment aussi que plus de 3.200 commerçants sont engagés dans la distribution des PFNL. Dans la région forestière du sud du Ghana, Townson (1995) a estimé que 258.000 personnes, soit 20% de la population économiquement active gagnent une partie de leurs revenus grâce aux PFNL. D'autres PFNL africains font l'objet d'une commercialisation internationale d'importance, tel est le cas du *Prunus africana* Hook., seul remède connu du cancer de la prostate (Wong *et al.*, 2001), du beurre de karité (*Vitellaria paradoxa*), l'« or vert pour les femmes du sahel » (Andel, 2006), ou encore de *Jatropha curcas* L., biocarburant d'avenir (FAO, 2008).

## 2.2 Importance des PFNL pour les pays d'Afrique Centrale

L'importance alimentaire, culturelle et commerciale des PFNL pour les peuples d'Afrique Centrale est largement documentée depuis les deux dernières décennies. On citera à titre d'exemples les travaux de Hladik *et al.* (1996), Vivien *et al.* (1996), Tchatat (1999), Merigini (2005), Mbolo (2006), Tabuna (2007). Les PFNL représentent aux yeux des populations locales la manifestation la plus évidente de la valeur de la forêt. Ils leur sont en effet utiles d'un double point de vue : ils constituent une source de revenus et sont pourvoyeurs de nombreux produits entrant dans l'alimentation, la pharmacopée, la construction, l'artisanat. Selon Noubissie *et al.* (2008), la relation entre les peuples des forêts d'Afrique Centrale (Pygmées et Bantu) et les écosystèmes forestiers est de l'ordre du mystique et fait partie intégrante de leurs cultures.

La contribution des PFNL aux économies nationales des pays d'Afrique Centrale ne serait pas négligeable non plus. Tabuna (1999) estime qu'en 1997 le marché des PFNL d'Afrique Centrale en direction de certains pays occidentaux (Royaume Uni, France, Portugal, Belgique et Espagne) représentait 3.475 tonnes/an et un chiffre d'affaire annuel équivalent à 96 millions \$US. Selon ce même auteur, l'exportation annuelle des feuilles de *Gnetum sp.* vers la France et la Belgique dépassait 100 tonnes pour une valeur marchande de plus de 3,07 millions \$US. En 1998, l'exportation des écorces de *Prunus africana* vers l'Europe et l'Amérique du Nord a rapporté 700.000 \$US au Cameroun et 200 millions \$US aux industries pharmaceutiques du nord (Lesley *et al.*, 2001). Si des débouchés internationaux existent pour certains PFNL (gomme arabique, caoutchouc, ivoire...) depuis la période coloniale, les marchés locaux sont beaucoup plus anciens et diversifiés (Tabuna, 1999; Tchatat, 1999). Les PFNL s'insèrent donc dans le gradient des systèmes économiques allant de l'autoconsommation au commerce international, en passant par l'approvisionnement des marchés locaux et régionaux. Mais Lescure (1996) montre que les communautés locales utilisent à des degrés divers près d'un millier d'espèces végétales et que seules quelques unes d'entre elles sont commercialisées.

A l'heure actuelle, plus de 150 PFNL d'origines animale et végétale feraient l'objet de commerce dans les différents marchés d'Afrique Centrale (FAO, 2002). Toutefois, Tabuna (2007) en a identifié seulement six d'origine végétale qui font l'objet d'une large commercialisation en Afrique Centrale : la noix de cola (*Cola nitida* Chev. et *Cola acuminata* Schott), les amandes d'*Irvingia gabonensis*, les feuilles de la liane *Gnetum africanum*, la sève du palmier *Elaeis guineensis* Jacq., les graines de *Ricinodendron heudelotii* Baill. et les fruits de *Dacryodes edulis* Lam. Mbolo (2006) constate cependant que l'exploitation et la commercialisation des PFNL telles qu'elles se déroulent en Afrique Centrale demeurent pour certains comme une stratégie pour accroître leurs revenus et non une garantie de gestion durable des PFNL ou de promotion des pratiques agroforestières.

Les PFNL sont soumis à une pression sans cesse croissante. Au Cameroun, Nlend (2007) note que la monétarisation pousse les cueilleuses du *Gnetum africanum* à adopter un « comportement frénétique » de prélèvement. Kimpouni (2001) mentionne que le palmier à huile, par son rôle de producteur de vin de palme, se raréfie fortement localement. La méthode d'extraction de la sève qui consiste à couper ou déraciner préalablement le stipe, cause de graves dégâts aux populations de palmiers à huile (*Elaeis guineensis*), contrairement à la méthode qui consiste à pratiquer une incision d'un bourgeon terminal ou axillaire de l'arbre sur pied, et peut maintenir l'arbre en vie. Cette exploitation à la « hache » s'applique à d'autres espèces comme les *Garcinia spp.* dont les racines, l'écorce et les fruits sont systématiquement prélevés pour être utilisés dans la fermentation du vin de palme (Vermeulen *et al.*, 2001). Si les collecteurs sont généralement de bons observateurs de la nature et potentiellement de bons gestionnaires des ressources, ils sont avant tout des producteurs pauvres, à l'affût du moindre revenu, vivant, dans le court terme (Lescure, 1996). Et cet état de pauvreté et la nécessité de survie favorisent systématiquement l'exploitation prédatrice des ressources. D'autre part, Evans (1996) rapporte que la quantité de PFNL commercialisés croît sans cesse dans le cadre d'une économie informelle et délicate à appréhender. Pourtant beaucoup d'auteurs (Wong *et al.*, 2001 ; Zohoun *et al.*, 2002 ; Mbolo, 2006 ; Tchataat *et al.*, 2006) voient les PFNL comme une possibilité de revaloriser l'économie des petites communautés rurales.

Une meilleure organisation et structuration des filières de commercialisation des PFNL pourraient être bénéfiques non seulement pour les commerçants, mais aussi pour les récoltants. Selon Eisbrenner (2003), le défi pour le développement des PFNL est d'arriver à une viabilité financière (quantité et qualité) et à une durabilité écologique. Pour cela, il faut éviter la « ruée vers l'or » et examiner avec soin ce qui pourrait non seulement inciter financièrement les exploitants à gérer les ressources en PFNL de façon durable (facteurs fonciers et institutionnels, accès au crédit...). Il faut aussi s'assurer que les exigences commerciales seront satisfaites (en termes de quantité, de qualité, de délais...). A cet égard, l'intensification de la gestion des espèces productrices des PFNL et la promotion de leur

domestication pourraient constituer des options prometteuses pour augmenter le revenu des ménages, tout en protégeant ces ressources forestières d'une exploitation intensive (FAO, 2010).

Jusqu'à une date très récente, la recherche a concentré ses investigations sur quelques produits forestiers non ligneux d'Afrique Centrale jugés d'une « grande importance », du point de vue commercial et usuel : *Baillonella toxisperma*, *Gnetum africanum*, *Laccosperma macrocarpa* Mann.& Wendl., *Dacryodes edulis*, *Garcinia lucida* Vesque, *Garcinia kola* Heckel, *Ricinodendron heudelotii* Baill., *Prunus africana*, *Pausinystalia johimbe* Schum., *Irvingia gabonensis*, *Cola nitida*, *Cola acuminata*, *Tabermanthe iboga*, *Megaphrynium sp.* Schum. (Tchatat, 1999 ; FAO, 2002). La recherche s'est également penchée sur les essences de bois d'œuvre susceptibles de fournir des PFNL, comme dans le cas du sapelli (*Entandrophragma cylindricum* Sprague), du tali (*Erythroleum suaveolens* Guill. & Perr.), de l'ayous (*Triplochiton scleroxylon* Schum.) (FAO, 2004b). Selon Gandari (2008), à côté de ces produits qualifiés de « grande valeur », il existe cependant un nombre important d'espèces de plantes sauvages dont le potentiel utilitaire n'a pas été suffisamment exploré et qui présentent pourtant un attrait économique et alimentaire pour les populations locales. Tel est le cas de *Coula edulis* dont les graines très appréciées par les populations locales rappellent, par leur goût, les fruits du noisetier commun (*Corylus avellana* L.) ou du châtaignier (*Castanea vulgaris* Mill.) des forêts européennes (Adriaens, 1951 ; Busson, 1965). Dans son aire naturelle, ses fruits vendus sur les marchés installés le long des routes jouent un rôle non négligeable dans l'économie locale (Schnell, 1957 ; Bonnéhin, 2000 ; Bukola *et al.*, 2008 ; Kouamé *et al.*, 2008). Cette essence est une illustration de ce que Leakey (1994) qualifie d'espèces ligneuses « au bois dormant » dont il faut découvrir le vrai potentiel.

## 2.3 Etat des connaissances sur *Coula edulis*

### 2.3.1 Distribution et densité

*Coula edulis* est largement répartie dans la zone forestière de l'Afrique occidentale et centrale depuis la Sierra Leone jusqu'en République Démocratique du Congo (Vivien *et al.*, 1996). Elle appartient, selon White (1983), à la phytochorie du domaine guinéo-congolais.

Les nombreuses appellations vernaculaires (Adriaens, 1951 ; Walker *et al.*, 1995 ; Villiers, 1973 ; Téké *et al.*, 2005 ; Bukola *et al.*, 2008) qui désignent *Coula edulis* - en Côte d'Ivoire, au Nigeria, au Cameroun, au Gabon, au Congo et en République Démocratique du Congo - témoignent tout à la fois de l'étendue de son aire de répartition et de son importance pour les populations locales d'Afrique de l'ouest et centrale.

Cette espèce est relativement abondante et grégaire. Selon Hawthorne (1995), au Ghana, les densités peuvent atteindre 2.000 tiges/ha (dhp > 5 cm). En zone *Bakola* du Sud-Ouest du Cameroun, la présence de petits bosquets de noisetiers (*Mangumo* ou *Namangumo*) a inspiré des toponymes

(*Minkuebuya* ou *Nambwaneni*) que portent plusieurs campements résidentiels (*Mboga*) et certaines portions de forêt (Loung, 1996). Dans la forêt de Nsork en Guinée Equatoriale, Senterre *et al.* (2001) ont estimé à 6,3 pieds/ha la densité des tiges de diamètre compris entre 10 et 30 cm, et à 4,4 pieds/ha celles ayant plus de 30 cm de diamètre.

### 2.3.2 Description

*Coula edulis* Baill. est un arbre de la famille des Olacacées. Le genre *Coula* est monospécifique et proche du genre *Ochanostrachys* d'Asie tropicale et du genre *Minquartia* d'Amérique du Sud (Keay *et al.*, 1964). La description de *Coula edulis* s'inspire des travaux botaniques de Louis *et al.* (1948), d'Adriaens (1951), d'Aubréville (1959), d'Adam (1971), de Villiers (1973) et de Vivien *et al.* (1996).

C'est un arbre moyen de l'étage inférieur de la forêt et du sous-bois, atteignant 30 m de hauteur. Le fût, à empattement ou cannelé à la base, est souvent tortueux, irrégulier ; il est souvent ramifié dès 3 ou 4 mètres du sol. Le diamètre peut occasionnellement atteindre un mètre. L'écorce grise, épaisse d'un centimètre, est fendillée et s'exfolie en plaques épaisses souvent rectangulaires ; la tranche est fibreuse, cassante, brun-jaune et exsude de très fines gouttelettes blanches surtout chez les jeunes arbres car l'arbre comporte, dans l'écorce et les feuilles, des lacunes résinifères schizogènes et des canaux laticifères. La cime est très branchue, très feuillue, à couvert épais. *Coula edulis* est une espèce dont les arbres se développent selon le modèle architectural de Roux : les ramifications plagiotropes (branches horizontales) apparaissent de manière continue à chaque nœud du tronc. Les feuilles persistantes sont alternes, simples (10-25 x 4-10 cm), à limbe glabre vert brillant dessus et à poils roux dessous, acuminées, à nervure médiane et secondaires (10-13 paires) proéminentes à la face inférieure. Le pétiole est long de 1-3 cm. Les jeunes feuilles et les jeunes rameaux sont couverts d'une fine pilosité couleur rouille, constituée par des poils étoilés qui disparaissent chez les feuilles adultes. Les inflorescences se présentent en grappes axillaires multiformes, longues de 2-7 cm. Le pédicelle est long de 2 mm environ, court, épais, pubescent et roux et se situe à l'aisselle d'une bractée. Les fleurs (4-)5(-6)-mères, sont hermaphrodites, blanc-jaunâtre ou légèrement rougeâtres (2-5 mm). Les sépales sont soudés en cupule à bord supérieur ondulé, à pubescence rousse externe. Les pétales sont libres, dressés ou réfractés exserts, valvaires, pubescents extérieurement. Les étamines 4 fois plus nombreuses que les pétales, sont réparties en 4 cycles ; le filet est plus ou moins fortement appliqué dans les cannelures de la face interne des pétales, de forme et de taille variables ; l'anthère contient 2 loges à fentes de déhiscence latérales. Le style est court, de forme conique terminé par un stigmate trilobé. Les fruits sont des drupes globuleuses ou ellipsoïdes, glabres (de 3,5 à 5 cm de diamètre), vert-jaunâtre à maturité, pesant en moyenne 35 g. Le noyau de forme arrondie est fait d'un endocarpe dur, brun et épais (diamètre 2-3,5 cm), couvert de petites saillies; dans trois directions, à partir du sommet, il présente un fort épaissement. L'amande est unique, sphérique (diamètre 1,5-2,5 cm), huileuse, blanche et pèse 10-15 g.

### 2.3.3 Ecologie et dynamique de *Coula edulis*

#### ✓ *Ecologie*

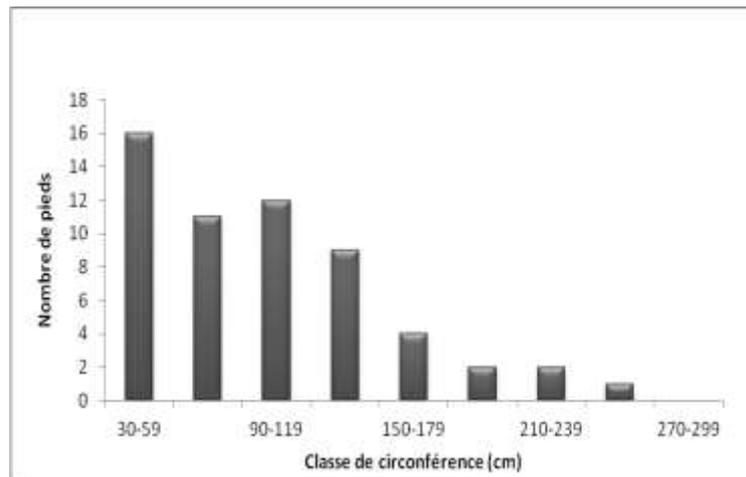
*Coula edulis* semble inféodé à la forêt dense humide sempervirente d'Afrique de l'Ouest et Centrale (Vivien *et al.*, 1996) avec une présence, parfois signalée, dans les peuplements semi-décidus. Il est souvent grégaire (Aubréville, 1959 ; De La Mensbrugge, 1966). *Coula edulis* semble en outre préférer les terrains argileux et les habitats très humides des forêts sempervirentes humides jusqu'à 700 m d'altitude (Sosef *et al.*, 2004). Adam (1971) signale que le noisetier se rencontre parfois dans les zones montagneuses à fortes précipitations, mais sans en préciser l'altitude.

#### ✓ *Phénologie*

La période principale de floraison se situe en grande saison sèche: de juin à août en Côte d'Ivoire et au Cameroun et de mai à août au Gabon. La maturation des fruits a lieu en saison des pluies, de novembre à mars en Côte d'Ivoire, de septembre à décembre au Cameroun et de janvier à avril au Gabon (Aubréville, 1959 ; Villiers, 1973 ; Hecketsweiler, 1992). Loung (1996) note qu'ordinairement au Cameroun, environ 2/5 des arbres adultes fructifient. Quelques pieds se distinguent soit par leur production abondante, pratiquement sans amandes avortées, soit par la grosseur exceptionnelle de leurs drupes, avec un diamètre dépassant la dimension habituelle de 3 à 3,5 cm (Loung, 1996). Les phases de croissance, les périodes de la feuillaison et de la défeuillaison, l'âge de la première floraison et de la première fructification sont mal connus, tout comme le temps séparant la fécondation de la maturation des fruits.

#### ✓ *Régénération naturelle de *Coula edulis**

La structure des populations de *Coula edulis* au Gabon s'apparente à une exponentielle décroissante (figure 1). La densité élevée des tiges de faibles circonférences augure - *a priori* - d'une régénération régulière et suffisante qui pourrait s'expliquer de deux manières. Premièrement, *Coula edulis* a la capacité de produire des rejets quand le tronc principal est dépérissant (Alexandre, 1979), ce qui assure à l'espèce de fortes densités en forêt naturelle (Klerk, 1991).



**Figure 1.** Structure des populations de *Coula edulis* au Gabon sur 10 ha (d'après Doucet *et al.*, 1996).

Deuxièmement, elle est dispersée par zoochorie. Bien que de nombreuses germinations dans les crottins d'éléphants (*Loxodonta africana cyclotis*) aient été signalées dès les années 1930 (Gautier-Hion, 2003), Alexandre (1979) fut le premier à étudier, en forêt de Taï (Côte d'Ivoire) le rôle disséminateur de l'éléphant. Dans les crottins, il identifia les graines de 37 espèces d'arbres parmi lesquelles *Coula edulis*. Selon Bonnèhin (2000), l'éléphant serait d'ailleurs le principal disséminateur des graines : les fruits frais sont avalés entier puis, après digestion de la pulpe, les graines sont rejetées dans les fèces. Au contraire, White (1992) et White *et al.* (1996) estiment que l'éléphant serait plutôt un prédateur de *Coula edulis* dans la mesure où il détruit les graines en les écrasant entre ses dents avant de les avaler. Ce qui serait confirmé par Voorhoeve (1965) qui indique que la régénération naturelle par graine semble très rare chez cette espèce et par le fait que des plantules ont été rarement observées en forêt, malgré une fructification abondante (Klerk, 1991 ; Miquel, 1987).

Les ongulés semblent jouer un rôle mineur dans la dispersion des graines (Lazure *et al.*, 2006 ; White *et al.*, 1996). Les potamochères seraient, en revanche, les principaux prédateurs des fruits de *Coula edulis* en s'attaquant aux graines au sol (White *et al.*, 1996). Bonnèhin (2000) souligne que dans le Parc National de Taï et dans le Sud-ouest de la Côte d'Ivoire, les noix de *Coula edulis* sont consommées par de nombreux animaux, dont les rongeurs et les chimpanzés (*Pan troglodytes verus*). Gautier-Hion *et al.* (1985) affirment que les écureuils sont prédateurs de graines du noisetier d'Afrique.

#### ✓ Germination de *Coula edulis*

Les auteurs (De La Mensbrugge, 1966 ; Ng, 1978 ; Alexandre, 1979 ; Miquel, 1987 ; Bonnèhin, 2000) qui se sont intéressés à la propagation du noisetier d'Afrique signalent que sa germination est très lente et très échelonnée (3-24 mois) avec un taux de germination jugé très faible (10-20%). Ceci s'expliquerait par le fait que l'endocarpe est extrêmement dur et épais (6 mm environ) et donc par l'existence d'une dormance mécanique. Les travaux de Bonnèhin (2000) montrent que le traitement

des graines à l'eau chaude, pendant 15 minutes, puis refroidies n'apporte aucune amélioration. Les traitements à l'acide testés se sont avérés inadaptés car ils ont déclenché une lyse de l'amande. La difficulté de germination serait l'une des principales causes de son absence des systèmes agroforestiers locaux (Bonnéhin, 2000). En fait, la germination *Coula edulis* est de type « Durian ». Celle-ci se caractérise par une sortie en crosse de l'hypocotyle après une ouverture par 2 ou 3 fentes de la coque lignifiée. Pendant ce temps, l'apex de la plantule et les cotylédons foliacés sont encore enfermés dans l'albumen et n'en sortent qu'au bout de 2 à 3 mois (De La Mensbrugge, 1966). Une telle germination a été qualifiée par Ng (1978) de suicidaire et de négativement sélective. En effet, les plantules sont fréquemment sujettes à la pourriture de la tigelle du fait que les cotylédons et l'épicotyle restent longtemps enveloppés dans l'albumen après la germination (Bonnéhin, 2000 ; Miquel, 1987). De plus, Bonnéhin (2000) a montré dans ses essais que les boutures et les marcottes développaient des cals sans jamais initier de racine, ce qui l'a amenée à considérer *Coula edulis* comme inapte à ce type de reproduction.

Ces informations parfois contradictoires et le manque de connaissances sur les exigences écologiques de *Coula edulis* montrent l'importance de déterminer les facteurs externes qui conditionnent sa régénération végétative et sexuée.

#### 2.3.4 *Coula edulis*, un aliment de qualité

Le noisetier d'Afrique est un arbre à usages multiples qui, pour les qualités nutritives de ses graines, figure parmi les plantes alimentaires des populations locales. Quelle que soit l'ethnie considérée, *Coula edulis* est une espèce fruitière des plus importantes, ce que confirment les enquêtes ethnobotaniques menées dans la réserve du Dja (Cameroun) auprès de trois ethnies (*Badjoué*, *Bulu* et les Pygmées *Baka*) (Betti *et al.*, 1998), celles de Kouamé *et al.* (2008) chez les *Bété* de la région du Fromager (centre-ouest de la Côte-d'Ivoire) et celles de Kimpouni (2001) chez les *Mboko*, *Kota* et *Mongon* de la forêt de Lossi du Congo.

Les graines contiennent une amande qui donne une huile jaune, inodore, de saveur suave (Louis *et al.*, 1948 ; Adriaens, 1951 ; Busson, 1965 ; Tchiegang *et al.*, 1998). Sa teneur en acide oléique oscille entre 87,1 et 88,7% de la teneur totale en acides gras. L'amande fournit des protéines, du calcium et des vitamines. Cependant, Adriaens (1951) indique que la production d'une telle huile n'est pas économiquement rentable, puisque la graine ne fournit qu'environ 7% d'huile (Tableau 1). Vivien *et al.* (1996) signalent que les tourteaux sont d'excellente qualité pour l'alimentation du bétail et renferment de 12 à 17% de protéines.

**Tableau 1.** Données analytiques de la composition de la graine de *Coula edulis* suivant les sources, adaptées d'Adriaens (1951) et de Busson (1965).

Caractéristiques	Adriaens (1951)		Busson (1965)
	République du Congo	R.D.C	Côte d'Ivoire
<b>Composition de la graine</b> (produit sec, en g par 100g)			
Cellulose	-	-	2,4
Extrait éthéré	-	-	25,8
Glucides	-	-	60,4
Insolubilité formique	-	-	9,6
Protides	-	-	9,3
Cendres	-	-	2,1
Minéraux: Ca et P	-	-	0,18 et 0,27
Teneur en huile de la graine	7,05	7,2	-
<b>Caractères physiques et chimiques de la graine</b>			
Poids spécifique à 15, 16, 78°C	0,91	0,89	0,91
Indice de réfraction à 20°C	-	1,46	1,46
Indice d'iode	-	86	85
Indice d'acidité	-	20,3	-
Indice de saponification	-	189,5	1,1
Indice d'acétylé	-	11	-
<b>Acides gras</b> (en % des acides gras totaux)			
Acide palmitique (acide hexadécanoïque 16:0)	-	1,6	2,5
Acide oléique (acide octadécène 9c oïque-18:1Δ9c)	-	87,1	88,7
Acide linoléique (acide octadécadien 9c, 12c oïque-18 :2Δ9c 12c)	-	6,7	8,8
<b>Composition du tourtereau d'amande</b>			
Matières minérales	2,36	-	-
Matières azotées	16,25	-	-
Sucres	10,19	-	-
Matières amylacées	22,34	-	-
Cellulose	52,42	-	-

Pendant la période de chute des fruits, les Pygmées du Sud-Ouest du Cameroun (*Baka*, *Bakola* et *Medzan*) effectuent des tournées quotidiennes pour en ramasser aux alentours du campement résidentiel ou des campements de chasse (Loung, 1996). Le même auteur ajoute qu'en 1984 chacun des cinq ménages Pygmées enquêtés pendant la période de fructification a rapporté en moyenne 190 kg de fruits de *Coula edulis*. Une partie des amandes rapportées au campement se consomme crue ; l'autre se prépare en « *bumbo* », à savoir grillée, écrasée et cuite après emballage dans les feuilles de Marantacées ou de bananier. Cette pâte se mange plus aisément que les amandes crues et constitue une collation consistante.

Vivien *et al.* (1996) rapportent qu'en pays *Bassa* au Cameroun, une recette traditionnelle appelée « *koga komol* » est concoctée à partir de *Coula edulis* : les fruits sont dépulpés, les noix sont mises à bouillir pour faciliter l'extraction de l'amande ou mises à sécher à l'extérieur au soleil ou à l'intérieur sur sol cimenté et dès que l'amande se rétracte dans la noix, on l'extrait. L'amande est ensuite trempée dans l'eau froide puis écrasée en rajoutant un peu d'eau et d'huile de palme pour ramollir la pâte. Cette dernière est enveloppée dans des feuilles de bananier (*Musa sp.*) passées au feu. Les « boules » de pâte sont cuites à l'eau pendant 20-30 minutes, puis mises sur claies dans la cuisine. Elles peuvent être conservées 1 à 2 semaines. Les graines mériteraient d'être utilisées en confiserie, chocolaterie ou pâtisserie (Vivien *et al.*, 1996).

### 2.3.5 Les autres usages de *Coula edulis*

Il convient de mentionner ici que divers auteurs n'ont fait que répertorier les propriétés de *Coula edulis*, sans préciser auprès de quelles populations autochtones l'information a été recueillie. Dans la pharmacopée traditionnelle en Côte d'Ivoire, l'écorce de *Coula* est utilisée en décoction pour la purgation ou comme lavement et contre les douleurs lombaires ou maux de reins (Téké *et al.*, 2005). Au Gabon, *Coula edulis* est utilisé en médecine traditionnelle pour les pratiques religieuses et pour son bois (Walker *et al.*, 1995). Comme plante médicinale, *Coula edulis* intervient dans le traitement des maladies "du sang", des organes génito-urinaires, de l'appareil digestif et contre des lésions traumatiques. Il est aussi utilisé contre l'anémie, la stérilité, les diarrhées, les ulcères, les blessures et les plaies. Bukola *et al.* (2008) ont montré que les extraits éthanoliques des feuilles, de l'écorce, des racines et des fruits ont des effets inhibiteurs sur les microorganismes comme *Pseudomonas aeruginosa*, *Staphylococcus aureus* et *Candida albicans*. Sur le plan religieux, Le Roy, en 1944, affirmait que la noix de *nkula* (*Coula*) joue un rôle rituel chez les Pygmées (ethnie non précisée). Téké *et al.* (2005) avancent que dans les coutumes de certaines ethnies (non précisées) de Côte d'Ivoire, l'arbre *Coula edulis* servait à protéger les membres d'une famille « de certaines attaques » maléfiques des sorciers du village.

Le bois, recherché par les populations locales pour sa longévité, sert à faire du charbon de forge et entre aussi dans la construction des cases comme poteaux ou liteaux (Tchatat, 1999). C'est le cas des deux extrémités du « *Mbandja* » ou case du « *Bwiti* » (société secrète des Mitsogo du Gabon) qui sont souvent soutenues par des colonnettes sculptées dans du bois de *Coula edulis* (Walker *et al.*, 1995). « *Sratu* », l'un des noms locaux de *Coula edulis* dans l'Ouest et le Sud-ouest ivoiriens signifie arbre ou bois du grenier, car il fournit les piliers-supports des cases à greniers (Bonnéhin, 2000).

L'utilisation du bois de *Coula edulis* comme bois d'œuvre est marginale, malgré ses multiples qualités. Le bois de cœur est brun violacé, généralement d'aspect homogène, parfois veiné de brun foncé. L'aubier, d'une épaisseur de 3 cm, paraît plus foncé. Il présente souvent un contrefil, le grain est assez fin. Le bois de *Coula edulis* est lourd et quasi imputrescible, sa densité est en moyenne de

1,01 pour une densité à 12% d'humidité (CIRAD, 2008). Le retrait au séchage est moyen, de l'état vert à anhydre 5-5,1% dans le sens radial et 9,3-10% dans le sens tangentiel. Cependant, au séchage le bois présente des déformations et des risques de fente (CTFT, 1962).

A 12% d'humidité, la contrainte de rupture en compression est de 78 N/mm<sup>2</sup>, la contrainte de rupture en flexion statique est de 142 N/mm<sup>2</sup> et le module d'élasticité longitudinale est de 19490 N/mm<sup>2</sup> (CIRAD, 2008). Le bois se travaille bien mais risque de fendre. Il ne présente pas de difficultés particulières de sciage, de rabotage, de toupillage ou de polissage. Les caractéristiques de clouage et de visage sont assez médiocres, les clous se tordent le plus souvent quand ils entrent, le bois tend à se fendre, les clous tiennent donc mal. Le bois se colle mal à la caséine, seule colle essayée. *Coula edulis* n'est pas approprié au déroulage. Les rendements en pâte sont faibles.

Le bois est durable, étant résistant aux attaques des champignons, des insectes et plus particulièrement à celles des termites. *Coula* présente une durabilité et une résistance aux tarets supérieures à celles de l'azobé (*Lophira alata* Banks) et pourrait être utilisé en remplacement de ce bois en piquets d'ostréiculture et en piquets de vigne. Il est utilisable pour la fabrication des piliers de ponts et de traverses de chemin de fer ainsi que pour la production de charbon de bois. Il est recommandé pour les travaux lourds de menuiserie, les marches d'escaliers, les portes, les cales des bateaux (Jansen, 1974). Le bois pourrait servir dans l'industrie pour la fabrication des fonds de véhicules ou de conteneurs, pour les parquets, les traverses, les charpentes et les poteaux (CTFT, 1962 ; CIRAD, 2008).

### 2.3.6 *Coula edulis*, témoin des activités humaines ancestrales

Des fouilles archéologiques effectuées par Assoko Ndong (2002) dans la Réserve de la Lopé au Gabon ont révélé dans les fosses la présence de noix de palmier à huile (*Elæis guineensis*), et parfois aussi celles d'aiélé (*Canarium schweinfurthii* Engl.), d'onzabili (*Anthrocaryon klaineanum* Pierre) et de noisetier africain (*Coula edulis*). Il confirme ainsi que l'arbre a fourni un aliment de base aux populations chasseurs-cueilleurs du *Stone to Metal Age* (3.000 ans B.P). Les mêmes noix ont été découvertes dans une fouille sur le site d'Oveng (Gabon) datant de l'Age de Fer Ancien (1.700 ans B.P) par Van Neer *et al.* (1991). En Guinée Equatoriale, une fosse datant de 760 ans B.P a livré la présence de noix carbonisées de *Coula edulis* (Clist, 1998). Ces observations prouvent que la connaissance et l'utilisation de l'espèce par l'homme sont très anciennes. Aujourd'hui encore, dans l'Etat d'Abia au Nigeria, lors de la préparation du site pour la plantation de cacao, les agriculteurs conservent différentes espèces d'arbres forestiers parmi lesquelles *Coula edulis* et *Irvingia gabonensis* (Meregini, 2005).

## 2.4 Conclusion et perspectives

Notre revue de la littérature montre que les produits forestiers non ligneux (PFNL) jouent un rôle important dans la vie quotidienne et le bien-être de millions de personnes en Afrique Centrale. Les populations rurales dépendent de ces produits sources d'aliments, de fourrage, de médicaments, de gomme, de résine et de matériaux de construction. Les produits commercialisés contribuent à satisfaire des besoins quotidiens et assurent emplois et revenus, en particulier pour les populations rurales. Cette synthèse bibliographique montre aussi le renouveau de l'intérêt scientifique porté aux produits forestiers autres que le bois d'œuvre et qu'il convient, pour des raisons de diversification des revenus des communautés locales, d'approfondir les connaissances sur certaines espèces encore négligées, au nombre desquelles le noisetier d'Afrique (*Coula edulis*). L'abondance actuelle de l'espèce procède sans doute de l'intérêt que les hommes portaient à cette ressource depuis 5000 ans.

La reconnaissance et l'intérêt des valeurs culturelle, économique et alimentaire de *Coula edulis* sont bien établis. En effet, *Coula edulis* fait l'objet d'utilisations diverses par les communautés locales, principalement à des fins alimentaires et médicinales. Son bois, naturellement résistant aux attaques de termites, est utilisé pour confectionner les armatures de cases. Ses qualités technologiques en font aussi une essence d'avenir, qui sera peut-être un jour exploitée commercialement. Un intérêt particulier doit donc lui être porté, car il constituera alors un cas typique de ressource concurrentielle (convoitée à la fois par les compagnies forestières et les populations locales), à l'instar du moabi (Kouadio *et al.*, 2008 ; Vermeulen *et al.*, 2009). La description de son écologie, de ses mécanismes de régénération et de sa dynamique des populations permettront de disposer d'éléments de base pour envisager son exploitation durable. L'étude des niveaux de prélèvements par les populations locales, la description de sa filière de commercialisation et l'étude de son potentiel de domestication compléteront cette approche, afin d'aboutir à un modèle de gestion qui pourrait s'avérer applicable à d'autres PFNL moins connus.

## Références bibliographiques

- Adam, J.G., 1971. *Flore descriptive des Monts Nimba*. Muséum national d'histoire naturelle, Paris, France.
- Adriaens, E.L., 1951. *Les Oléagineux du Congo Belge*. 2<sup>ème</sup> édition. Ministère des Colonies, Bruxelles, Belgique.
- Alexandre, D.Y., 1979. *De la régénération naturelle à la sylviculture en forêt tropicale*. Multig. Orstom, Adiopodoumé, Côte d'Ivoire.
- Andel, T.V., 2006. *Les produits forestiers autres que le bois d'œuvre : la valeur des plantes sauvages*. Agromisa et CTA, Wageningen, Netherlands.
- Assoko Ndong, A., 2002. Synthèse des données archéologiques récentes sur le peuplement à l'Holocène de la réserve de faune de la Lopé, Gabon. *L'Anthropologie*, **106**: 135-158.
- Aubréville, A., 1959. *La flore forestière de la Côte d'Ivoire*. Tome 1. CTFT, Nogent-sur-Marne, France.
- Betti, J.L. & Ndzooh, D.Z., 1998. Les produits forestiers non ligneux. *Canopée*, **12**: 20-21.
- Bonnéhin, L., 2000. *Domestication paysanne des arbres fruitiers forestiers. Cas de Coula edulis Baill. (Olacacée) et de Tieghemella heckelii Pierre (Sapotacée) autour du Parc National du Taï, Côte d'Ivoire*. Thèse doctorale: Université Wageningen, Netherlands.
- Bukola, C.A-T. & Kola, A., 2008. Antimicrobial activities of *Coula edulis*. *Res. J. Med. Plant*, **2**: 86-91.
- Bahuchet, S., 2000. Cinq ans en Afrique Centrale : une forêt, des peuples, des Etats. In : Bahuchet, S. & Maret, P., eds. *Les peuples des forêts tropicales*. Vol. **3**: 5-21.
- Busson, F., 1965. *Les plantes alimentaires de l'Ouest africain. Etude botanique, biologique et chimique*. Leconte, Marseille, France.
- Chandrasekharan, C., 1995. Terminology, definition and classification of forest products other than wood. In: FAO, eds. *Report of the international expert consultation on Non-wood forest products*, Yogyakarta, 17-27 January, 345-380.
- Cirad, 2008. Fiche technique de *Coula edulis* (fiche n° 197). *Tropix 6*, département forêts, Montpellier, France.
- Clist, B., 1998. Nouvelles données archéologiques sur l'histoire ancienne de la Guinée-Equatoriale. *L'Anthropologie*, **102**: 213-217.
- CTFT, 1962. *Les résultats des observations et des essais effectués au Centre Technique Forestier Tropical sur le Coula (Coula edulis Baill.-Olacacée)*. Information technique n°150, Nogent S/Marne, France.
- De La Mensbrugge, G., 1966. *La germination et les plantules des essences arborées de la forêt dense humide de la Côte d'Ivoire*. Publication n° 26 du Centre Technique Forestier Tropical, France.

- Doucet, J-L., Mougazi, A. & Issembe, Y., 1996. *Etude de la végétation dans le lot 32 (Gabon) : biodiversité, écologie des espèces, recommandations pour une gestion durable*. Rapport final, Libreville, Gabon.
- Drainville, L., 1996. *Évaluation du potentiel d'exploitation des ressources forestières non traditionnelles : pièces de bois aux formes utilitaires et décoratives, spores de lycopodes, feuilles de thé et gomme d'épinette*. Projet no. 1109, Programme essais, expérimentation et transfert technologique en foresterie. Métairie du Druide. Service d'extension en foresterie de l'est du Québec, Québec, Canada.
- Eba'a Atyi, R., Devers, D., Wasseige, C. & Maisel, F., 2008. Etat des forêts d'Afrique centrale : synthèse sous régionale. In: Hall, J., Nguingiri, J.C., Ruiz-Perez, M., Russel, D., Sayer, J., Wilkie, D., Wunder, S., eds. *Les forêts du Bassin du Congo: Etat des forêts 2008*. Office des publications de l'Union européenne, Luxembourg, 17-44.
- Eisbrenner, K., 2003. *The capabilities and opportunities of Non-Timber forest products at Malcom Knapp research forest*. Mémoire de M. Sc: Université Georg –August Göttingen.
- Evans, M. I., 1996. La conservation de la nature par la commercialisation des ressources. In : Hladik, C.M., Hladik, A., Pagezy, H., Linares, O.F., Koppert, G.J.A. & Froment, A., eds. *L'alimentation en forêt tropicale - interactions bioculturelles et perspectives de développement*. Unesco, Paris, volume 2: 1277-1296.
- FAO, 1999. Vers une définition harmonisée des produits forestiers non ligneux. *Unasylva*, **50**: 63-64.
- FAO, 2002. *Que sont les PFNL ?* <http://www.fao.org/forestry/FOP/FOPW/NWFP/what-f.stm>, (09/09/09).
- FAO, 2004a. *The state of food insecurity in the world. Monitoring progress towards the world food Summit and millennium development goals*. Viale delle Terme di Caracalla, 00100 Rome, Italy.
- FAO, 2004b. *Contribution des insectes de la forêt à la sécurité alimentaire : l'exemple des chenilles d'Afrique centrale*. Produits forestiers non ligneux-Document de travail n°1.
- FAO, 2008. *La situation mondiale de l'alimentation et de l'agriculture. Les biocarburants : perspectives, opportunités et risques*. Rome.
- FAO, 2010. *Ressources phylogénétiques. Ne pas les utiliser, c'est les perdre*. <http://www.fao.org/nr/cgrfa>, (10/06/10).
- Gandari, J., 2008. Les fruits indigènes. *Spore*, **136**: 8-10.
- Gautier-Hion, G.A., 2003. Les éléphants ne sont pas toujours de bons disperseurs. *Canopée*, **23**: 13-14.
- Gautier-Hion, G.A., Duplantier, J.M., Quris, R., Feer, F., Sourd, C., Decoux, J.P., Dubost, G., Emmons, L., Erard, C., Hecketsweiler, P., Mougazi, A., Roussillon, C. & Thiollay, J.M., 1985. Fruit characters as a basis of fruit choice and seed dispersal in a tropical forest vertebrate community. *Oecologia*, **65**: 324-337.
- Hawthorne, W.D., 1995. *Ecological profiles of Ghanaian forest trees*. Tropical forestry papers n°29. Oxford forestry institute, United of Kingdom.

- Hecketsweiler, P., 1992. *Phénologie et saisonnalité en forêt gabonaise : l'exemple de quelques espèces ligneuses*. Thèse de doctorat : Université de Montpellier II, France.
- Hladik, C.M., Hladik, A., Pagezy, H., Linares, O.F., Koppert, G.J.A. et Froment, A., 1996. *L'alimentation en forêt tropicale : interactions bioculturelles et perspectives de développement*. Editions UNESCO, 2 tomes Paris, France.
- Jansen, J.W.A., 1974. *Timber trees of Liberia*. University of Liberia, Monrovia.
- Keay, R.W.J., Onochie, C.F.A. & Stanfield, D.P., 1964. *Nigerian trees*. Nigerian national press Ltd, Apapa, Nigeria.
- Kimpouni, V., 2001. Contribution aux études ethnobotaniques et floristiques de la forêt de Lossi (R.P. Congo): les plantes de cueillette à usage alimentaire. *Sys. Geogr. Pl.*, **71**: 679-686.
- Klerk, M., 1991. *Regeneration strategies of some emergent tree species in Côte d'Ivoire*. MCs thesis. Department of Forestry, Wageningen Agricultural University, Netherlands.
- Kouadio, Y.L. & Doucet, J.-L., 2008. Étude du comportement de *Baillonella toxisperma* Pierre (moabi) dans les trouées d'abattage enrichies. *Biotechnol. Agron. Soc. Environ.*, **13**: 317-324.
- Kouamé, N.M.T., Gnahoua, G.M., Kouassi, K.E. & Traoré, D., 2008. Plantes alimentaires spontanées de la région du Fromager (Centre-Ouest de la Côte d'Ivoire): flore, habitats et organes consommés. *Sci. Nat.*, **5**: 61-70.
- Lazure, L. & Almeida-Cortez, J.S., 2006. Impacts des mammifères néotropicaux sur les graines. *Neotropical Biology and Conservation*, **1**: 51-61.
- Leakey, R.R.B., 1994. Les arbres au bois dormant. *L'agroforesterie d'aujourd'hui*, **6**: 3.
- Lescure, J.P., 1996. *Etude coût incremental et protection de la biodiversité*. ORSTOM, Bondy, France.
- Lesly, A. & Brown, N., 2001. *Irvingia gabonensis and Irvingia wombulu: a state of knowledge report undertaken for CARPE*. Oxford Forestry Institut, United Kingdom.
- Le Roy, J.F., 1944. *Fruits tropicaux et subtropicaux d'importance secondaires*. R.B.A, XXIV, 171-220.
- Louis, J. & Léonard, J., 1948. Olacaceae. In : Robyns, W. & Starner, P., eds. *Flore du Congo belge et du Ruanda-Urundi*. INEAC, Bruxelles, volume **1**: 250-253.
- Loung, J-F., 1996. Les Pygmées camerounais face à l'insuffisance des produits alimentaires végétaux de la forêt tropicale. In: Hladik, C.M., Hladik, A., Pagezy, H., Linares, O.F., Koppert, G.J.A. & Froment, A., eds. *L'alimentation en forêt tropicale: interactions bioculturelles et perspectives de développement*. Unesco, Paris, volume **1**: 325-336.
- Mbolo, M., 2006. *Les perspectives de la certification des produits forestiers non ligneux en Afrique Centrale*. FAO, Yaoundé, Cameroun.
- Meregini, A.O.A., 2005. Some endanger plants producing edible fruits and seeds in Southeastern Nigeria. *Fruits*, **60**: 211-220.

- Miquel, S., 1987. Morphologie fonctionnelle de plantules d'espèces forestières du Gabon. *Bull. Mus. Hist. Nat. Paris*, 4ème série, section B, *Adansonia*, **9**: 101-121.
- Ng, F.S.P., 1978. Strategies of establishment in Malayan forest. *In*: Tomlinson, P.B. & Zimmermann, H.H., eds. *Tropical trees as living systems*. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom.
- Nlend, G.B., 2007. *L'exploitation de l'okok (Gnetum africanum) par les femmes au Cameroun. Analyse sociologique de l'émergence d'une cueillette de rente et ses implications socio-économiques et environnementales dans la région forestière de Sa'a*. Mémoire de DEA, Université de Neuchâtel, Suisse.
- Noubissie, E., Tieguhong, J.C. & Ndoye, O., 2008. *Analyse des aspects socio-économiques des produits forestiers non ligneux (PFNL) en Afrique Centrale*. FAO.
- Poffenberger, M., 1996. Non-timber tree products and tenure in India: Considerations for future research. *In*: Shiva, M.P & Mathur, R.B., eds. *Management of Minor Forest Products for Sustainability*. Oxford and IBH Publishing Co., New Delhi, 70-84.
- Schnell, R., 1957. *Plantes alimentaires et vie agricole de l'Afrique noire. Essai de phytogéographie alimentaire*. Editions Larose, Paris-France.
- Senterre, B. & Nguema, N., 2001. La diversité des ligneux dans la forêt de Nsork (Guinée Equatoriale). *Sys. Geogr. Pl.*, **71**: 837-846.
- Sosef, M.S.M., Issembe, Y., Bourobou, H.P. & Koopman, W.J.M., 2004. Botanical diversity of the Pleistocene forest refuge Monts Doudou. *In*: Fischer, B., eds. *Monts Doudou, Gabon: a floral and faunal inventory with reference to elevational variation*. California Academy of Sciences, 17-92.
- Tabuna, H., 1999. *Le Marché des Produits Forestiers Non Ligneux de l'Afrique Centrale en France et en Belgique : Produits, Acteurs, Circuits de Distribution et Débouchés Actuels*. CIFOR, Jakarta, Indonesia.
- Tabuna, H., 2007. *Commerce sous régional et international des produits forestiers non ligneux alimentaires et des produits agricoles traditionnels en Afrique Centrale : état des lieux et stratégie de développement*. FAO.
- Tchatat, M. & Ndoye, O., 2006. Étude des produits forestiers non ligneux d'Afrique centrale : réalités et perspectives. *Bois et Forêts Tropicales*, **289**: 27-39.
- Tchatat, M., 1999. *Produits Forestiers Autres que le Bois d'œuvre (PFAB): place dans l'aménagement durable des forêts denses humides d'Afrique Centrale*. Série FORAFRI, document 18, Yaoundé, Cameroun.
- Tchiegang, C., Kapseu, C. & Parmentier, M., 1998. Chemical composition of oil from *Coula edulis* (Bail.) nuts. *Journal of Food Lipids*, **5**: 103-111.
- Téké, H. & Boesch, H., 2005. Le savoir de nos anciens. *Paroles de forêt*, **4**: 4.

- Townson, I.M., 1995. *Incomes from Non-Timber Forest Products: Patterns of Enterprise Activity in the Forest Zone of Southern Ghana*, Oxford Forestry Institute, Oxford.
- Turgeon, M., 2003. *Aperçu des produits forestiers non ligneux (PFNL)*. Direction du développement de l'industrie des produits forestiers, Ministère des Ressources naturelles, de la faune et des parcs.
- Van Neer, W. & Clist, B., 1991. Le site de l'Age du Fer Ancien d'Oveng (Province de l'Estuaire, Gabon), analyse de la faune et de son importance pour la problématique de l'expansion des locuteurs bantou en Afrique Centrale. *Acad. Sci.*, **32**: 105-110.
- Vermeulen, C., Schippers, C., Julve, C., Ntouné, F.D.M., Bracke, C. & Doucet, J-L., 2009. Enjeux méthodologiques autour des produits forestiers non ligneux dans le cadre de la certification en Afrique central. *Bois et Forêts des Tropiques*, **300**: 69-78.
- Vermeulen, C. & Fankap, R., 2001. Exploitation des palmiers et de *Garcinia kola* pour la fabrication du vin de palme en pays Badjoué ou quand trop boire nuit à la santé de l'écosystème. In : Delvingt, W., eds. *La forêt des hommes. Terroirs villageois en forêt tropicale africaine*. Les presses agronomiques de Gembloux, Belgique, 93-108.
- Villiers, J.F., 1973. Icacinacées, Olacacées, Pentadiplandracées, Opiliacées, Octoknémacées. In: Aubréville, A. & Leroy, J.F., eds. *La flore du Gabon*. n°20. Muséum National d'Histoire Naturel, Paris, France, 144-146.
- Vivien, J. & Faure, J.J., 1996. *Fruitiers sauvages d'Afrique. Espèces du Cameroun*. Editions Nguila-Kerou, Clohars Carnoet, France.
- Voorhoeve, A.G., 1965. *Liberian high forest trees*. PhD-thesis, Wageningen Agricultural University, Netherlands.
- Walker, R.A. & Sillans, R., 1995. *Les plantes utiles du Gabon*. Edition Sépia, Libreville, Gabon.
- White, L. & Abernethy, K., 1996. *Le guide de la végétation de la réserve de la Lopé*. ECOFAC, Libreville, Gabon.
- White L. J. T., 1992. *Végétation history and logging disturbance: Effects on rain forest mammals in the Lopé Reserve, Gabon*. Unpublished Ph.D. thesis, University of Edinburgh, Edinburgh, United Kingdom.
- White, F., 1983. *Vegetation map of Africa*. UNESCO, Paris, France.
- Wong, J.L.G., Thorner, K. & Baker, N. 2001. *Evaluation des ressources en produits forestiers non ligneux, Expérience et principes de biométrie*. Produits forestiers non ligneux n°13, FAO.
- Zohoun, G., Boya, Y., Attolou, M., Adjakidje, V., Oude, P., & Houndaye, F., 2002. L'utilisation des produits forestiers non ligneux (PFNL) dans le cadre de la gestion forestière durable au Bénin. *Le Flamboyant*, **55**: 13-18.

### Chapitre 3. Importance de *Coula edulis*

Il ressort de la synthèse bibliographique (Chapitre 2) que peu de recherches ont été réalisées sur les niveaux de prélèvements des fruits de *Coula edulis* par les populations locales et sur sa contribution réelle et/ou potentielle aux revenus des ménages. Or que la mise au point des initiatives en faveur de sa valorisation nécessite la prise en compte des niveaux de prélèvements ainsi que l'analyse de sa filière locale. L'objectif poursuivi par le Chapitre 3 est donc double : (i) évaluer les quantités de fruits récoltés et commercialisés par les ménages de quatre villages du Sud-Est du Gabon, (ii) estimer la valeur de ce PFNL comme source de revenus pour les différents acteurs impliqués dans l'exploitation et la vente de la ressource.



**Planche 1.** (a) récolte des fruits dans une hotte, (b) pesage de la récolte, (c) séchage des fruits afin de faciliter leur cassage, et (d) graines de *Coula edulis* sur l'étal aux abords de la route (Photos C. Moupela).

### 3. Importance de *Coula edulis* Baill. pour les populations du Sud-Est du Gabon : niveaux de prélèvement et potentiel économique de l'espèce (Article 2).

---

Moupela Christian, Vermeulen Cédric, Doucet Jean-Louis, Dainou Kasso, Lebailly Philippe.  
*Tropicultura*, accepté.

#### **Résumé:**

*Coula edulis* est une espèce à usages multiples dont les fruits sont collectés et commercialisés par les populations africaines. Les initiatives en faveur de sa valorisation nécessitent la prise en compte d'un certain nombre de préalables. A cette fin, une étude a été conduite à la fois en milieu rural et sur les marchés urbains du Gabon. Elle a porté sur les niveaux de prélèvements de la ressource ainsi que sur l'analyse de la filière locale, afin de cerner l'enjeu économique et social autour de ce produit.

Les résultats révèlent que les graines de *C. edulis* sont avant tout autoconsommées par les populations rurales, bien qu'elles permettent parfois d'assurer un revenu qui reste marginal. En effet, les marges obtenues par ménage durant deux mois d'enquête sont très faibles : 1.120 F CFA (1,7 €) pour la vente sur place et de 2.166 F CFA (3,3 €) sur les marchés urbains. La collecte de *C. edulis* pourrait procurer des revenus monétaires plus importants à deux conditions : (i) promouvoir sa domestication et son intégration dans le cycle agricole et (ii) orienter l'exploitation de la ressource dans une stratégie de revenu supplémentaire répondant à une demande marchande.

**Mots-clés:** Acteurs, subsistance, collecte, *Coula edulis*, produit forestier non ligneux, Gabon.

## Introduction

Depuis des siècles, les moyens de subsistance des communautés rurales africaines ont été fondés sur des biens et services fournis par les végétaux et les animaux prélevés des écosystèmes forestiers (10, 15, 18). En particulier, les produits d'espèces végétales indigènes (fruits, feuilles, bulbes) représentent une part importante dans le régime alimentaire quotidien des populations ainsi que dans l'artisanat ou la médecine traditionnelle (10, 23). En outre, les produits forestiers non ligneux (PFNL) contribuent à l'économie des ménages en générant des revenus de trésorerie, en diversifiant les stratégies de subsistance tout en assurant une fonction essentielle en temps de crise financière (3, 7, 22). De nombreuses études (9, 10, 15, 18) démontrent l'existence de filières organisées et d'une commercialisation transfrontalière et/ou internationale pour plusieurs espèces à potentialités économiques et intégrées dans les systèmes agroforestiers comme le safou (*Dacryodes edulis* Lam), le njansang (*Ricinodendron heudelotii* Baill.), le pygeum (*Prunus africana* Hook.), la mangue sauvage (*Irvingia gabonensis* Baill.), le nkumu (*Gnetum africanum* Viz.). Cependant, l'accent porté aux marchés régional et mondial pour les PFNL « majeurs » masque souvent les opportunités que pourraient offrir le commerce local pour nombre de produits traditionnellement importants (16). En effet, l'importance utilitaire d'une espèce peut être un atout en faveur de sa promotion et la connaissance des modalités de prélèvement, des possibilités de transformation ainsi que des perspectives commerciales peuvent guider le choix de méthodes appropriées de gestion (13). De plus, le caractère informel de l'utilisation des PFNL explique la rareté des données sur leur collecte, leur commerce et le nombre de personnes impliquées dans ce secteur (18, 22).

*Coula edulis* Baill. (Olocaceae), encore appelé noisetier d'Afrique ou noisetier du Gabon est un arbre typique des forêts sempervirentes d'Afrique, connu sur le continent pour les PFNL qu'il procure aux populations locales (10, 19). Ses fruits sont régulièrement collectés et commercialisés (8, 10). Les graines produisent une huile jaune, inodore, de saveur suave et de grande valeur nutritive (21). Son écorce est utilisée en médecine traditionnelle en décoction pour la purgation ou contre les douleurs lombaires (19).

A ce jour, peu de recherches ont été réalisées sur les niveaux de prélèvements de ses fruits ou sur sa contribution réelle et/ou potentielle à l'économie des ménages. Si l'essentiel des travaux antérieurs (3, 8) indiquent l'existence d'une filière et d'un marché local pour ce PFNL au Nigeria, il n'existe toutefois pas d'informations à ce sujet pour d'autres pays dans son aire de distribution, en particulier au Gabon. Or que la mise au point d'initiatives en faveur de la valorisation de *C. edulis* nécessite la prise en compte des niveaux de prélèvement ainsi que l'analyse de sa filière locale. C'est pourquoi le présent travail vise à mieux appréhender la réalité sociale de *C. edulis* et l'organisation de sa filière. Il s'agit (a) d'évaluer les quantités de fruits récoltés et commercialisés par les ménages, (b) d'estimer la

valeur de ce PFNL comme source de revenus pour les ménages. L'analyse permettra de vérifier si ce PFNL a perdu, à l'échelle locale, son statut présumé de ressource mineure.

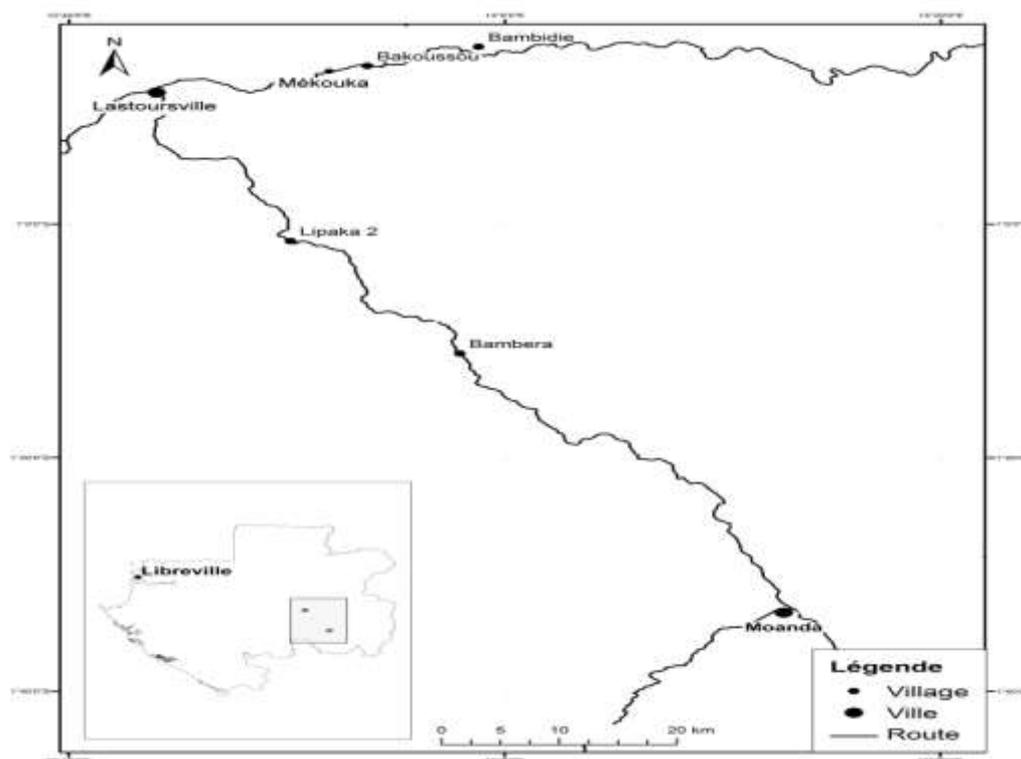
### 3.1 Matériel et méthodes

#### 3.1.1 Espèce étudiée

*Coula edulis* Baill., est une espèce appartenant à la famille des Olacaceae. Son aire de distribution s'étend de la Sierra Leone à la République Démocratique du Congo. Elle est présente en forêt dense humide et préfère les terrains argileux (17). C'est un arbre moyen de l'étage inférieur de la forêt atteignant rarement un diamètre de 100 cm. Sa phénologie se caractérise par des floraisons et fructifications annuelles régulières. La fructification au Gabon peut être étalée sur environ quatre mois entre janvier et avril (14).

#### 3.1.2 Zone d'étude

Le choix de la zone s'est basé sur la présence d'un peuplement naturel de *Coula edulis* et de la proximité de localités avec les centres urbains (figure 1). En effet, c'est au niveau des zones dans lesquelles les habitants entretiennent à la fois des rapports étroits avec l'écosystème forestier et les centres urbains (Lastoursville et Moanda avec 8.000 et 42.000 habitants respectivement selon le recensement général de la population et de l'habitat de 2003) que l'exploitation et le commerce des PFNL sont plus importants (10, 12, 15). La présente étude a été effectuée durant la période de fructification de *C. edulis* dans la zone (janvier-avril). Deux méthodes ont été mises en œuvre pour réaliser ces enquêtes socio-économiques.



**Figure 1** : Localisation de la zone d'étude

### 3.1.3 Evaluation des niveaux de prélèvements de *C. edulis* par les populations du Sud-Est du Gabon

L'approche adoptée utilise deux supports d'enquête, l'un portant sur les prélèvements effectués en forêt par tous les membres du foyer et l'autre sur les revenus occasionnés dans le foyer (10, 11, 23) par la commercialisation des graines de *Coula edulis*. Un suivi et enregistrement quantitatif systématique quotidien de *Coula* qui est parvenu dans chaque ménage a été effectué durant la période de fructification de *C. edulis*, soit du 22 janvier au 25 mars 2010. L'étude a porté sur quatre villages : deux situés le long de la route Lastoursville-Moanda (Lipaka 2 et Bambara, occupés principalement par les *Nzebi*) et deux autres situés sur l'axe Bambidie-Lastoursville (Bakoussou et Mékouka, occupés par les *Kota*). Le choix des villages s'est fait en tenant compte des critères suivants : (a) disponibilité de la ressource, (b) zone de collecte en relation avec les marchés urbains, (c) disponibilité des habitants à participer, (d) population des villages comprise autour de 100 résidents (la taille moyenne des villages au Gabon étant de 80 d'habitants, recensement général de la population et de l'habitat de 2003). S'agissant de ce dernier critère, il présente pour avantage de permettre aux enquêteurs de couvrir quotidiennement l'ensemble des ménages (tableau 1). En effet, Lescuyer (9) montre qu'en raison de sa lourdeur, ce type d'enquête détaillée ne peut être réalisé que pour un nombre réduit de villages et d'effectifs. Ces enquêtes ont été administrées auprès de la majorité des foyers, couvrant 55% des foyers implantées dans ces villages. Le matériel employé est constitué de trois pesons tubulaires de type « Super Samson » de 1, 5 et 10 kg et de fiches pour l'enregistrement des données. Pour chaque relevé quotidien effectué, les paramètres suivants ont été considérés : (a) l'identité du

ménage, (b) la date de récolte de *C. edulis*, (c) la nature du produit (fruits, amandes) indiquant la partie de la plante collectée, (d) l'état du produit (frais, séché), (e) le lieu de récolte du produit et le temps consacré à l'activité, (f) la destination (vente, autoconsommation, don) et (g) le prix de vente du produit.

**Tableau 1.** Niveaux de prélèvement de *C. edulis* par les populations locales durant 2 mois d'enquête en 2010.

Localités	Nombre de ménages suivis par village (N et %)	Biomasse de fruits collectés (kg)	Biomasse d'amandes obtenues (kg)	Destination par ménage		
				Autoconsommation (kg)	Vente (kg)	Don (kg)
Bambéra	32 (54)	1502	214	4,98	1,68	0,03
Lipaka 2	26 (46)	1320	195	5,9	1,5	0,1
Bakoussou	23 (65)	516	84	3,5	0,14	0,01
Mékouka	15 (75)	247	41	2,66	0,07	0
<b>Moyenne (écart-type)</b>	-	<b>896,2 (608,9)</b>	<b>133,5 (84,2)</b>	<b>4,26 (1,45)</b>	<b>0,85 (0,86)</b>	<b>0,04 (0,04)</b>

### 3.1.4 Evaluation des revenus actuels et/ou potentiels de la commercialisation de *C. edulis*

L'étude s'est attachée à comprendre les mécanismes et fonctionnement des logiques d'acteurs existantes autour de la collecte de *C. edulis* et de sa commercialisation. Au total, six marchés urbains de Moanda et de Lastoursville ont été visités chaque semaine. Pour chaque visite, les informations suivantes ont été recueillies auprès de 4 commerçantes des PFNL/marché : la source d'approvisionnement, le type de conditionnements dans lequel le produit est vendu, les quantités de produits vendus, le prix pratiqué par unité, le montant des taxes payées aux services municipaux (10, 12, 15). Les unités de vente ont été ramenées au kilogramme pour l'estimation des recettes brutes. La démarche retenue pour estimer les revenus générés par la vente de *C. edulis* a été calculée à partir du volume total de graines obtenues après cassage, qui est ensuite multiplié par les prix unitaires du produit sur un marché urbain proche. A ce chiffre, sont déduits les frais de transport et de commercialisation de la ressource (12, 15, 16). Pour les exploitants des PFNL, les charges sont liées au temps utilisé pour le ramassage des fruits (le cassage inclus), aux éventuels frais de transport et de commercialisation alors que pour les revendeurs, il s'agit seulement des taxes relatives au marché. Pour mieux apprécier la rentabilité de collecte, les marges bénéficiaires ont été rapportées au temps alloué à l'activité de ramassage.

## 3.2 Résultats et discussion

### 3.2.1 Modalités de collecte des fruits de *C. edulis*

Le tableau 1 synthétise les quantités de fruits collectés par les populations locales au cours de l'année 2010. Selon Moupela *et al.* (14) et aux dires des habitants, la fructification a été relativement faible

cette année-là. Les résultats montrent que les niveaux de prélèvement de la ressource sont plutôt faibles comparativement à ceux rapportés par Loung (11). En effet, cet auteur indique qu'en 1984, chacun des ménages Pygmées enquêtés durant trois mois a collecté en moyenne 190 kg de fruits de *C. edulis*. Plusieurs explications pourraient être données. D'abord, les temps de collecte se sont concentrés sur la moitié de la période de fructification de l'espèce, estimée à quatre mois (14). Par ailleurs, ces faibles volumes pourraient être liés au fait que toutes les récoltes dans les villages n'ont pas été enregistrées, soit parce que les foyers enquêtés ne présentent pas tous les fruits collectés, soit parce que les fruits consommés sur les lieux de collecte n'arrivent jamais au village, échappant ainsi à l'enregistrement. Les quantités relevées peuvent présenter donc une sous-estimation des quantités réellement prélevées. À ces premières explications, d'autres raisons peuvent être avancées telles que : l'abondance relative de *Coula* suivant les finages, l'intérêt variable que peut avoir cette ressource pour diverses populations en fonction de leurs autres activités, leur insertion ou non dans des systèmes marchands ou encore les habitudes socio-culturelles différentes des *Nzebi*, des *Kota* et des Pygmées. On note que la collecte de *C. edulis* demeure une activité pratiquée dans l'ensemble des localités, ce qui illustre bien le maintien d'une relation forte entre les populations et l'écosystème forestier (11, 15, 23). Toutefois, si tous les foyers organisent des sorties de cueillette en forêt afin de ramasser des volumes importants de PFNL, tous ne sont pas impliqués dans la commercialisation des graines de *C. edulis*. Comme le montrent le tableau 1 et d'autres travaux (9, 10, 11, 15), la plupart de ces ressources sont prélevées avant tout pour être autoconsommées ou échangées localement sans l'intermédiaire du marché. La part réservée à l'autoconsommation de *C. edulis* représente dans notre étude plus de 80% de la destination de collecte. La présente étude n'a pas été accompagnée d'une estimation de la contribution de la ressource à l'alimentation des ménages qui aurait permis d'évaluer l'importance de *C. edulis* dans le bilan nutritionnel. Notons enfin que la part destinée aux dons est très marginale, contrairement à ce qu'avancent certains auteurs (1, 5).

Par ailleurs, la destination de la récolte est variable d'un village à l'autre. La différence serait liée au fait que les villages Bamera et Lipaka 2 sont situés sur un axe routier très fréquenté et qu'ils entretiennent des relations étroites avec les marchés urbains de Moanda. En effet, les exploitants des PFNL de ces deux villages ont non seulement la possibilité de vendre les graines de *C. edulis* sur les étals placés le long du village (photo a), mais ils ont surtout tissé des liens privilégiés avec certaines commerçantes « abonnées » des marchés urbains (photo b). Dieye *et al.* (4) notent d'ailleurs que cette forme de fidélisation est basée non seulement sur la réputation acquise après des transactions répétées, mais surtout à travers les relations sociales entretenues avec les partenaires. Cela montre que les échanges commerciaux sont souvent fondés sur des réseaux d'acteurs qui ont une base ethnique, familiale ou linguistique. Ces réseaux sont des structures dynamiques, jouant à la fois des opportunités offertes par l'économie moderne et des modes de fonctionnement économiques et sociaux des sociétés dont ils sont issus (6).

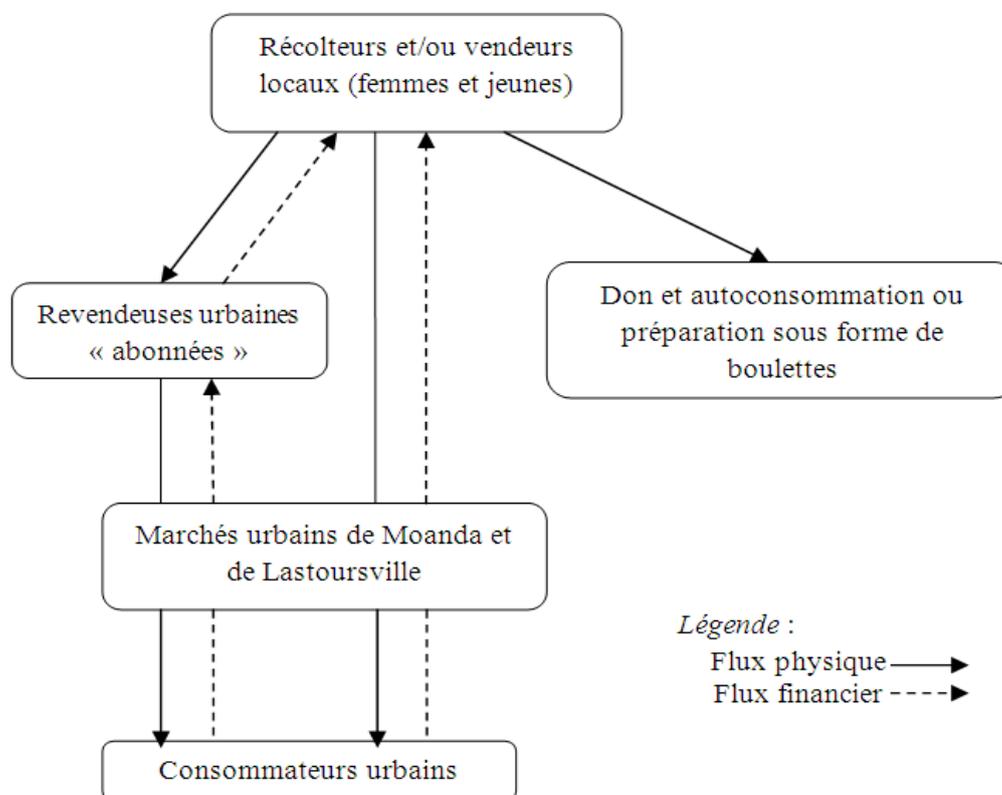


**Planche 2.** (a) installation des amandes de *C. edulis* sur l'étal aux abords de la route, (b) tri des amandes de *C. edulis* par une « abonnée » au marché urbain de Moanda, (c) la commercialisation de plusieurs PFNL, une stratégie de diversification (Photo C. Moupela).

### 3.2.2 Circuit de commercialisation de *C. edulis* du Sud-Est du Gabon

Sur base des informations recueillies sur le terrain, nous avons établi le circuit de commercialisation des amandes de *C. edulis*. Le schéma de la filière représente l'ensemble des intermédiaires entre collecteur et consommateur et la nature des liens qu'ils entretiennent. Les flèches désignent donc les opérations de transfert de propriété du produit. D'après le circuit de commercialisation résumé par la figure 2, les différents intervenants de la filière locale sont : les producteurs (collecteurs), les détaillants ou « abonnés » et les consommateurs. Les collecteurs qui récoltent et transforment quelquefois ce PFNL, habitent les zones rurales et exploitent la ressource sauvage pour leur autoconsommation et pour la vente. Dans ce cas, les amandes sont souvent vendues directement aux consommateurs au bord de la route. Parfois certains exploitants rassemblent le produit de plusieurs producteurs pour le distribuer aux détaillants urbains « abonnés » afin d'effectuer la vente. Le produit est alors acheminé vers les marchés urbains par les transporteurs « *nzéla nzéla* ». Ce schéma est quelquefois raccourci quand le producteur vient lui-même braver les pièges et autres difficultés des marchés et entrer en rapport direct avec la clientèle urbaine. On note que certains acteurs peuvent à la fois être collecteurs et commerçants-détaillants. Le circuit apparaît court et moins complexe, contrairement à ce qui se passe au niveau de la filière d'un autre PFNL, le *Dacryodes edulis* où nous avons de grands volumes échangés sur les marchés locaux, régionaux et internationaux (10, 15, 18).

Par ailleurs, Tchawe Hatcheu (20) relève en dehors des acteurs traditionnels (exploitants, grossistes, détaillants, consommateurs), l'apparition des petits métiers et d'autres intermédiaires tels que les « Bana bana » ou les « Coxeurs » autour de ce produit.



**Figure 2.** Schéma de la filière *Coula edulis* au Sud-Est du Gabon.

### 3.2.3 Evaluation des revenus actuels de la commercialisation des graines de *C. edulis*

Nous avons estimé l'enjeu économique autour de *C. edulis* par l'évaluation des revenus dégagés par la commercialisation des graines. Le tableau 2 récapitule les informations recueillies lors des enquêtes menées durant deux mois sur les marchés urbains et locaux. Les ramasseurs quittent le village vers 7 heures du matin pour rentrer en forêt, munis de hottes et de paniers. Ils marchent environ une heure pour arriver aux lieux de collecte de *C. edulis* et le ramassage se fait entre 8 et 10 heures suivant la disponibilité de la ressource. En moyenne, le temps consacré au remplissage d'une hotte d'environ 45 kg de fruits y compris celui du déplacement sur les sites et du décortiquage de cette quantité est de 5 heures, ce qui correspond à la journée de travail consacrée aux activités agricoles en zone forestière (1). Notons que les collectes peuvent cibler des produits multiples (champignons, feuilles d'emballage, etc.). De cette collecte de fruits (hotte de 45 kg), on obtient environ 9 kg d'amandes après décortiquage. Sur les marchés urbains, les graines de *C. edulis* se vendent en petits tas de 20 graines à 200 F CFA (0,30 €) soit 1.330 F CFA (2 €)/kg tandis qu'au niveau des villages, la même quantité de graines est vendue à 100 F CFA (0,15 €) soit 655 F CFA (1 €)/kg (photo b). Par ailleurs, les frais de

commercialisation relatifs au transport et aux taxes municipales sont respectivement de 1.000 F CFA (1,52 €)/sac de 20 kg et de 300 F CFA (0,45 €)/jour.

L'appréciation des revenus générés par la vente des graines de *C. edulis* a été établie sur la base d'une estimation de la valeur économique de l'activité. Pour les exploitants de Bambera par exemple qui ont consacré 25% d'amandes obtenues à la commercialisation, leur marge bénéficiaire dégagée est respectivement estimée à 1.120 F CFA (1,7 €)/ménage pour la vente sur place et de 2.166 F CFA (3,3 €)/ménage sur les marchés urbains (tableau 3). Ces marges rapportées au temps consacré à l'activité de collecte (224 et 433 F CFA/h, soit 0,34 € et 0,66 €) montrent à titre indicatif, qu'elles sont à peine inférieures ou égales à la valeur du salaire minimum interprofessionnel garanti qui est de 80.000 F CFA (122 €) au Gabon, soit 450 F CFA (0,68 €)/h. Ces résultats soulignent surtout la faible exploitation commerciale des produits forestiers non ligneux en zones rurales gabonaises. Plusieurs raisons pourraient être avancées pour expliquer les faibles revenus dégagés de la commercialisation des amandes de *C. edulis* par les différents ménages. D'abord, l'abondance de la ressource en forêt naturelle et son accessibilité suscitent peu d'initiatives en faveur de son intégration dans les systèmes agricoles locaux. Ensuite, les difficultés de domestication et l'absence de connaissances sur les modes de régénération de l'espèce seraient une autre contrainte majeure à sa promotion. En effet, Moupela *et al.* (13) rapportent que les longs délais de germination (3 à 24 mois) combinés à de faibles taux de germination (10 à 20%) seraient l'une des causes de son absence des espaces villageois. Enfin, citons encore le manque d'appui technique et organisationnel, aggravé par le faible soutien des pouvoirs publics aux acteurs susceptibles de se tourner vers l'exploitation commerciale des PFNL. Ces obstacles manifestes font pour l'instant de la cueillette des PFNL et particulièrement celle de *Coula edulis* une activité peu porteuse de développement économique en zone rurale au Gabon (18). Il faut cependant distinguer les activités de collecte qui font partie des stratégies de survie des plus pauvres, et celles qui peuvent contribuer à accroître les revenus des ménages opérant dans un contexte économique plus dynamique et dont la filière semble assez bien organisée et intègre même les réseaux internationaux (10, 16, 18). Il apparaît essentiel de mettre au point des techniques de multiplication de l'espèce et d'encourager son introduction dans les systèmes agroforestiers traditionnels (jardins de case, jachères, agroforêts, maintien dans les cultures) pour améliorer la gestion de la ressource (7, 13, 16).

**Tableau 2.** Synthèse des suivis hebdomadaires des marchés locaux et urbains.

Marchés	Unité de mesure locale	Masse (kg)	Prix moyen unitaire (FCFA)	Prix moyen d'un kg d'amandes (FCFA)
Locaux	Tas	0,15 <sup>(1)</sup>	100	665 <sup>(2)</sup>
Urbains	Tas	0,15 <sup>(1)</sup>	200	1.330 <sup>(2)</sup>

<sup>(1)</sup> En moyenne, une amande pèse  $7,4 \pm 1,5$  g selon Moupela *et al.* (14). <sup>(2)</sup> Le prix moyen d'un kg d'amandes est obtenu en divisant le prix moyen unitaire des amandes par la masse en kg.

On note cependant que les revenus tirés de la vente des graines de *C. edulis* demeurent faibles pour la grande majorité des exploitants impliqués : il s'agit le plus souvent d'un commerce ponctuel voire anecdotique (tableau 3). Cela confirme les propos de Lescuyer (8) qui montre que les PFNL constituent avant tout des éléments de subsistance et que les revenus de leur cueillette demeurent très largement inférieurs par exemple à ceux de l'agriculture ou résultant d'activités salariées.

Pour les revendeuses ou « abonnées », la marge bénéficiaire dégagée est estimée à 2.693 F CFA (4,11 €)/abonnée, ce qui est supérieur à celle des exploitants. En outre, on note que toutes les « abonnées » vendent en dehors de *C. edulis*, d'autres PFNL (*G. africanum*, *Aframomum* spp., *D. edulis*, *Citrus* spp., *Landolphia* spp...) (photo c). Cette stratégie évoquée par plusieurs auteurs (6, 10) leur permet en effet de diversifier et de cumuler leurs sources de revenus. Les marges dégagées en vendant un PFNL particulier peuvent servir à financer d'autres PFNL (achat, stockage, transformation), afin de faire face aux fluctuations saisonnières ou de minimiser le risque de leurs activités.

**Tableau 3.** Evaluation des revenus liés à la vente des noisettes de *C. edulis* durant 2 mois d'enquête

Localité	Quantité d'amandes vendues (kg)	Revenus (F CFA)			
		Acteurs	Charges	Produit	
Bambera	54		Temps (heures) lié à la collecte	Vente sur place	Vente aux marchés urbains
		Exploitant	5 heures	54 * 665 = 35.910	54 * 1.330 = 71.820
			Frais de transport		
			2,5 * 1.000 F/sac de 20 kg = 2.500	-	
			<i>Marge bénéficiaire/ménage</i>	<b>1.120 F CFA</b>	<b>2.166 F CFA</b>
		Revendeuse urbaine ou "abonnée"	Taxes municipales 6 * 4 * 300 F = 7.200 F	-	54 * 1.330 = 71.820
	<i>Marge bénéficiaire/revendeuse</i>		<b>2.693 F CFA</b>		

Les revenus obtenus ne doivent pas occulter certaines contraintes locales liées à l'exploitation et à la commercialisation de la ressource :

- Le ramassage des noisettes est une activité effectuée essentiellement par les jeunes et les femmes. La période de collecte se situe entre janvier et avril, ce qui coïncide avec la période scolaire. Les jeunes se consacrent à cette activité uniquement les jours fériés. Comme le montre Dupré (5), les femmes, principales actrices de l'utilisation des PFNL (10, 12, 15), partagent leur temps de travail entre les activités agricoles (sarclage, semis, plantation, récolte, voir tableau 4) et la collecte, ce qui limite les possibilités d'accroître leurs revenus à partir de l'utilisation de Coula. A cela, s'ajoutent les longues heures de marche dues à l'éloignement de la ressource par rapport aux villages.

- Les volumes des fruits collectés par les ménages ne garantissent pas toujours la possibilité d'obtenir de grandes quantités d'amandes afin d'assurer leur commercialisation. En effet, Moupela *et al.* (14) indiquent que 64% des fruits récoltés présentent une infertilité séminale et une proportion élevée d'attaques parasitaires. De plus, le faible nombre de commerçants des PFNL qui se consacrent à la vente de *C. edulis* montre que la ressource reste encore marginale.

- Les résultats de l'étude mettent en évidence la valeur économique de cette ressource dans le contexte particulier du Gabon connu pour sa faible valorisation des PFNL (15, 18) en comparaison avec certains pays comme le Congo, le Nigeria ou le Cameroun où ils constituent, en plus de la consommation locale, des produits d'exportation (10). En effet, dans ces pays, le sous-emploi et la démission de l'Etat ont fait émerger le secteur informel qui paraît lucratif pour une bonne gamme de PFNL. Par exemple, en 2004 le Cameroun qui est le premier exportateur des PFNL alimentaires sur le marché, aurait exporté 148 tonnes de safou (*Dacryodes edulis*) pour une valeur de 193. 210 \$ US (18). Autre exemple de PFNL qui présente une valeur économique et apporte une contribution essentielle au niveau des moyens de subsistance des exploitants de l'Afrique centrale, c'est le *Gnetum africana* dont la commercialisation aurait rapporté la somme mensuelle de 275 \$ US par ménage en périphérie de Kinshasa en 2006 (2). Les auteurs ajoutent que la contribution de la vente dudit PFNL au budget des ménages peut aller jusqu'à 37% du niveau de revenu mensuel (2).

Au regard de l'intérêt reconnu des plantes sauvages dans l'alimentation des populations (8, 11), de leur apport substantiel dans les revenus des ménages (12, 15, 16, 18) et ainsi que des enjeux de gestion des écosystèmes forestiers (7, 22, 23), il apparaît évident qu'une attention particulière doit être accordée à la promotion des PFNL par les décideurs gabonais comme c'est le cas dans d'autres pays tropicaux (10, 16). Faciliter le développement commercial des PFNL tout en évitant le piège de l'exploitation prédatrice des ressources requiert aujourd'hui d'intégrer cette activité dans une compréhension plus globale de l'usage des espaces et des ressources à l'échelle locale, reposant notamment sur une analyse fine de leurs contraintes temporelles et sociales ainsi que de leurs arbitrages économiques (9, 23).

**Tableau 4.** Exemple de calendrier des activités agricoles et de collecte des PFNL adapté de Dupré (5).

Mois	Saisons	Saisons en <i>Inzebi</i>	Cultures principales		Collecte des PFNL	
			manioc	arachide et maïs		
Janvier	petite saison sèche	<i>Mwanga</i>		sarclage	<i>Coula edulis</i> et autres PFNL	
Février						
Mars	saison des pluies	<i>Mvulu</i>	sarclage	récolte		
Avril						
Mai						
Juin	grande saison sèche	<i>Mangela</i>	défrichage	défrichage	autres PFNL	
Juillet						
Août						
Septembre	saison des pluies	<i>Mutubu a mvulu</i>	plantation	semis		
Octobre						
Novembre						
Décembre					sarclage	

### 3.3 Conclusion

L'importance utilitaire que revêt *Coula edulis* pour de nombreuses communautés rurales est bien établie (3, 8, 21). A la fois source de nourriture et de produits médicinaux, l'arbre a des usages diversifiés (13, 19). Une des premières étapes dans la stratégie de promotion de l'espèce est d'analyser les pratiques locales d'exploitation de la ressource et d'explicitier leur poids économique relatif dans les budgets des ménages et, au-delà, dans l'économie rurale. Au travers de cette étude préliminaire, nous avons pu montrer que *C. edulis* est utilisé selon une stratégie de subsistance par les populations, avant tout pour leur autoconsommation et éventuellement pour générer un revenu qui reste marginal. Si l'on désire que la collecte des PFNL d'importance locale comme *C. edulis* soit porteuse d'un réel développement économique en zone rurale, il serait souhaitable d'orienter la gestion de la ressource à la fois dans une stratégie de conservation *ex situ*, où le PFNL est domestiqué et intègre le cycle agricole et à la fois dans une stratégie de revenus supplémentaires où l'exploitation répond à une demande marchande.

## Références bibliographiques

1. Bahuchet S. & Leclerc C., 2000, Une aire de conservation : La périphérie de la réserve du Dja pp 43-115. In : S. Bahuchet & P. de Maret (Eds) Les peuples des forêts tropicales d'aujourd'hui. APFT-EU, vol. 3, Bruxelles, 456 p.
2. Biloso A. & Lejoly J. 2006, Etude de l'exploitation et du marché des produits forestiers non ligneux à Kinshasa. *Tropicultura*, **24**, 183-188.
3. Bukola, C.A.T. & Kola A., 2008, Antimicrobial activities of *Coula edulis*. *Research Journal of Medicinal Plant*, **2**, 86-91.
4. Dieye P.N., Montaigne E., Duteurtre G. & Boutonnet J.P., 2005, Déterminants des transactions et arrangements contractuels dans les systèmes de collecte du lait local au Sénégal. SFER, Montpellier, 23 p.
5. Dupré G., 1982, Un ordre et sa destruction. Orstom, Paris, 423 p.
6. Duteurtre G., Koussou M.O. & Leteuil H., 2000, Une méthode d'analyse des filières. N'djamena, 36 p.
7. Fidele G., Urech Z.L., Rehnus M. & Sorg J.P., 2010, Impact of women's harvest practices on *Pandanus guillaumetii* in Madagascar's lowland rainforests. *Economic Botany*, **65**, 158-168.
8. Johnson E.J. & Johnson T.J., 1976, Economic plants in a rural Nigerian market. *Economic Botany*, **30**, 375-381.
9. Lescuyer G., 2010, Importance économique des produits forestiers non ligneux dans quelques villages du sud-Cameroun. *Bois et Forêts des Tropiques*, **304**, 15-24.
10. Loubelo E., 2012, Impact des produits forestiers non ligneux (PFNL) sur l'économie des ménages et la sécurité alimentaire : cas de la République du Congo. Thèse de doctorat, Université de Rennes 2, 260 p.
11. Loung J-F., 1996. Les Pygmées camerounais face à l'insuffisance des produits alimentaires végétaux de forêt équatoriale pp 325-336. In : C.M. Hladik, A. Hladik, H. Pagezy, O.F. Linares, G.J.A. Koppert & A. Froment (Eds) L'alimentation en forêt tropicale : interactions bioculturelles et perspectives de développement. Unesco, vol. 1, Paris, 639 p.
12. Mbétid-Bessane E., 2005, Commercialisation des chenilles comestibles en République Centrafricaine. *Tropicultura*, **23**, 3-5.
13. Moupela C., Vermeulen C., Daïnou K. & Doucet J-L., 2011, Le noisetier d'Afrique (*Coula edulis* Baill.). Un produit forestier non ligneux méconnu. *Biotechnol. Agron. Soc. Environ.*, **15**, 451-461.
14. Moupela C., Doucet J-L., Daïnou K., Brostaux Y., Fayolle A. & Vermeulen C. (sous presse), Reproductive ecology of *Coula edulis* Baill.: source of a valuable non-timber forest product. *Tropical Ecology*.

15. Noubissie E., Tieguhong J. C. & Ndoye O., 2008, Analyse des aspects socio-économiques des produits forestiers non ligneux (PFNL) en Afrique Centrale. Fao, Rome, 58 p.
16. Shackleton S., Shanley P. & Ndoye O., 2007, Invisible but viable: recognising local markets for non-timber forest products. *International Forestry Review*, **9**, 697-712.
17. Sosef M.S.M., Issembe Y., Bourobou H.P. & Koopman W.J.M., 2004. Botanical diversity of the Pleistocene forest refuge Monts Doudou pp 17-92, *in* : B.L. Fischer (Ed.), Monts Doudou, Gabon: a floral and faunal inventory with reference to elevational variation, San Francisco, United States, *Memoirs of the California Academy of Sciences* 28.
18. Tabouna H., 2007, Commerce sous régional et international des produits forestiers non ligneux alimentaires et des produits agricoles traditionnels en Afrique Centrale : Etat des lieux et stratégie de développement. Fao, Rome, 139 p.
19. Tamokou J.D.D., J.R. Kuate, D. Gatsing, A.P. Nkeng Efouet & A.J. Njouendou. 2011, Antidermatophytic and toxicological evaluations of dichloromethane-methanol extract, fractions and compounds isolated from *Coula edulis*. *Iranian Journal of Medical Sciences*, **36**, 111-121.
20. Tchawe Hacheu E. 2003, L'approvisionnement et la distribution alimentaire à Douala (Cameroun): logiques sociales et pratiques spatiales des acteurs. Thèse de doctorat, Université de Paris I, 455 p.
21. Tchiegang C., Kapseu C. & Parmentier M., 1998. Chemical composition of oil from *Coula edulis* (Bail.) nuts. *Journal of Food Lipids*, **5**, 103-111.
22. Vantomme P. & Gazza S., 2010, Le défi de la sylviculture en faveur des produits forestiers non ligneux sous les tropiques : de la cueillette à l'agriculture ? *Bois et Forêts des Tropiques*, **304**, 5-13.
23. Vermeulen C., Dubliez E., Procs P., Diowo Mukumary S., Yamba Yamba T., Mutambwe S., Peltier R., Marien J-N. & Doucet J-L., 2011, Enjeux fonciers, exploitation des ressources naturelles et forêts des communautés locales en périphérie de Kinshasa, RDC. *Biotechnol. Agron. Soc. Environ.*, **15**, 535-544.

## Chapitre 4. Reproductive ecology of *Coula edulis*

Nous avons vu au Chapitre 3 l'importance utilitaire que revêt *Coula edulis* pour de nombreuses communautés rurales. Dans ce Chapitre 4, nous allons essayer non seulement de décrire les caractéristiques reproductives de l'espèce mais aussi les patrons de production des fruits entre années et individus. Les observations phénologiques et la quantification de semences présentes autour des arbres adultes sont essentielles dans la compréhension de la biologie de l'espèce et dans la mise en œuvre des orientations sylvicoles.



**Planche 1.** (a) observations phénologiques, (b) suivi de l'accroissement diamétrique, (c) exemple de collecteur destiné à l'évaluation de la production fruitière, et (d) pesage de la production (Photos C. Moupela).

#### 4. Reproductive ecology of *Coula edulis* Baill.: source of a valuable non-timber forest product (*Article 3*).

---

Moupela Christian, Doucet Jean-Louis, Daïnou Kasso, Brostaux Yves, Fayolle Adeline, Vermeulen Cédric.  
*Tropical Ecology*, accepté.

##### **Abstract:**

The reproductive ecology of *Coula edulis* (Olacaceae), source of a highly valuable non-timber product for African populations, has been investigated on a large tree sample size in a Gabonese forest for a 3-year period, in order to propose options for its domestication. Reproduction is annual and the minimum tree diameter for flowering was 10.6 cm while the diameter for regular fructification was 23 cm. The annual diameter increment (ADI; mean = 0.22 cm year<sup>-1</sup>) was affected by crown exposure, but not by initial tree diameter or fruit production. Tree diameter influenced fruiting frequency and fruit production. There was a strong correlation between fruit production of 2011 and 2012 (Pearson's  $r = 0.85$ ;  $P < 0.001$ ), suggesting a possible heritability of that trait, knowing that additional investigations are required to confirm this pattern. Phenotypical selection should be performed prior to any propagation activity. Moreover, as most of *C. edulis* fruits were sterile (64%), we proposed that silvicultural strategies should be based on vegetative propagation.

**Key words:** Diameter growth, fruit production, phenology, NTFP, tropical rainforest.

**Résumé:**

*Coula edulis* (Olacaceae) constitue un produit forestier non ligneux à multiples usages pour les populations africaines. Dans cette étude, nous présentons les observations menées durant trois années consécutives dans une forêt gabonaise sur 150 tiges échantillonnées. Elles concernaient l'écologie reproductive de l'espèce *C. edulis*, dans l'optique de sa domestication.

Parmi les résultats essentiels de cette étude, il apparaît que la floraison et la fructification sont annuelles et régulières. Au niveau individuel, ces deux phases durent en moyenne  $46 \pm 34$  jours et  $76 \pm 47$  jours respectivement. Le diamètre minimum de floraison est de 10,6 cm tandis que le diamètre de fructification régulière est de 23 cm. L'accroissement annuel moyen de l'espèce est de 0,22 cm/an. Il est faiblement expliqué par le diamètre à l'origine mais il est affecté par l'exposition de la cime à la lumière. La production fruitière est fortement liée au diamètre des semenciers et varie de 2011 à 2012 (Pearson's  $r = 0.85$ ;  $P < 0.001$ ), suggérant une possible hérabilité de ce trait, sachant que des investigations supplémentaires sont nécessaires pour confirmer cette tendance. En outre, la plupart des fruits sont stériles (64%), les stratégies sylvicoles doivent se baser non seulement sur une sélection des phénotypes appropriés mais aussi sur la multiplication végétative.

**Mots clés:** Accroissement diamétrique, production fruitière, phénologie, PFNL, forêt tropicale.

## Introduction

For centuries, non-timber forest products (NTFPs) have played a considerable role for rural people inhabiting tropical rainforest zones, by providing them with food and trade products (FAO 2010; Hill *et al.*, 2007; Moupela *et al.*, 2011). Despite their importance, NTFPs have received little attention by ecologists as they are economically less important than timber products (Aiyelaagbe *et al.*, 1998; Anegbeh *et al.*, 2003; Atangana *et al.*, 2001; Debroux 1998; Guariguata *et al.*, 2010; Guedje *et al.*, 2003). As a result, there is a real risk of loss of certain NTFPs due to unsustainable harvesting, especially taxa with a small or restricted spatial range. Domestication initiatives can prevent such a loss as they aim to integrate NTFPs into farming systems; thus reducing the pressure on natural forests (Atangana *et al.*, 2001; Kanten & Beer 2005; Leakey & Simons 1998). While providing food and a diverse range of other products to farmers, agroforestry practices can also generate substantial cash for households. As domestication requires a perfect command of the propagation mechanisms of the target species, prior knowledge of its natural reproductive system is essential (Simons & Leakey 2004). If efficient, the natural regeneration process may simply be encouraged for establishing artificial plantations in crop lands.

In the African rainforest, plant taxa with NTFP value that have been studied are generally those with a high commercial potential internationally, such as *Baillonella toxisperma* Pierre, *Garcinia lucida* Vesque, *Dacryodes edulis* Lam., *Irvingia gabonensis* Baill. and *Prunus africana* Hook. In contrast, the African walnut, *Coula edulis* Baill., may appear less interesting since its harvestable non-timber products are generally marketed only at a national scale, and it has a limited distribution range. It occurs only in the Guineo-Congolian evergreen rainforests in West and Central Africa (Tchiegang *et al.*, 1998). However, *C. edulis* is undoubtedly very important for Central and West African populations, as the seeds are much appreciated by local people (Moupela *et al.*, 2011).

Despite the regional importance, *C. edulis* is still considered as a wild tree species, and only scarce information is available about its reproductive ecology and population dynamics (reviewed by Moupela *et al.*, 2011). Specifically, documented topics comprise botanical descriptions (Adam 1971; Adriaens 1951; Aubréville 1959; Louis & Léonard 1948; Villiers 1973; Vivien & Faure 2011), some propagation methods (Bonnéhin 2000; De La Mensbruge 1966; Miquel 1987) and its use by local populations (Ekop & Eddy 2005; Fort *et al.*, 2000; Van Neer & Clist 1991). The topics that have not received attention so far regarding this taxon and relevant aspects for domestication processes include characterization of its natural reproductive ecology, its fruit production potential and the factors which determine fruiting characteristics.

The present work aimed to characterize the natural reproductive patterns and fruit production potential in *C. edulis* in an evergreen forest of Gabon. Specifically, the study aimed to: (1) describe the

reproductive phenology of the focal species, (2) record fruit and seed characteristics and fruit production over two years, and (3) assess relationships between dendrometric tree traits (tree growth and crown exposure), reproductive phenology and fruit production.

#### 4.1 Material and methods

##### 4.1.1 Study species

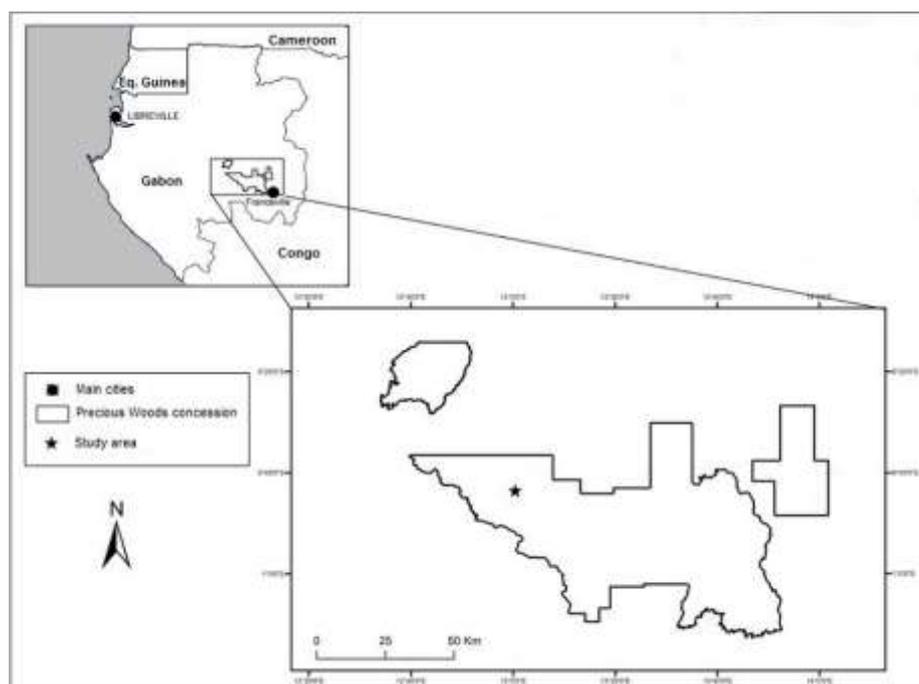
*Coula edulis* (Olacaceae) is commonly called African walnut or Gabon nut. Its distribution extends from Sierra Leone to the Democratic Republic of Congo (Vivien & Faure 2011). It displays a dependence on the evergreen forest zone (Vivien & Faure 2011), prefers clayey soils (Sosef *et al.*, 2004) and can be found in the forest understorey as well as in the top canopy, with an average adult diameter of 100 cm and a height of 30 m.

The African walnut plays an important role in the local economy (Bonnéhin 2000; Bukola & Kola 2008; Johnson & Johnson 1976; Schnell 1957): its wood is renowned for resistance to termites and is used locally in construction; its seeds contain a sweet and odorless yellow oil with a high nutritive value (Adraïens 1951; Busson 1965; Louis & Léonard 1948; Tchiegang *et al.*, 1998); and its bark is used in traditional medicine as a purgative and for treatment of back pain (Tamokou *et al.*, 2011; Walker & Sillans 1995). Cirad (2008) suggested that the wood of *C. edulis* could be of economic interest in the future.

##### 4.1.2 Study site

The study was conducted in the forest concession managed by the logging company Precious Woods Gabon, located near Lastoursville, southeastern Gabon, between 0°30′-1°00′ S and 12°30′-14°0′ E (Fig. 1). The vegetation is a typical evergreen forest dominated by Caesalpiniaceae and Burseraceae (White 1986). The climate is equatorial, with two high-rain seasons (March–May and September–December; thereafter called “wet” seasons) and two seasons with less rainfall (June–August and January/February; hereafter called “dry” seasons). Annual rainfall is 1,700 mm and average annual temperature is around 26°C, with peaks from February to April and minimum temperatures in July/August.

The dominant soil-type is a yellow lateritic derived from a hydrolyzed substratum in which most of the bases are exported. These soils display a low chemical level of fundamental components, but physical properties are suitable when the clay content is high enough (Martin *et al.*, 1981).



**Figure 1.** Location of the study site in a logging concession, Gabon.

#### 4.1.3 Phenological monitoring and assessment of diameter growth

A total of 150 trees with a diameter at breast height (dbh)  $\geq 5$  cm were monitored. Phenological observations were recorded once per month from March 2009 to July 2012 (40 months). Each month, a team of three local technicians used a semi-quantitative method to estimate the intensity of phenophases, using binoculars to observe the percentage of the crown covered by each organ type: leaves, flowers and fruits (e.g. Bentos *et al.*, 2008; Bourland *et al.*, 2012; Engel & Martins 2005; Tesfaye *et al.*, 2011). For each organ, values provided by the three observers were averaged to obtain the estimate of phenophase intensity. In addition, to minimize inter-observer variance, the same team of technicians conducted all phenological observations throughout the 3-year study period.

Annual diameter measurements were obtained for a subsample of 130 trees (Table 1). We excluded 20 trees from the 150 individuals sampled for phenological observations, because their trunks had major defects. Diameter was consistently measured by the same technician, using the same diameter tape. The measurement line on the tree trunk was delimited by two painted bands. The annual increment in stem growth was estimated by the difference in diameter of the last and the first measurements (cm) divided by time (years). In order to assess the impact of crown position (*sensu* Dawkins 1958) on growth, the method suggested by Moravie *et al.* (1999) was used. This method is based on the codification proposed by Dawkins (1958) and Synnott (1979). The value assigned to a tree depends on its exposure to sunlight. Moravie *et al.* (1999) and Gourlet-Fleury (1998) demonstrated the reliability of this codification (analogous to crown illumination index) in estimating the quantity of light received by a target tree crown.

#### 4.1.4 Fruits of *Coula edulis* and their characteristics

The total fruit biomass of *C. edulis* individuals was assessed for two consecutive fruiting seasons (2011 and 2012), from December to April (corresponding to the yearly period of fruit production), based on a sample of 25 adult trees of different diameters. These met all the following criteria: (i) the trees were isolated, (ii) the trees were selected from 130 individuals monitored for diametric growth and (iii) the adult trees did not occur in areas accessible to local populations. Each of these sampled trees was far enough away from other conspecific trees (minimum 30 m) that fruits found beneath a target crown were sure to have come from that focal tree. A plastic circular collector as large as the crown surface was installed about 1 m above the ground, to avoid predation from terrestrial animals. The following data were gathered every week for each collector: (1) the total number and weight of all fruits, (2) the total weight of fresh and intact fruits, (3) the proportion of fruits without kernel (sterile fruits), based on a random subsample of 50 fruits/tree (a total of 1,250 fruits), and (4) the proportion of fruits displaying insect damage, based on a random subsample of 10 fruits/tree (250 fruits in total). Points (3) and (4) were conducted only in 2011.

Finally, we selected 10 intact fruits from each of 14 mother trees for a detailed characterization of fruit physical traits. For each fruit and its nut and kernel (the latter being dried before characterization), we recorded: (1) mass, using a precision scale, (2) length and width (median diameter), measured with a caliper.

#### 4.1.5 Data analysis

Following the description of each phenological phase, the different diameter thresholds for the onset of fertility (sexual maturity of trees) and fructification were determined. The minimum diameters for fertility (MDFe) and fructification (MDFr) correspond to the minimum stem diameters for which flowers and fruits were observed, respectively. The relationship between stem diameter and probability of fruiting, at least, once over a three-year period was established using a binary logistic regression. The relationship between diameter and frequency of fruiting was tested with a Kruskal-Wallis non-parametric analysis of variance (ANOVA), to compare the average diameter of four expected productive groups (trees with dbh > MDFr): (1) those that did not bear fruit,  $T_0$ ; (2) those that produced fruit once in three years,  $T_1$ ; (3) those that bore fruit twice in three years,  $T_2$ ; and finally (4) those that bore fruit three times in three years,  $T_3$ . A pairwise comparison of groups was then performed using the Mann-Whitney test.

For each tree, the mean annual diameter increment (ADI), over three years, was calculated, and the influence of initial diameter and crown exposure on ADI was tested by performing a linear regression and analysis of covariance (ANCOVA), respectively, assuming that diameter is the covariate of the crown exposure parameter for the latter. Variation in ADI between years was tested using an ANCOVA with repeated measures. To verify a possible impact of fruiting frequency on stem growth,

ADI of the different fruiting groups ( $T_0$ ,  $T_1$ ,  $T_2$  and  $T_3$ ) was compared. For that, we performed an ANCOVA and specified tree diameter as the covariate of fruiting frequency. Along the same lines, we performed a linear regression between individual ADI and fruit production for testing the hypothesis that with more resources allocated to reproduction tree growth will be less.

A biometric characterization of the diaspore traits (fruits, kernels and nuts) was carried out. We then presented a correlation matrix illustrating at which extent a given organ can be estimated from the others.

The statistical analyses were carried out with the STATISTICA version 6.0. program. Mean values of different parameters were provided with their standard errors.

## 4.2 Results

### 4.2.1 Phenological spectrum and reproductive demography

As the African walnut is an evergreen species, leaves are abundantly present in the crown regardless of climatic season. The renewal of older leaves is continuous, though more pronounced during the long dry season (June–August). Leaf cover peaks during the wet seasons.

Flowering and fruiting are regular and annual in *C. edulis* (Fig. 2). At individual level, these two reproductive phases last on average  $46 \pm 34$  days and  $76 \pm 47$  days, respectively. Flowering peaks in November or December, but total flowering time can encompass a 6-month period, from July to January. The end of the dry season from February to March corresponds with the period of greatest fruit production.

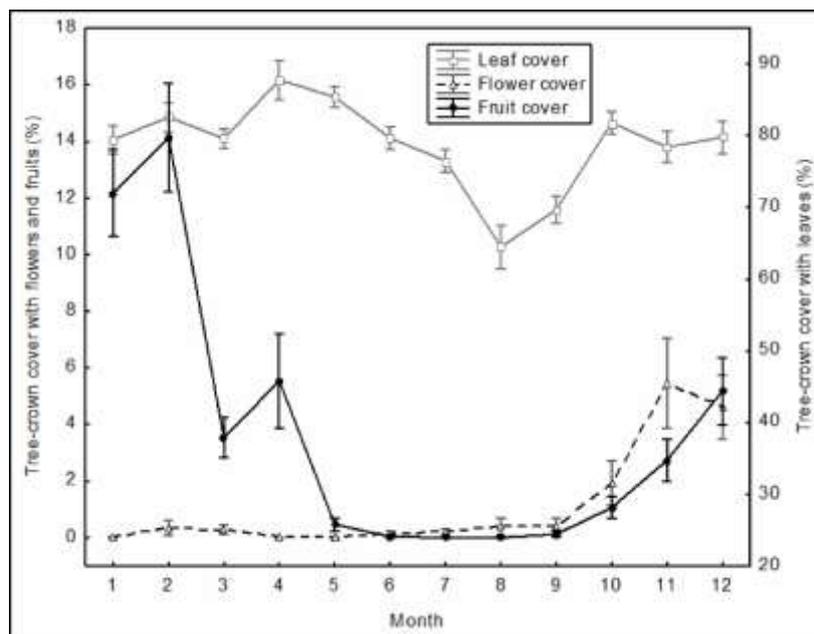
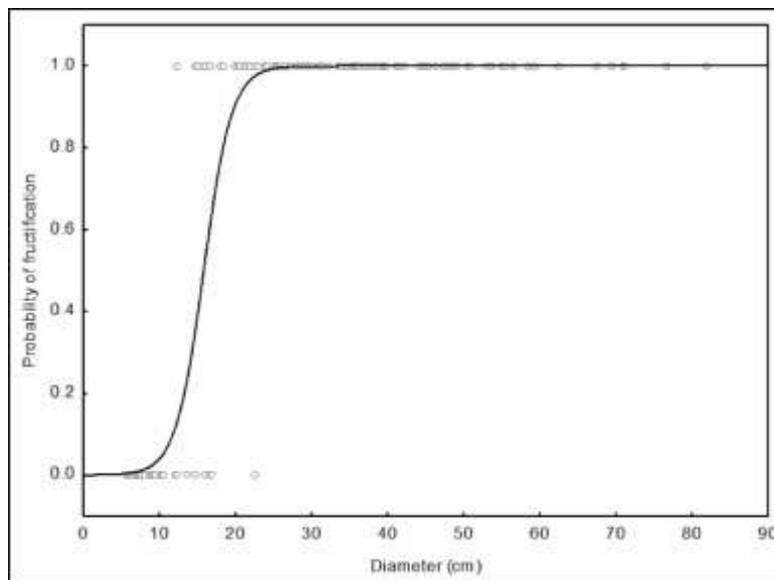


Figure 2. Phenology dynamics. Months: 1 = January; 2 = February; etc.

Flowering was observed in individuals with a minimum diameter of 10.5 cm (MDFe). However, mature fruits were observed only on individuals of at least 12.3 cm diameter (MDFr). The probability of an individual being able to produce ripe fruits can be estimated from Figure 3; this suggests dbh  $\approx$  23 cm is the most probable minimum size for bearing ripe fruits (with a probability  $>$  95%), at least once during three years (Fig. 3). Therefore, dbh of 23 cm may be considered a reliable estimate of the diameter for regular fructification.

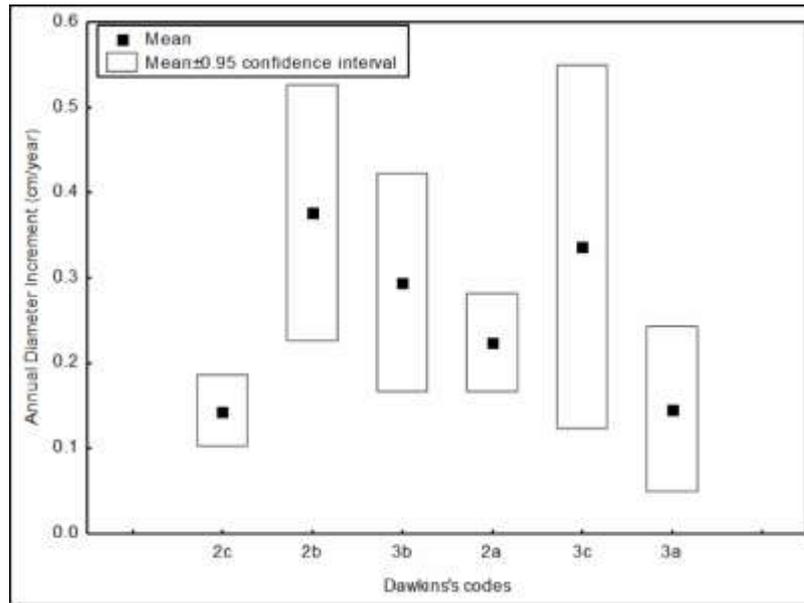
Fructing frequency was affected by tree diameter (ANOVA K-W,  $H = 30.24$ ,  $P < 0.0001$ ). A pairwise comparison showed that there is no significant difference between the three first categories ( $T_0$ ,  $T_1$  and  $T_2$ ). Trees that produced fruit every year had significantly greater diameters than the other trees: dbh =  $38.9 \pm 15.2$  cm versus  $19.9 \pm 7.0$  cm.



**Figure 3.** Probability of fructification according to diameter. Logistic regression:  $y = e^{-(8.62 + 0.54x)} / (1 + e^{-(8.62 + 0.54x)})$ ; where  $y$  = probability of fructification, and  $x$  = diameter of the tree (cm).

#### 4.2.2 Diameter growth and interaction with other tree traits

Overall, the mean ADI (130 individuals, 3-year measurement period) was  $0.22 \pm 0.2$  cm/year. Pearson's correlation revealed no significant relationship between initial tree diameter and ADI ( $r = 0.149$  and  $P = 0.097$ ). However, crown exposure influenced diameter growth (ANCOVA,  $F(5,117) = 3.63$ ,  $P = 0.004$ ). The pairwise comparison highlighted a significant difference between categories 2c (least exposed) and 2b (grouping of highly exposed individuals) (Fig. 4). ADI significantly varied from one year to another (repeated ANOVA;  $F(3,120) = 55.78$  and  $P < 0.001$ ). Repeated Student's  $T$  test showed that growth in year 2 was significantly different from the two other years. Finally, fructing frequency did not affect annual diameter increment (ANCOVA;  $F(3,77) = 0.96$  and  $p = 0.415$ ).



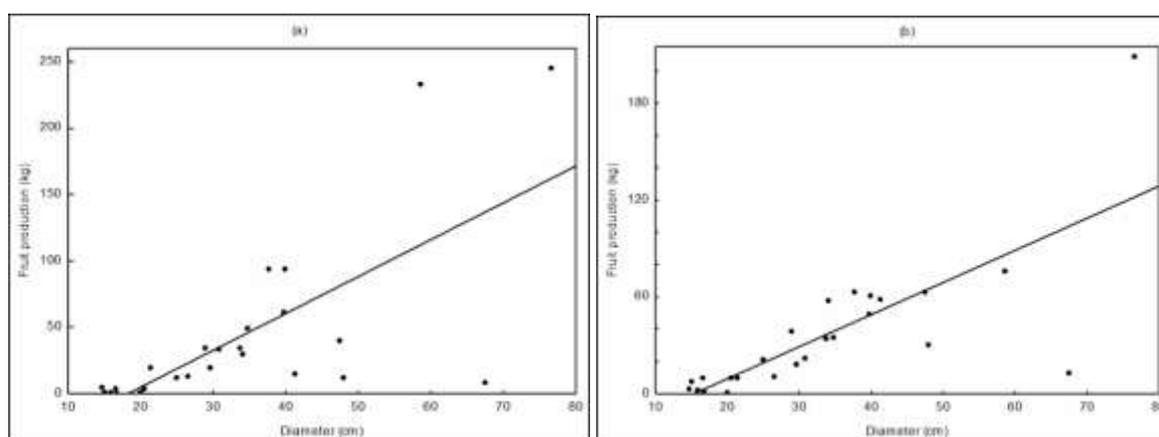
**Figure 4.** Growth following the Dawkins code (adapted from Moravie *et al.*, 1999). The arrangement of the codes follows a gradient of exposure of the crowns to sunlight.

#### 4.2.3 Fruit production and interaction with tree size parameters

Mean fruit cover ranged from 21% in 2012 to 38% in 2011. As expected, fruit production followed the same trend, with  $36.0 \pm 8.8$  kg/tree in 2012 versus  $42.0 \pm 13.3$  kg/tree in 2011. The yearly number of fruits per tree also varied from 1246 to 1438 on average (Table 1). Fruit production significantly correlated with tree diameter, with Pearson's correlation coefficients ranging from 0.70 to 0.75 (Fig. 5). In addition, there was a significant correlation between yearly fruit production at an individual level: trees that gave the lowest amount of fruit in 2011 did similarly in 2012, while the best producers in 2011 maintained their status in 2012 (Pearson's  $r = 0.85$ ;  $P < 0.001$ ). But there was no relationship between diameter increment and average fruit production over the two years (Pearson's  $r = 0.34$ ;  $P = 0.098$ ).

**Table 1.** Diameter structure of sampled trees and parameters of mean fruit production (standard error).

Diameter class	Number of trees (N)		Number of mother trees sampled		Fruit mass (kg/tree)		Number of fruits/tree	
	<i>Phenology</i>	<i>Growth diameter</i>	2011	2012	2011	2012	2011	2012
[5-10 cm]	23	22	0	0	0	0	0	0
[10-20 cm]	29	28	6	6	1.8 (0.8)	4.3 (1.6)	62 (31)	135 (48)
[20-30 cm]	27	26	7	7	19.2 (4.7)	20.6 (4.9)	578 (160)	600 (161)
[30-40 cm]	25	21	6	6	60.1 (13.4)	48 (7.3)	2048 (492)	1544 (292)
≥ 40 cm	46	33	6	6	92.4 (51.2)	67.4 (31.1)	3207 (1808)	2810 (1209)
<b>Total</b>	<b>150</b>	<b>130</b>	<b>25</b>	<b>25</b>	<b>42.2 (13.3)</b>	<b>36 (8.8)</b>	<b>1438 (470)</b>	<b>1246 (335)</b>



**Figure 5.** Relationship between biomass of fruit produced and diameter of the adult tree (a) in the year 2011 ( $r^2 = 0.49$ ;  $P = 0.001$ ) and (b) in the year 2012 ( $r^2 = 0.58$ ;  $P < 0.001$ ).

Thorough measurements of 140 fruits revealed a mean mass of  $38.5 \pm 7.7$  g with a mean length of  $4.0 \pm 0.3$  cm and diameter  $3.8 \pm 0.2$  cm. Each kernel weighed  $21.3 \pm 3.7$  g on average with a length of  $3.6 \pm 0.2$  cm and diameter  $3.0 \pm 0.2$  cm. The nuts presented a mean individual weight of  $7.4 \pm 1.5$  g with length  $2.0 \pm 0.13$  cm and diameter  $1.8 \pm 0.12$  cm. Simple correlation between these characters showed that all are significantly correlated (an example of the mass of the different organs was given in Table 2). We also noted that tree diameter did not influence the average individual mass of fruit, kernel and nut (Table 3).

**Table 2.** Correlation coefficients  $r$  between three fruit components: mass of the entire fruit, the kernel and the nut. \*\* and \*\*\* indicate significant correlations (Pearson's  $r$ ).

	Fruit mass	Kernel mass	Nut mass
Fruit mass	–	0.516***	0.321***
Kernel mass	–	–	0.245**

**Table 3.** Correlation coefficient  $r$  between tree diameter and mean weight of the entire fruit, the kernel and the nut.

Parameters	$r$	$P$ -value
Fruit mass	- 0.006	0.945
Kernel mass	0.017	0.841
Nut mass	- 0.086	0.327

A notable proportion of *Coula* fruits were attacked by insects (56%), resulting in many holes in the kernel. In some cases, the kernel was entirely destroyed, and became mealy. There was no significant correlation between tree size and occurrence of damaged fruits (Pearson's  $r = -0.19$ ;  $P = 0.339$ ). We also observed that pollination does not appear to be efficient in the study population: 64% of non-damaged fruits sampled appeared to be sterile, as the kernel was lacking. The proportion of "empty" fruits was significantly greater in trees with higher values of dbh (Pearson's  $r = 0.42$  and  $P = 0.037$ ).

### 4.3 Discussion

This is the first description of its type for *Coula edulis*, an important NTFP-producing tree species for West and Central African human populations. Ideally, studies of phenology, diameter growth or fruit production require mid- to long-term observation periods in order to take into account influences of climate. However, long-term investigations are challenging in tropical rainforest conditions, and only a small proportion of studies are able to provide such data. The present work, based on data collected over a 3-year period and comprising a large sample size, is, therefore, highly valuable.

#### 4.3.1 Phenology of *C. edulis*

Hecketsweiler (1992) was the first to describe the phenology of *C. edulis* in the Impassa forest of Gabon. His results were based on 15 trees with a dbh  $\geq 19$  cm. Hecketsweiler (1992) observed that a partial leaf-shedding occurs during the longest dry season (June to August). The results of the present study confirm this, and also show that previous studies using small sample sizes with a high diameter threshold were inadequate for understanding the reproductive ecology of the African walnut. *Coula*

*edulis* regularly bears ripe fruits from 23 cm of dbh, but fruit production can occur in smaller trees, to dbh = 12 cm. This information is essential for farmers interested in planting this tree species in crop land. One may note that although *C. edulis* is a typical plant of evergreen forests, the peaks of flowering and fruiting appear to be sensitive to some climatic inductions because they match climatic seasons or transition periods: the end of a wet season for flowering (November/December), and the end of a dry season for the fruiting peak (February/March). A number of authors have documented the possible influence of various climatic factors on flowering and fruiting rates in the tropical equatorial zone. In Gabon, Hecketsweiler (1992) reported that 63–71% of tree species in our study region have reproductive timing similar to that of *C. edulis*. In the southern part of Cameroon, Mbarga *et al.* (1999) also noted that fruit ripening of tree species presents two peaks, with one in March. This trend was confirmed in other species-specific studies [e.g. Kouadio (2009) for *Mansonia altissima* Chev., Daïnou *et al.* (2012) for *Milicia excelsa* Berg].

Reproductive phenophases depend on climate and intrinsic physiological cues. However, the exact climatic factors under the onset of those phenomena remain obscure (Debroux 1998). Khan *et al.* (1999) suggested changes in rainfall or temperature to be the main factors influencing fruiting. Others (Anderson *et al.*, 2005; Bollen & Donati 2005; David *et al.*, 2012; Rojas-Robles & Stiles 2009; White 1994) have proposed that relative humidity, day length and solar radiation may constitute the triggers of initiation of flowering and fruiting. The difficulties incurred in disentangling the role of each factor may be because most of these studies only considered some of the potential influencing factors for their specific analyses. In addition, several climatic variables inter-correlate, meaning that testing the determinants of reproductive phenology requires unbiased and powerful methods of analysis. In our case, we were not able to determine the climatic cue, which may explain flowering or fruiting initiation in *C. edulis*. We had monthly rainfall data for the study area, but because phenophases are annual in *C. edulis*, many years of monitoring would be necessary for testing relationships between changes in rainfall and the start of phenophases.

Knowledge of the duration of reproductive phenophases and associated plant requirements is important for the development of agroforestry strategies, in order to schedule diaspore collection and to plan crop rotation. Fruiting in *C. edulis* can last up to six months; similar to other animal seed-dispersed plant species from the same region (e.g. see Debroux 1998). Theoretically, the selective pressure against individuals to reproduce at peak moments has been proposed as an explanation for long flowering and fruiting periods in plants (Ollerton & Lack 1992). This theory could apply to the case of *C. edulis*: although we did not record the temporal dynamics of predation incidence, it is likely that fruit predation or dispersal will mostly occur at the peak of fruiting, as is the case for the majority of animal-dispersed plant species (Aizen 2003; Howe & Smallwood 1982; Tadwalkar *et al.*, 2012). As most frugivorous animals interested in *C. edulis* fruits act as predators rather than dispersers (Moupela, submitted), diaspores produced at fruiting peak may not be selectively favored, leading to the

persistence of a large variance in flowering and fruiting times, as described for other species (Nyiramana *et al.*, 2011, Beaune *et al.*, 2012).

#### 4.3.2 Annual diameter increment (ADI): determinants and interactions with tree characteristics

The annual diameter increment of *C. edulis* was low (0.22 cm/year), as is that of *Garcinia lucida* (0.1 cm/year, Guedje *et al.*, 2003), which is also an understorey NTFP-producing tree species of tropical forests. In general, shade-bearing woody plants have a slower growth rate than canopy tree species (mostly light-demanders). In the case of *C. edulis*, diameter growth was not influenced by either initial tree diameter or fruit production. The former result concurs with the findings of Gourlet-Fleury (1998) who demonstrated that in general, initial diameter be used to predict diameter increment. However, the latter result was surprising: as Fenner (1998) showed, efficient reproduction generally occurs to the detriment of diameter growth. It should be emphasized that for the purpose of the present study, we considered fruit production to reflect reproductive effort, and we stress that flowering effort should also be included. Even in cases where flower cover could represent reproduction, in the global equation to quantify individual reproductive effort the relative importance of flowering and fruiting is unknown. We acknowledge and stress that fruiting effort is not always analogous to reproductive effort. On the other hand, we found that ADI was influenced by crown exposure of the tree: the least exposed trees displayed the lowest growth values. While this result was in accordance with several other studies (e.g. Dyer *et al.*, 2010; King *et al.*, 2005), it highlighted uncertainties regarding light requirements of *C. edulis* reported by Doucet (2003): a shade-bearing tree species typical of mature evergreen forest should present greater growth at understory stage than at canopy level.

Based on an ADI of 0.22 cm/year, it would take approximately 104 years for an individual to reach the regular diameter for fructification (23 cm) in natural conditions. Assuming that this natural growth pattern would not significantly change in a farming environment, vegetative propagation techniques (stem cutting, grafting, layering, etc.) for domestication are recommended, as they generally accelerate both vegetative and sexual maturity processes (Meunier *et al.*, 2008).

#### 4.3.3 Fruit production: perspectives for agroforestry

This study was the first to extensively characterize fruit production and fruit traits of *Coula edulis*. Fruit production significantly varied between individuals and between years. We note that our estimates could have been biased by fruit consumption from arboreal rodents before diaspores fell beneath mother trees. Fruit production is also under genetic influence, and more than flowering for example (Nanson 2004), and this is evident here as the correlation coefficient between years was high and significant (Pearson's  $r = 0.85$ ). This assertion requires further investigation, in order to determine the heritability of the trait; but we assume fruiting parameters to be highly heritable in *C. edulis* as

they are in most of plant species (McCarthy & Quinn 1990). Therefore, for agroforestry purposes, trees should be selected on the basis of favorable fruiting characteristics compared to other individuals from the same population. Ideally, candidate trees should have similar diameters to prevent a biased selection work due to the significant correlation between tree diameter and fruit production (see also Takenoshita *et al.*, 2008; Anderson *et al.*, 2005; Zardo & Henriques 2011) (otherwise, the majority of selected individuals would be simply the larger ones).

Unlike the observations of Hecketsweiler (1992) and Loung (1996), *C. edulis* seems to be a highly productive species with a regular fruiting rate in Gabon. Nevertheless, a significant proportion of diaspores are subject to insect attack which can reduce their economic value. Moreover, more than 60% of the fruits appeared to be sterile. This is likely to be the main difficulty for mass production of *C. edulis* by sowing in agroforestry systems. Undoubtedly, vegetative propagation is necessary to domesticate the African walnut.

The average sizes of fruits, kernels and nuts observed in Gabon were similar to those indicated for other African countries (Aubréville 1959, Villiers 1973; Vivien & Faure 2011). Although tree diameter determined the total fruit production per individual, it did not influence the average mass of each fruit. Similar observations have been made for *Irvingia gabonensis* Baill. in Cameroon (Atangana *et al.*, 2001).

#### 4.4 Conclusions

The African walnut is an important resource for people in Central and West Africa, making it a valuable candidate for domestication. Our study constituted the first overview of the reproductive ecology of *C. edulis*, with a special emphasis on aspects pertaining to agroforestry. We revealed that, as with most rainforest tree species, *C. edulis* can become sexually mature at small diameters. But this might be due to a low annual diameter growth, meaning that the youngest flowering *C. edulis* trees are as old as those of other taxa, which display greater diameter increments. We also found interactions between phenology, tree size parameters, diameter growth and fruit production. For example, it should be borne in mind that the number of fruits produced per tree seems to be heritable, but this suggestion requires further investigation as we showed that fruit production was also dependent to dbh for instance. For agroforestry purposes, vegetative propagation methods should be tested in the future, since sowing is not likely to provide good results and the majority of seeds are naturally sterile. In addition, vegetative propagation maintains tree characteristics while accelerating flowering and fruit production.

## References

- Adam, J.G. 1971. *Flore descriptive des Monts Nimba*. Muséum national d'histoire naturelle, Paris.
- Adriaens, E.L. 1951. *Les Oléagineux du Congo Belge*. Ministère des Colonies, Bruxelles.
- Aiyelaagbe, I.O.O., A.O. Adeola, L. Popoola & K.O. Obisesan. 1998. Agroforestry potential of *Dacryodes edulis* in the oil palm-cassava belt of southeastern of Nigeria. *Agroforestry Systems* **40**: 263-274.
- Aizen, M.A. 2003. Influences of animal pollination and seed dispersal on winter flowering in a temperate mistletoe. *Ecology* **84**: 2613-2627.
- Anderson, D.P., E.V. Nordheim, T.C. Moermond, Z.B. Gone Bi & C. Boesch. 2005. Factors influencing tree phenology in the Taï National Park, Ivory Coast. *Biotropica* **37**: 631-640.
- Anegbeh, P.O., C. Usoro, V. Ukafor, Z. Tchoundjeu, R.R.B. Leakey & K. Schreckenberg. 2003. Domestication of *Irvingia gabonensis*: 3. Phenotypic variation of fruits and kernels in a Nigerian village. *Agroforestry Systems* **58**: 213-218.
- Atangana, A.R., Z. Tchoundjeu, J.M. Fondoun, E. Asaah, M. Ndoumbe & R.R.B. Leakey. 2001. Domestication of *Irvingia gabonensis*: 1. Phenotypic variation in fruits and kernels in two populations from Cameroon. *Agroforestry Systems* **53**: 55-64.
- Aubréville, A. 1959. *La flore forestière de la Côte d'Ivoire*. Tome 1. CTFT, Nogent-sur-Marne.
- Beaune, D., L. Bollache, B. Fruth & F. Bretagnolle. 2012. Bush pig (*Potamochoerus porcus*) seed predation of bush mango (*Irvingia gabonensis*) and other plant species in Democratic Republic Congo. *African Journal of Ecology* **50**: 509-512.
- Bentos, T.V., R.C.G. Mesquita & G.B. Williamson. 2008. Reproductive phenology of Central Amazon pioneer trees. *Tropical Conservation Science* **1**: 186-203.
- Bollen, A. & G. Donati. 2005. Phenology of Littoral Forest of Sainte Luce, southeastern Madagascar. *Biotropica* **37**: 32-43.
- Bonnéhin, L. 2000. *Domestication paysanne des arbres fruitiers forestiers. Cas de Coula edulis Baill. (Olacacée) et de Tieghemella heckelii Pierre (Sapotacée) autour du Parc National du Taï, Côte d'Ivoire*. PhD Thesis, Wageningen Agricultural University.
- Bourland, N., L. Kouadio Yao, P. Lejeune, B. Sonké, J. Philippart, K. Dainou, F. Fétéké & J-L. Doucet. 2012. Ecology of *Pericopsis elata* (Fabaceae), a timber species considered as endangered, in southeastern Cameroon. *Biotropica* **44**: 840-847.
- Bukola, C.A.T. & A. Kola 2008. Antimicrobial activities of *Coula edulis*. *Research Journal of Medicinal Plant* **2**: 86-91.
- Busson, F. 1965. *Les plantes alimentaires de l'Ouest africain. Etude botanique, biologique et chimique*. Leconte, Marseille.
- Cirad. 2008. *Fiche technique de Coula edulis. Fiche n°197. Tropix 6.0. Caractéristiques technologiques de 245 essences tropicales*. Cirad, Montpellier.

- Daïnou, K., E. Laurenty, G. Mahy, O.J. Hardy, Y. Brostaux, N. Tagg & J-L. Doucet. 2012. Phenological patterns in a natural population of a tropical timber tree species, *Milicia excelsa* (Moraceae): Evidence of isolation by time and its interaction with feeding strategies of dispersers. *American Journal of Botany* **99**: 1-11.
- David, J.P., B.S. Murugan & R. Manakadan. 2012. Seasonality in fruiting of fig and non-fig species in a tropical dry evergreen forests in Sriharikota Island, southern India. *Tropical Ecology* **53**: 1-13.
- Dawkins, H.C. 1958. *The productivity of tropical high-forest trees and the reaction to controllable environment*. Commonwealth Forestry Institute, Oxford.
- Debroux, L. 1998. *L'aménagement des forêts tropicales fondé sur la gestion des populations d'arbres: l'exemple du moabi (Baillonella toxisperma Pierre) dans la forêt du Dja, Cameroun*. Ph.D. Thesis, Faculté universitaire des sciences agronomiques de Gembloux, Gembloux.
- De La Mensbrughe, G. 1966. *La germination et les plantules des essences arborées de la forêt dense humide de la Côte d'Ivoire*. CTFT, Nogent-sur-Marne.
- Doucet, J-L. 2003. *L'alliance délicate de la gestion forestière et de la biodiversité dans les forêts du centre du Gabon*. Ph.D. Thesis, Faculté universitaire des sciences agronomiques de Gembloux, Gembloux.
- Dyer, L.A., T.R. Walla, H.F. Greeney, J.O. Stireman & R.F. Hazen. 2010. Diversity of Interactions: A Metric for Studies of Biodiversity. *Biotropica* **42**: 281-289.
- Ekop, A.S. & N.O. Eddy. 2005. Comparative studies of levels of toxicant in the seeds of *Terminalia catappa* (Indian Almond) and *Coula edulis* (African Walnut). *ChemClass Journal* **2**: 74-76.
- Engel, V.L. & F.R. Martins. 2005. Reproductive phenology of Atlantic forest tree species in Brazil: an eleven year study. *Tropical Ecology* **46**: 1-16.
- FAO. 2010. *Ressources phylogénétiques. Ne pas les utiliser, c'est les perdre*. <http://www.fao.org/nr/cgrfa> (Accessed on 23 September 2011).
- Fenner, M. 1998. The phenology of growth and reproduction in plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* **1**:78-91.
- Fort, D.M., S.R. King, T.J. Carlson & S.T. Nelson. 2000. Miquartynoic acid from *Coula edulis*. *Biochemical Systematics and Ecology* **28**: 489-490.
- Gourlet-Fleury, S. 1998. Indices de compétition en forêt dense tropicale humide: étude de cas sur le dispositif sylvicole expérimental de Paracou (Guyane Française). *Annales des Science Forestières* **55**: 623-654.
- Guariguata, M.R., C. García-Fernández, D. Sheil, R. Nasi, C. Herrero-Jáuregui, P. Cronkleton & V. Ingram. 2010. Compatibility of timber and non-timber forest product management in natural tropical forests: perspectives, challenges, and opportunities. *Forest Ecology and Management* **259**: 237-245.

- Guedje, N.M., J. Lejoly, B.A. Nkongmeneck & W.B.J. Jonkers. 2003. Population dynamics of *Garcinia lucida* (Clusiaceae) in Cameroonian Atlantic forests. *Forest Ecology and Management* **177**: 231-241.
- Hecketsweiler, P. 1992. *Phénologie et saisonnalité en forêt gabonaise: l'exemple de quelques espèces ligneuses*. Ph.D Thesis, Université de Montpellier II, Montpellier.
- Hill, T., Y. Ouedraogo & L. Conditamde. 2007. L'entreprise villageoise d'exploitation des arbres au Burkina Faso-appuyer le développement des petites entreprises dont l'activité est fondée sur les produits forestiers non ligneux. *Unasylva* **228**: 32-37.
- Howe, H.F. & J. Smallwood. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual review of Ecology and Systematics* **13**: 201-228.
- Johnson, E.J. & T.J. Johnson. 1976. Economic plants in a rural Nigerian market. *Economic Botany* **30**: 375-381.
- Kanten, R.V. & J. Beer. 2005. Production and phenology of the fruit shrub *Eugenia stipitata* in agroforestry systems in Costa Rica. *Agroforestry Systems* **64**: 203-209.
- Khan, M.L., P. Bhuyan, U. Shankar & N.P. Todaria. 1999. Seed germination and seedling fitness in *Mesua ferrea* L. in relation to fruit size and seed number per fruit. *Acta Oecologica* **20**: 599-606.
- King, D.A., S.J. Davies, M.N. Nur Supardi & S. Tan. 2005. Tree growth is related to light interception and wood density in two mixed dipterocarp forests of Malaysia. *Functional Ecology* **19**: 445-453.
- Kouadio, Y.L. 2009. *Mesures sylvicoles en vue d'améliorer la gestion des populations d'essences commerciales de l'Est du Cameroun*. Ph.D. Thesis, Gembloux Agro-Bio Tech/ULg, Gembloux.
- Leakey, R.R.B. & A.J. Simons. 1998. The domestication and commercialization of indigenous trees in agroforestry for the alleviation of poverty. *Agroforestry Systems* **38**: 165-176.
- Louis, J. & J. Léonard. 1948. Olacaceae. pp. 250-253. In: W. Robyns & P. Starner (eds.) *Flore du Congo belge et du Ruanda-Urundi*. INEAC, Bruxelles.
- Loung, J.F. 1996. Les pygmées camerounais face à l'insuffisance des produits alimentaires végétaux dans la forêt tropicale. pp. 325-336. In: C.M. Hladik, A. Hladik, H. Pagezy, O.F. Linares, G.J.A. Koppert & A. Froment (eds.) *L'alimentation en forêt tropicale: interactions bioculturelles et perspectives de développement*. Unesco, Paris.
- Martin, D., Y. Chatelin, J. Collinet, E. Guichard & G. Sala. 1981. *Les sols du Gabon: pédogénèse, répartition et aptitudes*. Orstom, Paris.
- Mbarga Bibani, R., W.B.J. Jonkers & J. Essama Etoundi. 1999. Phénologie de 86 essences productrices de bois d'œuvre de la forêt dense humide sempervirente du Sud-Cameroun – Résultats préliminaires. In: R. I. Nasi, Amsallem & S. Drouineau (eds.) *La gestion des forêts denses africaines aujourd'hui: Actes du séminaire Forafri de Libreville*, Gabon. Cirad-forêt, Montpellier.

- McCarthy, B.C. & A.J. Quinn. 1990. Reproductive ecology of *Carya* (Jugandaceae): Phenology, pollination, and breeding system of two sympatric tree species. *American Journal of Botany* **77**: 261-273.
- Meunier, Q., R. Bellefontaine & O. Monteuis. 2008. La multiplication végétative d'arbres et arbustes médicinaux au bénéfice des communautés rurales d'Ouganda. *Bois et Forêts des Tropiques* **295**: 71-82.
- Miquel, S. 1987. Morphologie fonctionnelle de plantules d'espèces forestières du Gabon. *Adansonia* **9**: 101-121.
- Moravie, M.A., M. Durand & F. Houllier. 1999. Ecological meaning and predictive ability of social status, vigor and competition indices in a tropical rain forest (India). *Forest Ecology and Management* **117**: 221-240.
- Moupela, C., C. Vermeulen, K. Daïnou & J-L. Doucet. 2011. Le noisetier d'Afrique (*Coula edulis* Baill.). Un produit forestier non ligneux méconnu. *Biotechnologie, Agronomie, Société et Environnement* **15**: 451-461.
- Nanson, A. 2004. *Génétique et amélioration des arbres forestiers*. Presses agronomiques de Gembloux, Gembloux.
- Nyiramana, A., I. Mendoza, B.A. Kaplin & P.-M. Forget. 2011. Evidence for seed dispersal by rodents in Tropical Montane Forest in Africa. *Biotropica* **43**: 654-657.
- Ollerton, J. & A.J. Lack. 1992. Flowering phenology –An example of relaxation of natural selection? *Trends in ecology & evolution* **7**: 274-276.
- Rojas-Robles, R. & F.G. Stiles. 2009. Analysis of a supra-annual cycle: reproductive phenology of the palm *Oenocarpus bataua* in a forest of the Colombian Andes. *Journal of Tropical Ecology* **25**: 41-51.
- Schnell, R. 1957. *Plantes alimentaires et vie agricole de l'Afrique noire: Essai de phytogéographie alimentaire*. Larose, Paris.
- Simons, A.J. & R.R.B. Leakey. 2004. Tree domestication in tropical agroforestry. *Agroforestry Systems* **61**: 167-181.
- Sosef, M.S.M., Y. Issembe, H.P. Bourobou & W.J.M. Koopman. 2004. Botanical diversity of the Pleistocene forest refuge Monts Doudou. pp. 17-92. In: B. Fischer (ed.) *Monts Doudou, Gabon: a floral and faunal inventory with reference to elevational variation*. California Academy of Sciences.
- Synnott, T.J. 1979. *A manual of permanent plot procedure for tropical rainforests*. Commonwealth Forestry Institute, Oxford.
- Tadwalkar, M.D., A.M. Joglekar, M. Mhaskar, R.B. Kanade, B. Chavan, A.V. Watve, K. Ganeshiah & A.A. Patwardhan. 2012. Dispersal modes of woody species from the northern Western Ghats, India. *Tropical Ecology* **53**: 53-67.

- Takenoshita, Y., C. Ando, Y. Iwata & J. Yamagiwa. 2008. Fruit phenology of the great ape habitat in Moukalaba-Doudou National Park, Gabon. *African Study Monographs* **39**: 29-39.
- Tamokou, J.D.D., J.R. Kuate, D. Gatsing, A.P. Nkeng Efouet & A.J. Njouendou. 2011. Antidermatophytic and toxicological evaluations of dichloromethane-methanol extract, fractions and compounds isolated from *Coula edulis*. *Iranian Journal of Medical Sciences* **36**: 111-121.
- Tchiegang C, C. Kapseu & M Parmentier. 1998. Chemical composition of oil from *Coula edulis* (Bail.) nuts. *Journal of Food Lipids* **5**: 103-111.
- Tesfaye, G., D. Teketay, M. Fetene & E. Beck. 2011. Phenology of seven indigenous tree species in a dry Afromontane forest, southern Ethiopia. *Tropical Ecology* **52**: 229-241.
- Van Neer, W. & B. Clist. 1991. Le site de l'Age du Fer Ancien d'Oveng (Province de l'Estuaire, Gabon), analyse de la faune et de son importance pour la problématique de l'expansion des locuteurs bantou en Afrique Centrale. *Académie des Sciences* **32**: 105-110.
- Villiers, J.F. 1973. Icacinacées, Olacacées, Pentadiplandracées, Opiliacées, Octoknémacées. pp. 144-146. In: A. Aubréville & J.F. Leroy (eds.) *La flore du Gabon. n°20*. Muséum National d'Histoire Naturel, Paris.
- Vivien, J. & J.J. Faure. 2011. *Arbres des forêts denses d'Afrique Centrale*. Nguila-Kerou, Clohars Carnoet.
- Walker, R.A. & R. Sillans. 1995. *Les plantes utiles du Gabon*. Sépia, Libreville.
- White, F. 1986. *La végétation de l'Afrique*. Orstom-Unesco, Paris.
- White, L.J.T. 1994. Patterns of fruit-fall phenology in the Lopé Reserve, Gabon. *Journal of Tropical Ecology* **10**: 289-312.
- Zardo, R.N. & R.P.B. Henriques. 2011. Growth and fruit production of the tree *Caryocar brasiliense* in the Cerrado of central Brazil. *Agroforestry Systems* **82**: 15-23.

## Chapitre 5. *Coula edulis* seed removers

En complément au Chapitre 4, le présent chapitre enquête sur la communauté des animaux responsables de la dispersion et de la prédation des fruits de *Coula edulis* au sol. La démarche s'appuie sur la combinaison de trois approches complémentaires : (i) l'utilisation de pièges photographiques, (ii) l'exploration de terriers de rongeurs terrestres, et (iii) l'examen de crottes d'éléphants. La pérennité d'une espèce dépend de sa capacité à installer continuellement de nouveaux semis dans sa population d'arbres. Pour parvenir à cette fin, les espèces forestières ont développé une diversité de stratégies pour disperser leurs semences et faciliter leur installation dans de nouveaux milieux. Une bonne connaissance des exigences en matière de dispersion et de prédation permet la compréhension des mécanismes de recrutement et de croissance d'une espèce.



**Planche 1.** (a) chimpanzé posant devant les fruits de *Coula edulis*, (b) l'éléphant, un des nombreux prédateurs des fruits de *C. edulis* au sol, (c) écureuil consommant les fruits, et (d) les potamochères effectuent une véritable razzia sous les semenciers (Photos C. Moupela).

## 5. Dispersal and predation of diaspores of *Coula edulis* Baill. in an evergreen forest of Gabon (*Article 4*).

---

Moupela Christian, Doucet Jean-Louis, Daïnou Kasso, Tagg Nikki, Bourland Nils, Vermeulen Cédric.  
*African Journal of Ecology*, accepté.

### **Abstract:**

The African walnut (*Coula edulis*) is a tree species of African evergreen forests, the seeds of which are collected and traded by African people. Many animal species consume African walnut diaspores; however, their roles as dispersers or predators have yet to be clarified. In this study, we present observations conducted in two different habitats of a Gabonese region over a three-year period. The originality of this research resides in the combination of three complementary approaches: (1) the use of camera-traps, (2) the exploration of land rodent burrows and (3) the examination of elephant dung. In total, 408 camera-trap photographs have shown seven animal species involved in the dispersal/predation of *C. edulis*. Among these seven frugivorous species, the bush pig was found to be the main consumer and predator of seeds. Land rodents (Muridae) are potential predators, as they damaged the seeds and buried them deep in the soil. They may also play a role in the regeneration process as a result of the loss of seeds during transportation. Finally, no seeds appeared to emerge intact from elephant feces. These results indicate that the natural regeneration rate of this tree species is low, unless other complex mechanisms are involved.

**Key words:** *Coula edulis*, camera-trap, evergreen forests, frugivory, seed dispersal, seed predation.

**Résumé:**

Le noisetier d'Afrique (*Coula edulis*) est un arbre des forêts denses humides africaines dont les fruits sont régulièrement collectés et commercialisés par les populations africaines. En milieu naturel, ses diaspores constituent une partie importante de l'alimentation de nombreuses espèces animales dont les rôles en tant que disperseurs et prédateurs méritent d'être élucidés. Dans cette étude, nous présentons des observations menées durant trois années dans deux types d'habitats en forêts gabonaises. L'originalité du travail réside dans la combinaison de trois approches complémentaires : (1) l'utilisation des caméras-pièges, (2) l'exploration des terriers et (3) l'examen des crottins d'éléphants.

Au total, 408 photos prises par les caméras ont montré que sept espèces animales étaient impliquées dans la dispersion/prédation de *C. edulis*. Parmi ces sept espèces frugivores, le potamochère s'est avéré être le principal consommateur et prédateur des fruits au sol. Les rongeurs terrestres (Muridae) sont des potentiels prédateurs, en détruisant les fruits et en les enfouissant profondément dans le sol. Ils pourraient également jouer un rôle dans les processus de régénération suite à la perte des semences lors du transport. Enfin, aucune graine ne semble sortir intacte du passage dans le tractus digestif de l'éléphant. Ces résultats indiquent un faible taux de régénération naturelle de l'espèce, à moins que d'autres mécanismes plus complexes ne soient impliqués.

**Mots clés:** *Coula edulis*, pièges photographiques, forêt sempervirente, frugivorie, dispersion, prédation.

## Introduction

Seed dispersal and predation in tropical forests are two key processes of plant community dynamics (Steele *et al.*, 2011). Dispersal enables seeds to escape competition and to colonize new sites or habitats, whereas predation can affect reproductive success by reducing seed stocks (Lazure & Almeida-Cortez, 2006). Animals are the principal dispersers of seeds in tropical rainforests: 95% of plant species are seed-dispersed (Beaune *et al.*, 2013). Birds, bats, land- and tree-dwelling mammals and insects play an important role in the maintenance of diversity in plant communities. Identifying vectors of seed dispersal of a given plant species can provide valuable information to guide conservation and management of natural forests (Pautasso, 2009; Daïnou *et al.*, 2012). However, this task is complex in the context of tropical rainforests. The current understanding of seed dispersal patterns is fragmentary and most studies generally do not distinguish real dispersers from predators.

There is a similar lack of knowledge about the dispersal ecology of *Coula edulis* Baill., the African walnut. *C. edulis* is a tree species of African evergreen forests, known for its multiple uses by local people (Tchiegang, Kapseu & Parmentier, 1998; Bonn  hin, 2000; Tamokou *et al.*, 2011; Vivien & Faure, 2011). Its wood is used locally in construction (Walker & Sillans, 1995). Unlike other, more popular non-timber forest products (NTFPs), such as seeds of *Garcinia lucida* Vesque and *Iringia gabonensis* Baill., whose main predators and dispersers are well-identified (Guedje *et al.*, 2003; Beaune *et al.*, 2012), the African walnut has not been well studied. Beaune *et al.* (2013) demonstrated that dispersing animals are more prone to being hunted than seed predators. Thus, identifying specific plant dispersers is of great interest, especially in the context of deforestation and in situ conservation of socio-economically plant species. The few existing note-worthy studies on this species are those of Alexandre (1989) who suggested that natural regeneration from seeds appears to be weak. Dubost (1984) and White (1994) identified the bush pig (*Potamochoerus porcus* L.) and the bay duiker (*Cephalophus dorsalis* Gray) as consumers of *C. edulis* fruits. However, they did not specify whether these animals were predators or dispersers. Similarly, the role of the elephant (*Loxodonta cyclotis* Matschie) in the regeneration of *C. edulis* is presently uncertain: White & Abernethy (1997) identified the elephant as a predator, but Gautier-Hion *et al.* (1985a) and Alexandre (1989) considered it a principal disperser of *C. edulis*.

Another aspect that requires further investigation is the role of land rodents in *C. edulis* dispersal. Although land rodents are often considered predators, they may also be important dispersers (Gautier-Hion *et al.*, 1985a; Feer & Forget, 2002). Rodents are involved in synzoochory (Lazure & Almeida-Cortez, 2006), which consists of hiding or burying seeds for later consumption. A substantial proportion of these buried seeds is abandoned and may germinate. Note that the large size of *C. edulis* seeds (3.5 to 5 cm on average; Villiers, 1973) and the absence of sugar in the fleshy part of the fruit reduce the possibility of dispersal by flying animals.

The present work aimed to achieve a clearer characterization of seed dispersal/predation patterns of *C. edulis* in an evergreen forest in southeast Gabon. In particular, we aimed to (1) identify and classify *C. edulis* seed-eaters as predators or dispersers on the basis of their behaviour, and (2) disentangle the roles of land rodents and elephants in the dispersal of *C. edulis* diaspores.

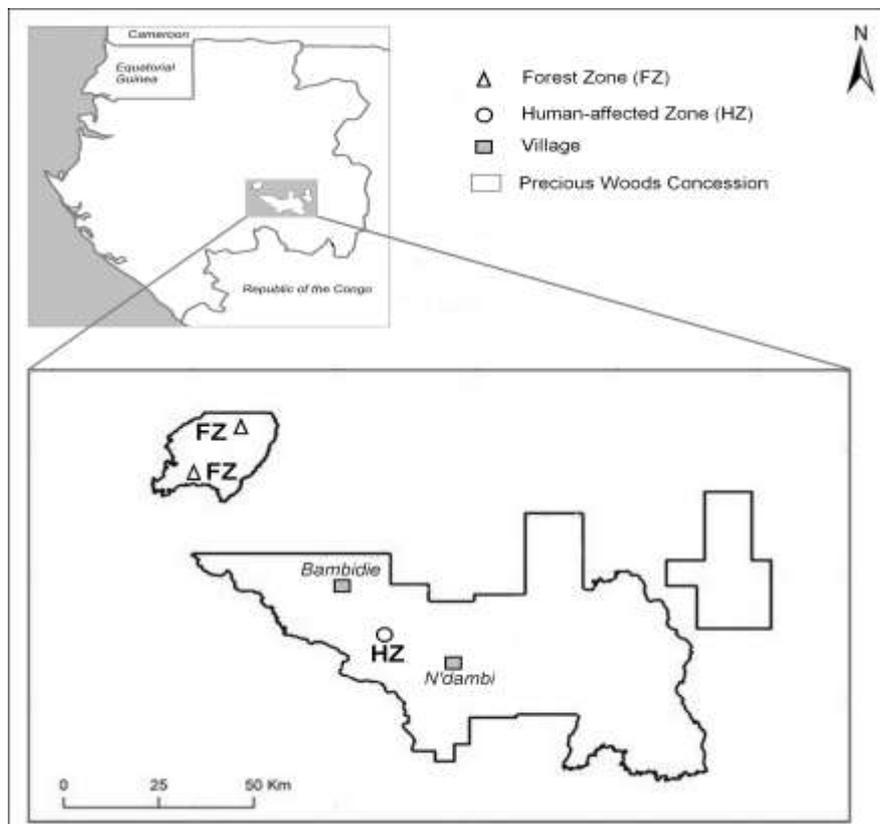
## 5.1 Material and methods

### 5.1.1 Species studied

The *Coula edulis* range stretches from Sierra Leone to the Democratic Republic of Congo (Vivien & Faure, 2011). Specimens of *C. edulis* are mostly found in evergreen forests (Vivien & Faure, 2011). It is a medium-sized tree, present both in the canopy stratum and under the canopy. The fruiting period in Gabon ranges from January to April (Moupela *et al.*, in press).

### 5.1.2 Study site

The study was carried out in an evergreen forest concession managed by the logging company Precious Woods Gabon, located at Lastoursville (Gabon) between 0°30′–1°00′ South and 12°30′–14°00′ East (Fig. 1). The climate is equatorial with an annual rainfall is 1,700 mm.



**Figure 1.** Location of the study site in a logging concession in Gabon.

### 5.1.3 Identification of the potential dispersers and predators of *C. edulis* fruit on the ground

The approach used to identify fruit eaters and their behavior involved the use of camera-traps (Tobler *et al.*, 2008). Unlike direct observation methods, the use of automatic cameras has the advantages of not disturbing the feeding animals and identifying nocturnal eaters (Babweteera & Brown, 2010). Observations were conducted in two types of forest habitat: one subjected to strong anthropogenic pressures (“Human-affected Zone”, hereafter referred to as HZ), and one with rare anthropogenic activities (“Forest Zone”, hereafter referred to as FZ) (Fig. 1). Observations in HZ were conducted in 2010 for 96 days, while data from FZ were collected in 2011 and 2012, over a period of 80 and 55 days, respectively. All observations took place during the fruiting period of *C. edulis*, between January and April. We used Moultrie L55 IR automatic cameras that take photographs and videos when triggered by movement. The device took four photographs per minute as well as a 30-second video for each trigger. The date and time were also automatically recorded with each shot, which made it possible to estimate the time spent by frugivorous animals underneath the focal trees. The cameras were fixed to the trunks of five adult trees ( $\geq 30$  cm diameter at breast height) at a height of 80 cm. The selected trees differed from one year to another and were located at least 2 km away from each other. Finally, all animal tracks, feces and food remains, found beneath the focal tree crowns, were visually analyzed to corroborate the identities of photographed animals.

### 5.1.4 Assessment of the role of land rodents in regeneration of *C. edulis*

During the fructification period of *C. edulis* in 2012, we exhaustively searched for rodent burrows within a 30-m radius (Nyiramana *et al.*, 2011) from the trunks of 20 adult trees. This enabled us to characterize the abundance of rodents around *C. edulis* trees and of *C. edulis* diaspores found inside burrows, and to describe the storage conditions and quality of stored seeds. For each burrow detected, we recorded the following information: (1) the distance from the trunk of the focal tree, (2) the depth at which seeds were buried and (3) the number and condition (fragmented or whole) of diaspores found. All buried seeds were harvested and placed in a nursery for germination in order to test their viability. Taking into account the dormancy of *C. edulis* seeds (Moupela *et al.*, 2011), progression of germination was monitored weekly for seven months.

### 5.1.5 Assessment of the role of elephants in regeneration of *C. edulis*

We opportunistically searched for seeds of *C. edulis* (whole or damaged) in elephant dung during the fructification period of the tree species in 2012. The seeds were then carefully washed in a 1-mm mesh sieve (Henschel, Abernethy & White, 2005). All seeds resembling *C. edulis* were collected and compared to specimens from freshly picked fruits before being planted for germination.

### 5.1.6 Data analysis

Data from camera-trap images were treated and analyzed. Empty photographs and pictures of reptiles were excluded, because all observed reptiles were small-sized lizards which are not likely to be efficient dispersers of the comparatively large *C. edulis* seeds (3.5 to 5 cm). Mammals were identified using Kingdon (1997). We considered all observations of a given animal species within an hourly period as a single observation, whether this comprised one or several photographs of the same animal species (Tobler *et al.*, 2008). The monitoring effort was estimated as the number of cameras multiplied by the number of days of observation (Azlan & Engkamat, 2006).

The effectiveness of diaspore consumption for each recorded animal species was assessed using the  $I_{EC}$  index (*Index of Effectiveness of fruit Consumption*), which was defined as the ratio of the number of observations with consumption events ( $N_{obs,cons}$ ) to the total number of observations ( $N_{obs}$ ). The closer  $I_{EC}$  was to the value 1, the more important a consumer the animal was considered to be. The habitat preference (HZ or FZ) of consumers was determined either by their exclusive presence in a single habitat or through a Kruskal-Wallis test comparing the number of observations per adult tree for the three years studied: 2010 for HZ; 2011 and 2012 for FZ. As the monitoring period varied between years, the number of observations per animal species was reduced to  $N_{obs}$  per month.

The "land rodent – nut tree" relationship was characterized by parameters such as: the average number of burrows per adult tree; the proportion of *C. edulis* seeds with respect to the total number of buried seeds (including those of other plant species); and the proportion of seeds damaged by rodents. A Pearson's correlation was employed to test the relationship between the number of buried seeds and the distance to the mother tree.

Based on the behaviour of an animal species and the condition of fruit remains, each animal species was assigned a dispersal role. We divided the animal species into four categories: (1) predators were those that destroyed seeds in most cases; (2) dispersers were those that left seeds intact after consumption of other parts of the fruit; (3) predators/dispersers were those that seriously damaged some seeds but left a significant proportion intact; and finally (4) the uncertain category comprised those that seemed not to be interested in *C. edulis* seeds.

## 5.2 Results

### 5.2.1 Consumers of *C. edulis* fruit from camera-trap data

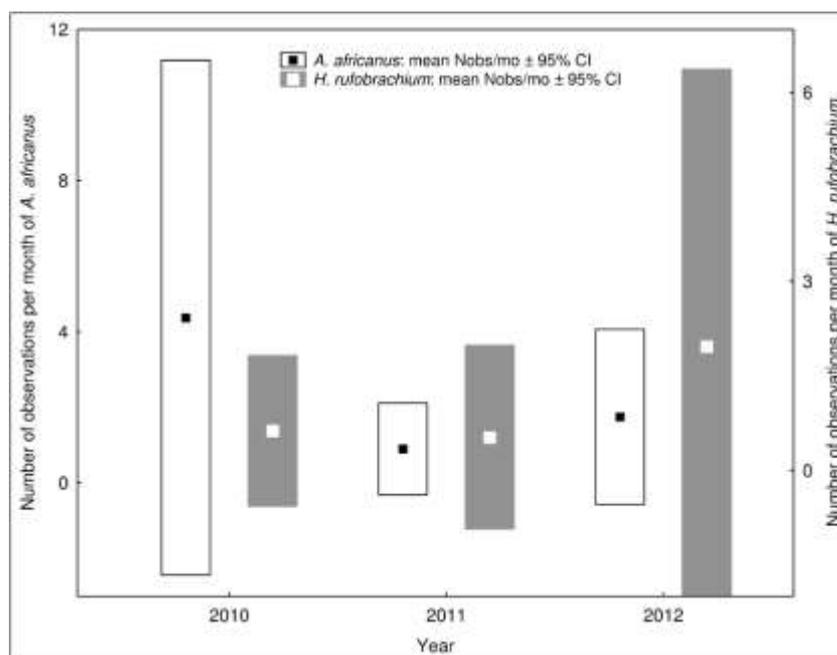
Table 1 lists the animal species detected by camera-traps. A total of 1,153 photographs of 12 animal species was recorded for a monitoring effort of 1,155 camera-days. However, only 408 photographs of seven animal species displayed association with the focal trees.

Five animal species were not observed eating any part of *C. edulis* diaspore although some were among the most frequent visitors ( $N_{\text{obs}}$ ; Table 1). They comprised the African giant squirrel (*Protoxerus stangeri*), water chevrotain (*Hyemoschus aquaticus*) and all three observed duiker species (*Cephalophus dorsalis*, *Cephalophus monticola* and *Cephalophus sylvicultor*). By contrast, seven other species were observed eating fruits of the African walnut. Formulated from the calculated values of  $I_{\text{EC}}$ , this list represents species ranging from the most to the least important: bush pig (*Potamochoerus porcus*), red-legged sun squirrel (*Heliosciurus rufobrachium*), Emin's pouched rat (*Cricetomys emini*), African brush-tailed porcupine (*Atherurus africanus*), chimpanzee (*Pan troglodytes*), ribboned rope squirrel (*Funisciurus lemniscatus*) and forest elephant (*Loxodonta cyclotis*). The latter two species displayed an anecdotal interest in the fruit of *C. edulis*, with  $I_{\text{EC}}$  values  $\leq 0.10$ . The bush pig was by far the most interested in the African walnut fruit.

However, bush pigs, as well as chimpanzees, were only recorded in the intact forest zone, FZ (Table 1) which limits their consumption potential to a certain degree. This conclusion can also be applied to *C. emini* which was only observed in the degraded forest zone, HZ (Table 1). Only *A. africanus* and *H. rufobrachium* were recorded in both habitat types. In both cases, the Kruskal-Wallis test revealed no significant difference in their respective abundances between years (Kruskal-Wallis ANOVA;  $H = 0.917$ ,  $P = 0.632$  for *A. africanus*;  $H = 0.404$ ,  $P = 0.817$  for *H. rufobrachium*). This also suggested no preference for a particular habitat (Fig. 2).

**Table 1.** Animal species observed in the vicinity of 15 specimens of *C. edulis* during fructification. HZ = zone under anthropic pressure (Human-affected Zone); FZ = zone with low anthropic pressure (Forest Zone); N = nocturnal; D = diurnal. Average (and standard deviation, SD).

Species	Vernacular name	$I_{EC}$	Mean duration of fruit consumption per observation (mins)	Mean number of observations per month			Mean number of individuals per observation	Period of activity	Consumer role
				2010 (HZ)	2011 (FZ)	2012 (FZ)			
<i>Potamochoerus porcus</i> L., 1758	Bush pig	1	30 (25)	0	39	144	6.42 (2.92)	D/N	Predator
<i>Heliosciurus rufobrachium</i> Waterhouse, 1842	Red-legged sun squirrel	0.34	5 (2)	3.1	2.6	9.8	1	D	Disperser/Predator
<i>Cricetomys emini</i> Wroughton, 1910	Emin's rat	0.25	2 (1)	2.5	0	0	1	N	Disperser/Predator
<i>Atherurus africanus</i> Gray, 1842	African brush-tailed porcupine	0.18	3 (2)	21.9	4.5	8.7	1.02 (0.14)	N	Disperser/Predator
<i>Pan troglodytes</i> Oken, 1816	Chimpanzee	0.18	11 (5)	0	6.8	2.2	1.36 (0.49)	D	Predator
<i>Funisciurus lemniscatus</i> Le Conte, 1857	Ribboned rope squirrel	0.1	5 (1)	6.3	1.1	3.8	1.13 (0.34)	D	Disperser/Predator
<i>Loxodonta cyclotis</i> Matschie, 1900	Forest elephant	0.06	3	0	3.8	4.4	1	D/N	Predator
<i>Protoxerus stangeri</i> Waterhouse, 1842	African giant squirrel	0	0	1.9	0	0	1	D	Uncertain
<i>Cephalophus dorsalis</i> Gray, 1846	Bay duiker	0	0	26.3	45.8	30.5	1.01 (0.10)	D/N	Uncertain
<i>Cephalophus monticola</i> Thunberg, 1789	Blue duiker	0	0	16.6	59.3	17.5	1.01 (0.09)	D/N	Uncertain
<i>Cephalophus sylvicultor</i> Afzelius, 1815	Yellow-black duiker	0	0	6.3	9.4	3.3	1	N	Uncertain
<i>Hyemoschus aquaticus</i> Ogilby, 1841	Water chevrotain	0	0	0	4.5	0	1	N	Uncertain



**Figure 2.** Temporal dynamic of occurrence (Nobs/mo: number of observations/month) of the two animal species, *Atherurus africanus* and *Helioscurius rufobrachium*, which were observed eating *Coula edulis* fruits with no preference to habitat type (HZ: human-affected zone surveyed in 2010; FZ: forest zone studied in 2011 and 2012).

Bush pigs (Fig. 3a) must be considered predators: all seeds handled by these animals were completely destroyed. In contrast, squirrels (Fig. 3b) and brush-tailed porcupines sometimes damaged seeds, but most commonly just gnawed the seed coats, leading us to consider these animals as both predators and dispersers.



**Figure 3.** (a) predation of *Coula edulis* fruit by a group of bush pigs, (b) fruits of *C. edulis* gnawed by squirrels, (c) hollowed out seeds found in the burrows of land rodents and (d) fragmented seeds present in elephant dung surrounded by a red circle (Photos C. Moupela).

### 5.2.2 Role of land rodents and elephants in the dispersal of *C. edulis*

A total of 31 burrows was found in the vicinity of 20 adult trees. On average, burrows were located at 8.1 m (3.5 m of standard deviation, SD) from the trunk of the parent tree. We found 21.1 seeds (SD = 82.6) per burrow (Table 2). We assumed that significant numbers of seeds would be buried by *C. emini* or by other Muridae.

**Table 2.** Parameters for characterization of the “land rodent – nut tree” relationship. Average (and standard deviation, SD).

Total number of burrows	Average number of burrows/adult tree	Average distance between burrow and adult tree	Number of seeds of <i>C. edulis</i>		% of seeds of <i>C. edulis</i> found in the burrows	% of seeds of <i>C. edulis</i> destroyed/burrow	Average burial depth of <i>C. edulis</i> seeds (cm)
			Total	Per burrow			
31	1.6 (0.8)	8.1 (3.5)	665	21.1 (82.6)	62.1 (38.3)	76.2 (34.9)	36.3 (12.3)

The seeds of *C. edulis* represented around 62% of all seeds found in burrows. This is likely due to the fact that all examined burrows were located less than 15 m from the trunk of the focal tree. However, several aspects suggest a limitation of the effectiveness of this process for dispersal of *C. edulis*. First, the number of buried seeds decreased with distance from the tree (Pearson's  $r = -0.556$ ,  $P = 0.002$ ). Second, 68% of seeds were buried at a depth of more than 20 cm; therefore considerably reducing their chances of germination. Third, 76% of seeds were seriously damaged and would be unlikely to germinate (Fig. 3c). Finally, we should note that none of the 54 intact seeds found in these burrows germinated after seven months in the nursery.

An analysis of 120 elephant dung samples revealed the presence of only nine seeds of *C. edulis*, which were seriously damaged (Fig. 3d) and did not germinate. This confirms the evidence from the camera-trap data and suggests that elephants scarcely consume *C. edulis* fruits, and that when they do, they act mainly as predators.

### 5.3 Discussion

#### 5.3.1 Consumers of *C. edulis* fruits

Our study highlights the usefulness of camera-traps for dispersal studies in sites such as tropical forest zones with dense populations of fauna, where direct observations are difficult to undertake (Mugerwa *et al.*, 2012). The monitoring effort achieved in this study made it possible to identify seven animal species that consume *C. edulis* fruits: *P. porcus*, *H. rufobrachium*, *C. emini*, *A. africanus*, *P. troglodytes*, *F. lemniscatus* and *L. cyclotis*.

The  $I_{EC}$  of bush pigs was the highest; though this species undoubtedly does not contribute to *C. edulis* regeneration. The predatory role of bush pigs has previously been demonstrated for other plant species (White, 1994; Beaune *et al.*, 2012).

It has been suggested by several authors that brush-tailed porcupines, squirrels, chimpanzees, elephants and Emin's rats also predate seeds (Duplantier, 1982; Dubost, 1984; Gautier-Hion *et al.*, 1985a; Guedje *et al.*, 2003). Anderson *et al.* (1983) describe how chimpanzees in West Africa use tools analogous to hammers to break open *C. edulis* and *Panda oleosa* nuts and extract the kernel. In our study, no observation of *C. edulis* nut-cracking by chimpanzees was achieved; this is in agreement with other studies in Gabon which have also not observed chimpanzee nut-cracking (Boesch *et al.*, 2009). Of the seven animal species found in the present study to be consumers of *C. edulis* fruit, three (*P. porcus*, *P. troglodytes* and *L. cyclotis*) can be considered real predators. The other four species (*H. rufobrachium*, *A. africanus*, *F. lemniscatus* and *C. emini*) can be considered dispersers/predators; due to the fact that they are able to disperse intact seeds (see also Alexandre, 1989; Feer & Forget, 2002; Lazure & Almeida-Cortez, 2006).

Our observations also revealed the presence of animals whose roles are uncertain (*C. dorsalis*, *C. monticola*, *C. sylvicultor* and *H. aquaticus*), as we did not observe them consuming *C. edulis* fruit. However, seeds of *C. edulis* have been found in the digestive tract of *C. dorsalis* in previous studies (Gautier-Hion *et al.*, 1980; Dubost, 1984). Another potential consumer of African walnut fruit is the rodent *Stochomys longicaudatus* (Duplantier, 1982); but we did not observe it in the present study. The likely explanation for this is that small rodents have a low probability of being detected by camera-traps (Tobler *et al.*, 2008).

The examination of food remains under *C. edulis* trees permitted us to distinguish between fruit consumed by squirrels and those consumed by land rodents, by the size difference of incisor teeth marks and the way the fruit had been manipulated. In general, squirrels attack the hard shell of the seed (Fig. 3b) whereas rodents that bury seeds tend not to damage the kernel (Fig. 3c). Duplantier (1982) suggested that a small diameter hole is sufficient for rodents to insert their incisors and scrape out the contents of the kernel. We were not able to attribute any incisor marks to the brush-tailed porcupine.

### 5.3.2 Role of rodents and elephants in the dispersal of *C. edulis*

Interestingly, the burrows around *C. edulis* trees were located very close to the focal trees: we found no burrows 15–30 m away. This may indicate a strong relationship between *C. edulis* and these unknown rodents. Most diaspores deposited in burrows (665 fruits) were completely destroyed and buried at depth. It is, nevertheless, possible that some fruits are lost when being transported to the burrows and that this could represent an interesting opportunity for seed dispersal of *C. edulis*. Such dispersal events will occur mostly beneath the crown of the tree; an environment which is generally not favorable to the implantation of seedlings with the exception of shade-tolerant plant species like *C. edulis* (Hladik, 1982). Janzen (1971) regarded predation as the price to pay for ensuring dispersal of seeds, even though that price seems high. Thus the low proportion of potentially viable seeds in burrows (24%), and fruits lost when being carried out by rodents, could play a role in the species' dispersal (Duplantier, 1982).

Examination of elephant dung samples revealed the presence of only nine seeds of *C. edulis* that did not germinate. In addition, there was a scarcity of elephants at *C. edulis* trees, suggesting that elephants only opportunistically consume African walnut fruits (Feer, 1995). The role of the elephant as a disperser of plant species has often been overestimated (White & Abernethy, 1997).

Gautier-Hion *et al.* (1985a) proposed two types of “syndrome” for zoochorous fruits: diaspores dispersed by large birds and monkeys comprise brightly-colored, succulent fruits with poorly-protected seeds; diaspores dispersed by ruminants, rodents and elephants comprise dull-colored, pulpy, non-aqueous fruits, with seeds protected by a kernel. The morphological characteristics of *C. edulis*

diaspores leads to the conclusion that they belong to the second syndrome. Our observations also suggest that dispersal of *C. edulis* occurs by way of this syndrome, although the match is not perfect.

### 5.3.3 Is *C. edulis* adapted to a high level of seed predation?

Many previous studies showed that patterns of fructification of plant species whose diaspores are subject to a high level of predation, such as *C. edulis*, lead to the satiation of predators; thus enabling a significant proportion of seeds to escape destruction (Gautier-Hion *et al.*, 1985b; Sabatier, 1985). Our data (Moupela *et al.*, in press) show a substantial *C. edulis* fruit biomass and a fruiting period of four months. As the peak of fruit ripening occurs in the short dry season (January/February), which corresponds to the period of highest densities of consumers (predators and dispersers) in that region (Hecketsweiler, 1992), most seeds produced outside of the peak fruiting period may escape substantial predation. *C. edulis* could also ensure its regeneration via vegetative multiplication, which may partially explain the gregarious character of this tree species, as described by Alexandre (1989) and Moupela *et al.* (2011). However, this suggestion requires further investigation.

## 5.4 Conclusions

This study, focusing on the dispersal/predation of *C. edulis* diaspores, represents one of the first pieces of research on this species. The study contributes to an understanding of the mechanisms that ensure the renewal of individuals and the *in situ* preservation of this species. Among the twelve potential consumers observed, only three could be seed dispersers for *C. edulis*. This study also showed that the action of land rodents and elephants resulted in an important reduction of viable diaspores. These results confirmed previous assessments of a weak natural regeneration in *C. edulis*. Future studies should therefore focus on the spatial spread and demographic structure of seedlings and juveniles in the vicinity of adult trees.

## References

- ALEXANDRE, D.Y. (1989) *Dynamique de la régénération naturelle en forêt dense de Côte d'Ivoire: stratégies écologiques des arbres de la voûte et potentiel floristique*. ORSTOM, Paris.
- ANDERSON, J.R., WILLIAMSON, E.A. & CARTER, J. (1983) Chimpanzees of Sapo Forest, Liberia: density, nests, tools and meat-eating. *Primates* **24**, 594–601.
- AZLAN, M.J. & ENKAMAT, L. (2006) Camera trapping and conservation in Lambiril Hills National Park, Sarawak. *Raffles B. Zool.* **54**, 469–475.
- BABWETEERA, F. & BROWN, N. (2010) Spatial patterns of tree recruitment in East African tropical forests that have lost their vertebrate seed dispersers. *J. Trop. Ecol.* **26**, 193–203.
- BEAUNE, D., BOLLACHE, L., FRUTH, B. & BRETAGNOLLE, F. (2012) Bush pig (*Potamochoerus porcus*) seed predation of bush mango (*Irvingia gabonensis*) and other plant species in Democratic Republic of Congo. *Afr. J. Ecol.* **50**, 509–512.
- BEAUNE, D., BRETAGNOLLE, F., BOLLACHE, L., HOHMANN, G., SURBECK, M. & FRUTH, B. (2013) Seed dispersal strategies and the threat of defaunation in a Congo forest. *Biodivers. Conserv.* **22**, 225–238.
- BOESCH, C., HEAD, J. & ROBBINS, M.M. (2009) Complex tool sets for honey extraction among chimpanzees in Loango National Park, Gabon. *J. Hum. Evol.* **56**, 560–569.
- BONNÉHIN, L. (2000) *Domestication paysanne des arbres fruitiers forestiers. Cas de Coula edulis Baill. (Olacacée) et de Tieghemella heckelii Pierre (Sapotacée) autour du Parc National du Taï, Côte d'Ivoire*. PhD thesis, Wageningen Agricultural University, The Netherlands.
- DAÏNOU, K., LAURENTY, E., MAHY, G., HARDY, O.J., BROSTAU, Y., TAGG, N. & DOUCET, J-L. (2012) Phenological patterns in a natural population of a tropical timber tree species, *Milicia excelsa* (Moraceae): evidence of isolation by time and its interaction with feeding strategies of dispersers. *Am. J. Bot.* **99**, 1–11.
- DUBOST, L.H. (1984) Comparison of the diets of frugivorous forest ruminants of Gabon. *J. Mam.* **65**, 298–316.
- DUPLANTIER, J.M. (1982) *Les rongeurs myomorphes forestiers du nord-est du Gabon: peuplements, utilisation de l'espace et des ressources alimentaires, rôle dans la dispersion et la germination des graines*. PhD thesis, Université du Languedoc, Montpellier, France.
- FEER, F. & FORGET, P.-M. (2002) Spatio-temporal variations in post-dispersal fate. *Biotropica* **34**, 556–566.
- FEER, F. (1995) Morphology of fruits dispersed by African forest elephant. *Af. J. Ecol.* **33**, 279–284.

- GAUTIER-HION, A., DUPLANTIER, J.-M., EMMONS, L., FEER., HECKETSWEILER, P., MOUNGAZI, A., QURIS, R. & SOURD, C. (1985b) Coadaptation entre rythmes de fructification et forêt tropicale humide du Gabon: mythe ou réalité. *Terre Vie-Rev. Ecol. A.* **40**, 405–426.
- GAUTIER-HION, A., DUPLANTIER, J.-M., QURIS, R., FEER, F., SOURD, C., DECOUX, J.-P., DUBOST, G., EMMONS, L., ERARDS, C., HECKETSWEILER, P., MOUNGAZI, A., ROUSSILHON, C. & THIOLLAY, J.-M. (1985a) Fruit characters as basis of fruit choice and seed dispersal in a tropical forest vertebrate community. *Oecologia* **65**, 324–337.
- GAUTIER-HION, A., EMMONS, L.H. & DUBOST, G. (1980) A comparison of the diets of three major groups of primary consumers of Gabon (Primates, Squirrels and Ruminants). *Oecologia* **45**, 182–189.
- GUEDJE, N.M., LEJOLY, J., NKONGMENECK, B.A. & JONKERS, W.B.J. (2003) Population dynamics of *Garcinia lucida* (Clusiaceae) in Cameroonian Atlantic forests. *For. Ecol. Manage.* **177**, 231–241.
- HECKETSWEILER, P. (1992) *Phénologie et saisonnalité en forêt gabonaise: l'exemple de quelques espèces ligneuses*. PhD thesis, Université de Montpellier II, France.
- HENSCHER, P. ABERNETHY, K.A. & WHITE L.J.T. (2005). Leopard food in the Lopé National Park, Gabon. *Afr. J. Ecol.* **43**, 21–28.
- HLADIK, A. (1982) Dynamique d'une forêt équatoriale africaine: mesures en temps réel et comparaison du potentiel de croissance de différentes espèces. *Acta Oecol.-Oec. Gen.* **3**, 373–392.
- JANZEN, D.H. (1971) Seed predation by animals. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **2**, 465–498.
- KINGDON, J. (1997) *The Kingdon field guide to African Mammals*. Academic Press, London.
- LAZURE, L. & ALMEIDA-CORTEZ, J.C. (2006) Impacts of neotropical mammals on seeds dispersal and predation. *Neotrop. Biol. Conserv.* **1**, 51–61.
- MOUPELA, C., DOUCET, J-L., DAÏNOU, K., BROSTAU, Y., FAYOLLE, A. & VERMEULEN, C. (in press) Reproductive ecology of *Coula edulis* Baill.: source of a valuable non-timber forest product. *Trop. Ecol.*
- MOUPELA, C., VERMEULEN, C., DAÏNOU, K. & DOUCET, J-L. (2011) Le noisetier d'Afrique (*Coula edulis* Baill.). Un produit forestier non ligneux méconnu. *Biotechnol. Agron. Soc. Environ.* **15**, 485–495.
- MUGERWA, B., SHEIL, D., SSKIRANDA, P., HEIST M.V. & EZUMA, P. (2012) A camera trap assessment of terrestrial vertebrates in Bwindi Impenetrable National Park, Uganda. *Afr. J. Ecol.* **51**, 21–31.

- NYIRAMANA, A., MENDOZA, I., KAPLIN, B.A. & FORGET P.-M. (2011) Evidence for seed dispersal by rodents in Tropical Montane Forest in Africa. *Biotropica* **43**, 654–657.
- PAUTASSO, M. (2009) Geographical genetics and the conservation of forest trees. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* **11**, 157–189.
- SABATIER, D. (1985) Saisonnalité et déterminisme du pic de fructification en forêt Guyanaise. *Terre Vie-Rev. Ecol. A.* **40**, 289–320.
- STEELE, M.A., BUDGAL, M., YUAN, A., BARTLOW, A., BUZALEWSKI, J., LICHTI, N. & SWIHART, R. (2011) Cache placement, pilfering, and a recovery advantage in a seed-dispersing rodent: Could predation of scatter hoarders contribute to seedling establishment? *Acta Oecol.* **37**, 554–560.
- TAMOKOU, J.D.D., KUIATE, J.R., GATSING, D., NKENG EFOUET, A.P., NJOUENDOU, A.J. (2011) Antidermatophytic and toxicological evaluations of dichloromethane-methanol extract, fractions and compounds isolated from *Coula edulis*. *Iran J. Med. Sci.* **36**, 111–121.
- TCHIEGANG, C., KAPSEU, C. & PARMENTIER, M. (1998) Chemical composition of oil from *Coula edulis* (Bail.) nuts. *J. Food Lipids* **5**, 103–111.
- TOBLER, M.W., CARRILLO-PERCASTEGUI, S.E., LEITE PITMAN, R., MARES, S. & POWELL, G. (2008) An evaluation of camera traps for inventorying large-and medium-sized terrestrial mammals. *Anim. Conserv.* **11**, 169–178.
- VILLIERS, J.F. (1973) Icacinacées, Olacacées, Pentadiplandracées, Opiliacées, Octoknémacées. In: *La flore du Gabon*, n° 20. (Eds A. AUBRÉVILLE & J.F. LEROY). MNHN, Paris.
- VIVIEN, J. & FAURE, J.J. (2011) *Fruitiers sauvages d'Afrique: espèces du Cameroun*. Nguila-Kerou, Clohars Carnoet.
- WALKER, R.A. & SILLANS, R. (1995) *Les plantes utiles du Gabon*. Sépia, Libreville.
- WHITE, L. & ABERNETHY, K. (1997) *A Guide to the Vegetation of the Lope Reserve Gabon*. Wildlife Conservation Society, New York.
- WHITE, L.J.T. (1994) Biomass of rain forest mammals in the Lopé Reserve, Gabon. *J. Anim. Ecol.* **63**, 499–512.

## Chapitre 6. Potentiel de multiplication de *Coula edulis*

Le Chapitre 5 nous a renseigné sur le cortège des consommateurs des fruits de *Coula edulis* au sol et qui jouent un rôle potentiel dans la dispersion et prédation de l'espèce. Il nous a également fourni une première explication sur la répartition démographique des différents stades de régénération (graines, plantules, juvéniles, adultes) en forêt. Dans l'optique d'une domestication du noisetier d'Afrique, le Chapitre 6 aborde les modalités de sa germination en pépinière et réévalue son potentiel de multiplication via le marcottage arérien. En effet, de nombreuses espèces tropicales produisant des PFNL comme *C.edulis* se régénèrent par divers processus, parfois imparfaitement définis. Le manque de connaissances relatives aux techniques de multiplication de l'espèce serait la principale cause de son absence des systèmes agroforestiers locaux.



**Planche 1.** Plant de *Coula edulis* issu de la germination en pépinière (Photo C. Moupela).

## 6. Potentiel de multiplication d'un PFNL méconnu, *Coula edulis* Baill. et implications pour sa domestication (Article 5).

---

Moupela Christian, Doucet Jean-Louis, Daïnou Kasso, Meunier Quentin, Vermeulen Cédric.

*Bois et Forêts des Tropiques*, soumis.

### **Résumé:**

Le noisetier d'Afrique (*Coula edulis* Baill. Olacaceae), est un arbre des forêts denses humides africaines. Il produit des graines d'une grande valeur nutritive qui sont régulièrement récoltées et commercialisées par les populations d'Afrique Centrale et de l'Ouest. Cependant, le manque d'informations relatives aux techniques de multiplication de l'espèce est la principale contrainte à sa domestication et à son intégration dans les systèmes agroforestiers locaux.

L'étude conduite parallèlement en pépinière et en milieu naturel, vise à mieux caractériser la germination de *C. edulis* et à déterminer ses aptitudes au marcottage aérien. Les résultats obtenus indiquent que la germination de *C. edulis* est très lente et échelonnée avec des taux de levée très faibles, voire nuls. De plus, les prétraitements appliqués aux graines se sont révélés inefficaces pour améliorer la vitesse et le taux de levée des semences. En revanche, le marcottage aérien permet de produire des plants de *C. edulis* d'une vigueur bien supérieure et dans un délai plus court que les semis en pépinière. Les résultats préliminaires du marcottage aérien sont prometteurs et ouvrent des perspectives intéressantes pour la multiplication et la domestication de l'espèce. L'intégration de *Coula edulis* dans les systèmes agroforestiers des plants issus du marcottage aérien est donc envisageable.

**Mots clés:** *Coula edulis*, germination, marcottage aérien, PFNL, Gabon, domestication.

## Introduction

De nombreux végétaux ligneux jouent, depuis des siècles, un rôle alimentaire et socio-économique important pour les populations forestières d'Afrique Centrale (MOUPELA *et al.*, 2011). L'intérêt d'une meilleure utilisation des produits forestiers non ligneux (PFNL) pour satisfaire les besoins des populations selon un mode de gestion durable est maintenant reconnu (VERMEULEN *et al.*, 2011). Mais la majorité des espèces générant les PFNL sont encore soumises à une pression anthropique élevée réduisant leur régénération naturelle. De nombreuses populations d'espèces ligneuses se trouvent ainsi dans une dynamique régressive caractérisée par la raréfaction ou l'absence d'individus jeunes (ENDRESS *et al.*, 2006 ; BELLEFONTAINE *et al.*, 2010 ; SANOGO *et al.*, 2013). Selon AGYILI *et al.* (2007), l'exploitation et la commercialisation des PFNL en Afrique sont à ce jour prioritairement destinées à accroître les revenus individuels des cueilleurs sans souci de gestion durable, laquelle nécessite de prendre en compte les modes de régénération de ces espèces sollicitées et de promouvoir leur domestication afin de réduire la pression exercée sur les populations naturelles (OUEDRAOGO *et al.*, 2006). De nombreuses espèces tropicales à valeur nutritive ou marchande se régénèrent de façon inconnue (BELLEFONTAINE *et al.*, 2010). La reproduction des ligneux par voie sexuée reste le mode de propagation le plus courant. Toutefois, pour certaines espèces le manque de graines ou les faibles capacités germinatives restreignent la production de semis en pépinière (TCHOUNDJEU *et al.*, 2004). En pareil cas, la multiplication végétative peut constituer une alternative avantageuse.

*Coula edulis* Baill., encore appelé noisetier d'Afrique ou noisetier du Gabon, s'inscrit dans ce contexte. *C. edulis* est un arbre typique des forêts sempervirentes d'Afrique, prisé pour les PFNL (feuilles, fruits et graines, tiges, écorces, racines, etc.) qu'il procure aux populations locales (TAMOKOU *et al.*, 2011). Ses graines germent faiblement (10 à 20%) et de façon très échelonnée (3 à 24 mois) (DE LA MENSBRUGE, 1966 ; MIQUEL, 1987). Rien ne permet à ce jour de savoir si l'espèce est capable de se reproduire naturellement par voie végétative. BONNÉHIN (2000) a montré que les boutures et les marcottes développaient des cals sans jamais initier de racine, ce qui l'a amené à considérer *C. edulis* comme inapte à ce type de multiplication. Les difficultés de germination et le manque de connaissances relatives aux techniques de multiplication végétative de *C. edulis* seraient les principales causes de son absence des systèmes agroforestiers locaux. Nous nous sommes intéressés à ces aspects à travers la mise en place d'essais de germination en pépinière après l'application de divers prétraitements faciles à réaliser et accessibles aux populations et de multiplication végétative par marcottage aérien eu égard aux succès obtenus dans des contextes similaires pour d'autres espèces arborescentes (MEUNIER *et al.*, 2008).

## 6.1 Matériel et méthodes

### 6.1.1 Espèce étudiée

*Coula edulis* Baill. (Olacaceae), est une espèce arborescente de taille moyenne (30 m de hauteur) distribuée de la Sierra Leone jusqu'à la République Démocratique du Congo où il semble inféodé à la forêt dense humide sempervirente (VIVIEN, FAURE, 2011). Il préfère les terrains argileux. C'est un arbre moyen de l'étage inférieur de la forêt atteignant rarement un diamètre de 100 cm. Sa phénologie se caractérise par une floraison et une fructification annuelles et régulières. La fructification au Gabon s'étale sur environ quatre mois entre janvier et avril (MOUPELA *et al.*, sous presse).

Ses fruits jouent un rôle non négligeable dans l'économie locale africaine. Les graines produisent une huile jaune, inodore, de saveur suave et de grande valeur nutritive (TCHIEGANG *et al.*, 1998). Son écorce est utilisée en médecine traditionnelle en décoction pour la purgation ou contre les douleurs lombaires (TAMOKOU *et al.*, 2011).

### 6.1.2 Site d'étude

L'étude a été menée, en pépinière (pour les essais de germination) et en milieu naturel (pour la récolte des fruits et le marcottage), dans une concession forestière sous aménagement durable gérée par la société Precious Woods Gabon (altitude 280 m ; 0°44'S ; 12°58'E). Le climat est de type équatorial marqué par deux saisons de fortes précipitations (mars-mai et septembre-décembre) et deux saisons à pluviométrie moindre (juin-août et janvier-février). La pluviométrie moyenne annuelle est de 1.700 mm. La température moyenne annuelle est d'environ 26°C. Les pics de température surviennent de février à avril tandis que les minima sont observés en juillet-août.

Les sols dominants sont de type ferrallitique à faciès jaune où tous les éléments de la roche-mère sont hydrolysés et la plus grande partie des bases exportées. Dans l'ensemble, les sols ont une faible richesse chimique mais leurs caractéristiques physiques sont correctes et les teneurs en argile sont suffisantes (MARTIN *et al.*, 1981).

### 6.1.3 Etude de la germination de *C. edulis* en pépinière

Des fruits ont été récoltés à maturité en février 2009 sous 26 semenciers en fructification puis triés par flottage dans l'eau. Les 1.600 semences de *C. edulis* récoltées et mélangées ont été réparties en quatre lots (400 graines chacun) dans l'optique d'annuler l'effet génétique de chaque semencier. Chaque lot a été subdivisé en deux groupes de 200 graines chacun. Un lot n'a subi aucun prétraitement pour servir de témoin (traitement 1). Les graines des autres lots ont subi trois prétraitements différents : la scarification manuelle (une entaille faite sur le tégument à l'aide d'un couteau) avec application d'un produit anti-fourmis (Cermas-D contenant la deltaméthrine) car les amandes sont fréquemment

consommées par des fourmis (obs. pers.) (traitement 2) ; la scarification manuelle du tégument (traitement 3) et enfin le dénoyautage des fruits (graines débarrassées des téguments ; traitement 4). Les semis ont été effectués dans des sachets en polyéthylène de 12 cm de diamètre et 25 cm de hauteur. Les semences ont été disposées en terre à une profondeur égale à leur hauteur (4 cm). Le substrat était constitué de terreau tamisé et débarrassé d'éléments grossiers indésirables. Les soins administrés aux semis et aux plantules ont consisté à : (1) effectuer un arrosage tous les deux jours en l'absence de pluies, (2) créer une ombrière au moyen de feuilles de palmier reposant sur des piquets verticaux de 2 mètres de hauteur, et (3) réaliser un désherbage périodique. Compte tenu de la faible vitesse de germination de *C. edulis*, le suivi de germination s'est étalé sur 3 ans, du 26 février 2009 au 23 avril 2012 avec un relevé hebdomadaire des germinations. Une graine était considérée comme ayant germé lors de l'émergence de la radicule. Le mécanisme de germination et la croissance des plantules ont été étudiés à travers les paramètres suivants :

- délais de germination, défini comme le temps écoulé entre la date du semis  $t_0$  et la première germination  $t_1$  ;
- taux de germination rend compte de la capacité des graines à se développer après avoir été mises dans des conditions favorables à la germination :  $T = G \times 100/N$  avec  $G$  = nombre de graines germées et  $N$  = nombre de graines mises à germer par traitement ;
- évolution du taux de survie durant toute la période d'observation  $T_s = (N_p \times 100)/N_g$  avec  $N_p$  = le nombre total de plantules et  $N_g$  = le nombre total de graines germées ;
- vitesse de croissance mesure de la hauteur du collet au bourgeon terminal.

#### 6.1.4 Potentiel de multiplication végétative de *C. edulis*

Parmi les nombreuses techniques de multiplication végétative utilisées en agroforesterie (greffage, bouturage, marcottage, drageonnage), nous avons privilégié le marcottage aérien pour sa simplicité et son faible coût de mise en œuvre dans le contexte des villages africains. La démarche s'inspire des travaux de HARIVEL *et al.* (2006) et de MEUNIER *et al.* (2008). La présente expérimentation de marcottage a été réalisée sur des branches ou rejets de souche de *C. edulis*, ayant un diamètre moyen de  $12,9 \pm 2,1$  mm, avec un minimum de 9 et un maximum de 19 mm. Sur les tiges lignifiées, les branches ou rejet de souche choisis en fonction de leur diamètre, nous avons pratiqué une annélation complète de 5 cm de long : elle a consisté à inciser l'écorce des tiges. La partie mise à nu (cambium) par l'annélation corticale est immédiatement recouverte d'un manchon en polyéthylène transparent qui renferme un mélange humide de mousse (8 volumes) prélevée sur les arbres en forêt et de terre (2 volumes). L'ensemble est maintenu autour de la tige grâce à un ruban adhésif attaché aux extrémités de façon à éviter le dessèchement du substrat. Ce manchon est laissé en place pendant toute la période requise pour la néoformation des racines adventives (rhizogénèse). Dès que les racines apparaissent

sous la surface du film plastique, la branche est sectionnée à 3 ou 4 cm sous la partie entaillée à l'aide d'un sécateur. Les marcottes prélevées subissent une taille consistant à supprimer certains rameaux afin de faciliter leur reprise et le renforcement de leur système racinaire. Elles sont ensuite placées individuellement en pépinière (à l'ombre) dans des seaux de 10 litres de terreau et sont régulièrement arrosées.

L'essai de marcottage aérien a été réalisé en novembre 2011 sur 140 branches et rejets de tiges. Les observations effectuées mensuellement ont consisté à contrôler : (1) l'apparition et le développement des racines dans le substrat à travers le sac transparent, (2) les signes éventuels du dépérissement des marcottes sur l'arbre (flétrissement du feuillage, destruction par les insectes ou autres).

### 6.1.5 Analyse des données

Afin de vérifier séparément une éventuelle influence des répétitions et traitements sur le nombre de graines germées, nous avons eu recours à des tests  $\chi^2$  d'indépendance. La vitesse de croissance en hauteur des plantules a été comparée entre traitements à l'aide d'une analyse de la covariance (ANCOVA), la durée de suivi (à partir de la date de germination des individus) étant considérée comme une covariable de la croissance.

D'une manière générale, la multiplication végétative est connue pour avoir davantage de chances de réussir lorsqu'elle est pratiquée sur de jeunes branches ou tiges, l'âge de celles-ci pouvant être approximé par leur diamètre. Afin de vérifier cette assertion, une régression logistique a été réalisée pour évaluer la probabilité de succès du marcottage suivant le diamètre de la branche ou du rejet.

Les paramètres quantitatifs (taux de germination des graines, croissance en hauteur, diamètre des branches et des rejets qui ont pu être marcottés, etc.) ont été présentés dans les résultats sous forme de valeurs moyennes (écart-types). Toutes les analyses statistiques ont été effectuées à l'aide du logiciel STATISTICA 6.0.

## 6.2 Résultats

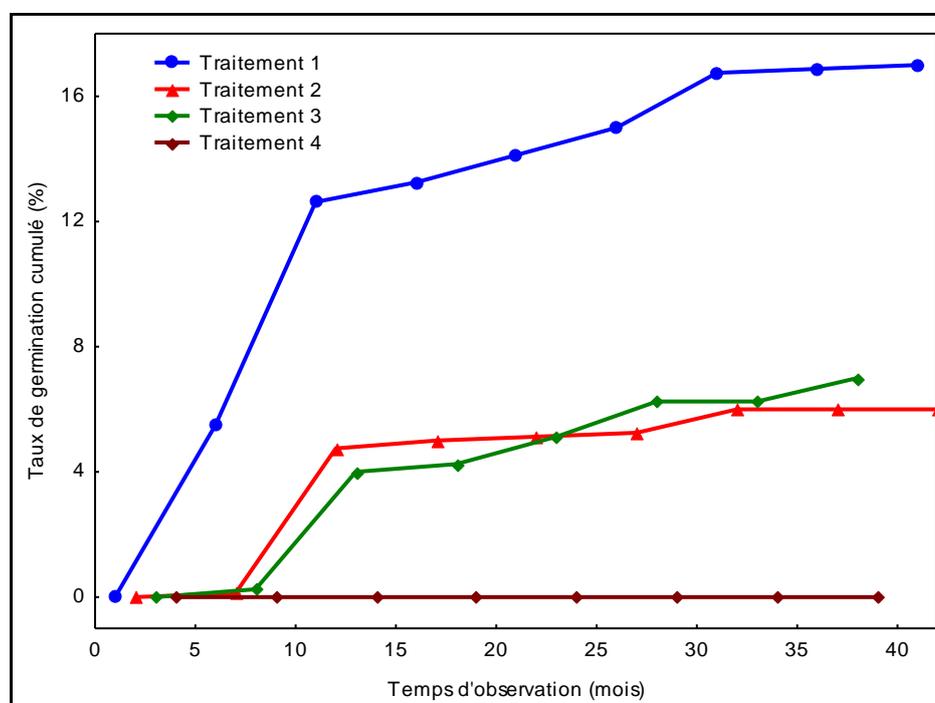
### 6.2.1 Taux de germinaux : influence des traitements

Au bout de 165 semaines d'observation, le traitement T4 n'a donné aucune germination, les amandes ayant pourri. La scarification du tégument avec ou sans application d'insecticide anti-fourmis (T2 et T3) a donné des résultats médiocres, avec des taux de germination de 6 à 7% (tableau 1). En définitive, c'est le traitement témoin (T1) qui, avec 17% de germination, s'est avéré être significativement le meilleur ( $\chi^2 = 33,82$ ;  $df = 2$ ;  $p < 0,001$ ; tableau 1). Il est à noter que les taux de germination sont indépendants des répétitions pour chaque traitement (tableau 1).

**Tableau 1.** Germination de *C. edulis* en pépinière après 165 semaines d'observation.

	Traitement 1 (témoin)			Traitement 2 (scarification et anti- fourmis)			Traitement 3 (scarification)			Traitement 4 (dénoyautage total du tégument)		
	R1	R2	Test $\chi^2$	R1	R2	Test $\chi^2$	R1	R2	Test $\chi^2$	R1	R2	Test $\chi^2$
Nombre de graines germées	33	35	$\chi^2 = 0.07$ $dl = 1$	15	9	$\chi^2 = 1.60$ $dl = 1$	12	15	$\chi^2 = 0.36$ $dl = 1$	0	0	/
Nombre de graines non germées	167	165	$p = 0,790$	185	191	$p = 0,207$	188	185	$p = 0,550$	200	200	/
Comparaison des répétitions au sein des traitements	Taux de germination et répétitions sont indépendants pour T1, T2 et T3										/	
Taux de germination en % ; moyenne (écart-type)	17,0 (0,7)			6,0 (2,1)			6,8 (1,1)			0		
Comparaison des nombres de germination des traitements T1, T2 et T3 (Test de $\chi^2$ )	$\chi^2 = 33.82$ ; $dl = 2$ ; $p < 0.001$ (le taux de germination dépend du traitement)										/	
Délais de germination en semaine ; moyenne (écart-type)	41,0 (23,2)			45,3 (8,7)			51,1 (18,5)					

Les délais de germination sont importants, s'étalant en moyenne de 41 à 51 semaines, soit presque un an (figure 1). Nos observations laissent supposer que la germination de *C. edulis* peut se prolonger au-delà de notre période de suivi surtout chez les graines non traitées.



**Figure 1.** Evolution de la germination de *Coula edulis* en fonction du temps. Traitement 1 : témoin ; traitement 2 : scarification et application d'un produit anti-fourmis et traitement 3 : scarification ; traitement 4 : dénoyautage total du tégument.

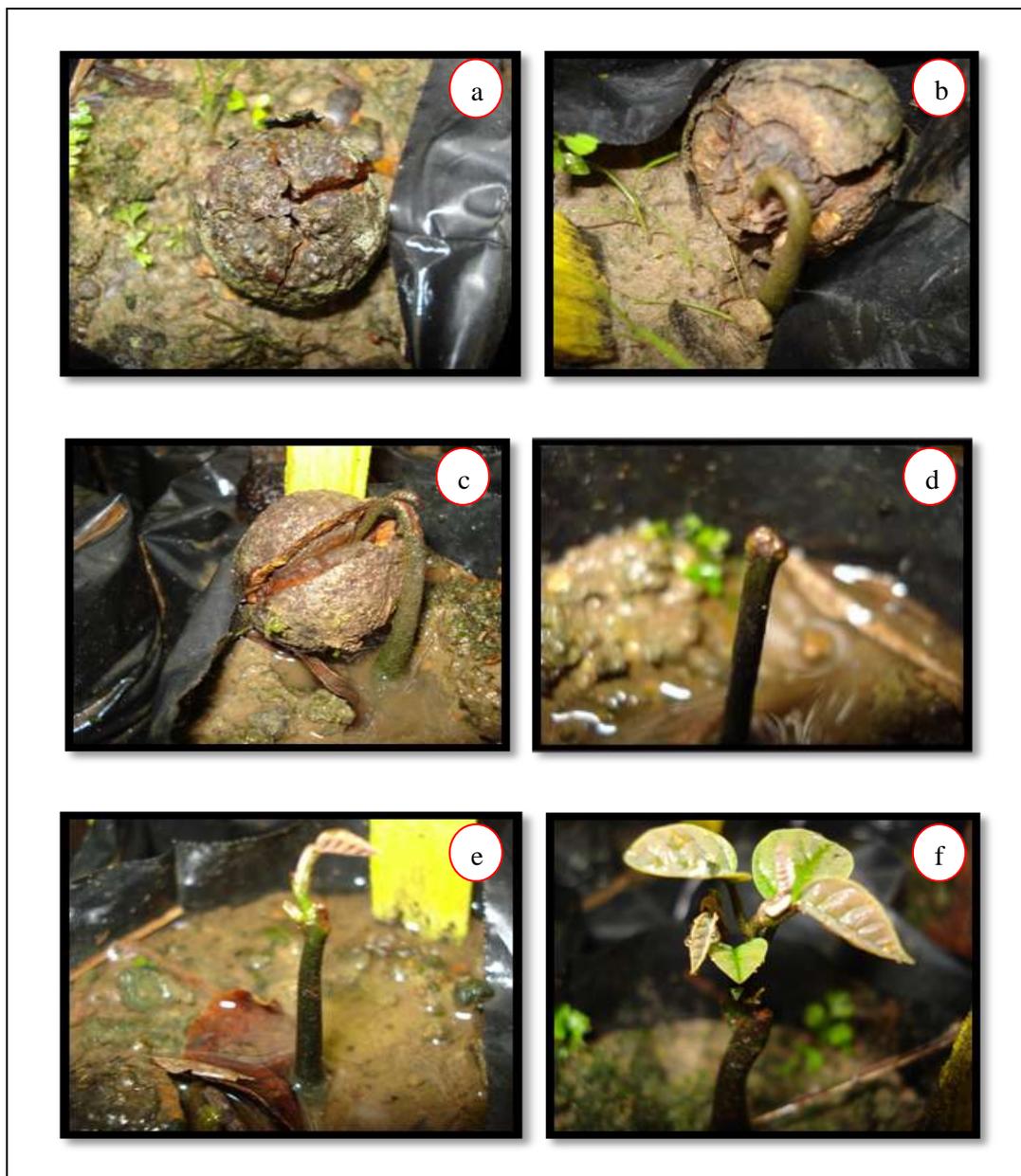
## 6.2.2 Description de la germination, levée et développement des plantules

La germination de *C. edulis* semble atypique (figure 2). Elle se caractérise par une sortie en crose de l'hypocotyle après une ouverture de 3 fentes au niveau de l'endocarpe sclérifié (noyau). L'ouverture du noyau et l'allongement de l'hypocotyle sont intervenus en moyenne durant la 41<sup>ème</sup> semaine d'observation pour le traitement témoin. L'hypocotyle est très renflée à la base. Le développement des plantules de *C. edulis* s'accompagne de l'accumulation de réserves nutritives mobilisables pendant la phase de croissance. Pour une grande partie des graines ayant germées, l'hypocotyle s'est rompu sous le poids du noyau et des cotylédons qu'il renferme. Malgré la perte des cotylédons, la néoformation d'ébauches de bourgeons latéraux s'est faite au niveau de la cassure sauf pour 10,3 à 12,5% des semis qui germent normalement, de façon érigée. Les premières feuilles se sont développées au niveau de la cicatrice de l'hypocotyle, sans recours aux réserves cotylédonaires disparues. Les taux de survie des plants semblent similaires entre traitements (tableau 2).

**Tableau 2.** Influence du traitement sur la levée et la croissance des plantules. Les lettres a et b désignent les différences ou significatives suite à l'analyse de la covariance (ANCOVA), la durée de suivi des plantules ayant été considérée comme une covariable de croissance en hauteur.

	Traitement 1 (témoin)	Traitement 2 (scarification et anti- fourmis)	Traitement 3 (scarification)	Traitement 4 (dénoyautage total du tégument)
Nombre de germinations obtenues	68	24	28	0
Nombre de plantules obtenues	61	21	25	0
Taux de survie (%)	89,7	87,5	89,3	/
Croissance en hauteur en cm/an : moyenne (écart-type)	16,5 (7,1) <sup>a</sup>	17,0 (5,4) <sup>a</sup>	12,7 (2,2) <sup>b</sup>	/

La vitesse de croissance des traitements 1 et 2 n'est pas similaire à celle du traitement 3. La durée de suivi affecte logiquement la hauteur des plants (ANCOVA,  $F(1;108) = 5,26$  ;  $p = 0,024$ ) , ce qui n'est pas le cas des traitements ( $F(2;108) = 0,99$  ;  $p = 0,375$ ) dont la croissance annuelle varie de  $12,7 \text{ cm} \pm 2,2$  à  $17,0 \text{ cm} \pm 5,4$  (tableau 2). Il n'y a pas d'interactions entre les deux variables ( $F(2 ; 108) = 1,68$  ;  $p = 0,190$ ).

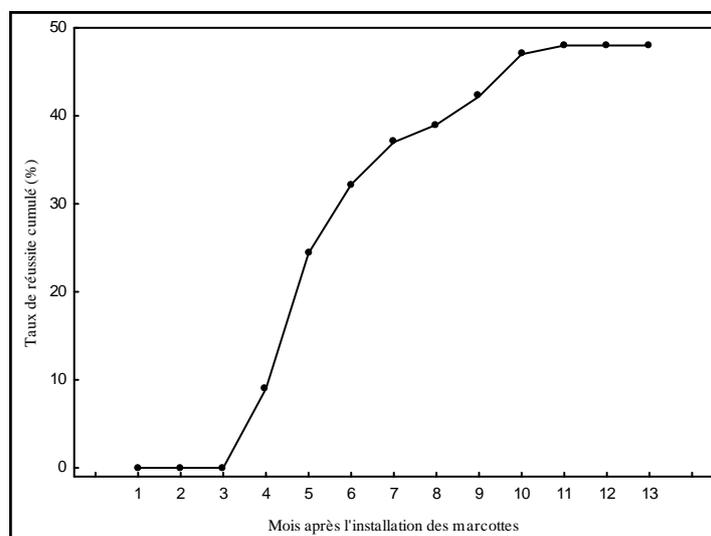


**Figure 2.** Etapes de la germination épigée de *C. edulis* en pépinière : (a) ouverture du noyau en 3 fentes, (b) élongation de l'hypocotyle, (c) rupture de l'hypocotyle sous le poids du noyau contenant les cotylédons, (d) néoformation d'ébauches de bourgeons, (e) rejet ou formation des premières feuilles et (f) installation de la plantule (Photos C. Moupela).

### 6.2.3 Aptitudes de *C. edulis* au marcottage aérien

La figure 3 montre la réussite des marcottes en fonction du temps. La formation des racines adventives sur la marcotte débute probablement plus tôt mais elles ne sont visibles qu'à partir du 4<sup>ème</sup> mois. En effet, les manchons ne sont pas ouverts pendant le suivi, afin de ne pas perturber l'hygrométrie et/ou de ne pas sectionner les premières racines. L'évolution du taux de réussite est régulière et atteint la

valeur maximale de 48%, 11 mois après le marcottage. À cette période d'observation, le développement des racines a été jugé suffisant et les marcottes ont pu être séparées des branches-mères (figure 4) pour être transplantées.

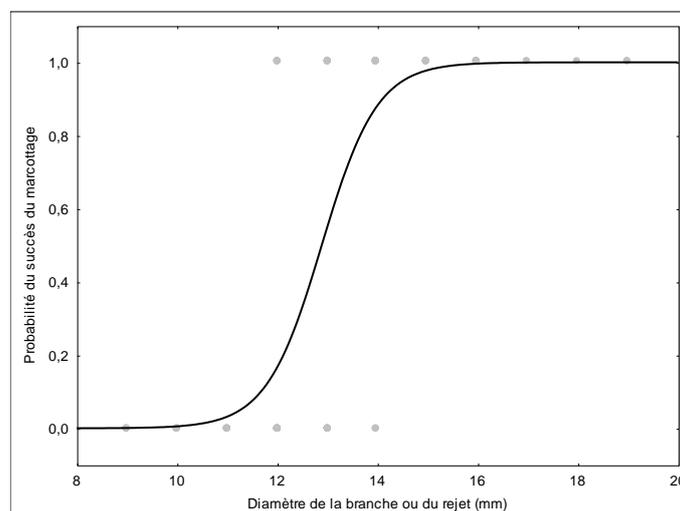


**Figure 3.** Taux de réussite des marcottes aériennes en fonction du temps.



**Figure 4.** Etapes du marcottage aérien sur *C. edulis* : (a) mise en place du milieu de marcottage, (b) néof ormation des racines sur une branche de *C. edulis*, (c) exemple de rhizogénèse sur une marcotte réussie et son sevrage (Photos C. Moupela).

La présente expérimentation de marcottage a été réalisée sur des branches ou rejets de souche de *C. edulis*, ayant un diamètre moyen de  $12,9 \pm 2,1$  mm, avec un minimum de 9 et un maximum de 19 mm. Le succès du marcottage dépend du diamètre des branches. Ainsi, une probabilité de succès d'au moins 95% correspond à un diamètre  $\geq 14,5$  mm. *A contrario*, cette probabilité est par exemple inférieure à 15% pour les diamètres  $\leq 11,9$  mm (figure 5).



**Figure 5.** Probabilité du succès du marcottage en fonction du diamètre des branches. Régression logistique :  $y = \frac{e^{(-23,33 + (1,81x))}}{1 + e^{(-23,33 + (1,81x))}}$  ; où y = probabilité du succès du marcottage, et x = diamètre de la branche ou du rejet de souche (mm).

#### 6.2.4 Estimation des investissements financiers et temporels pour la multiplication de *C. edulis*

Le tableau 3 récapitule les coûts et investissements humains estimés pour tester chaque technique de multiplication utilisée. Il permet de comparer les moyens requis pour la mise en œuvre de chaque technique en fonction des ressources disponibles. Les résultats indiquent que les plants plantables issus du marcottage aérien peuvent être obtenus au bout d'un délai relativement court ( $20,6 \pm 2,1$  contre  $56 \pm 16$  semaines) et pour un coût inférieur (900 FCFA) à celui des plants issus des semis (1.171 FCFA). Ces coûts sont par ailleurs susceptibles de varier en fonction du nombre de graines semées et du nombre de marcottes posées.

**Tableau 3.** Comparatif des coûts et investissements matériels et temporels de deux techniques de multiplication de *C. edulis* (coûts estimés dans le contexte gabonais).

Technique appliquée	Nombre de graines semées et de marcottes posées	Nombre de plants produits	Matériel nécessaire et activités <sup>(1)</sup>	Investissement temporel <sup>(2)</sup>	Fréquence de suivi (par mois)	Durée (mois)	Coûts (FCFA)	Délai moyen d'obtention d'un plant en semaine (± écart-type)	Hauteur moyenne des plants en cm (± écart-type)		
Semis en pépinière	1.600	107	Sachets de pépinière				30.000				
			Sachets de récolte des fruits				3.000				
			Substrat: terreau <sup>(4)</sup>				-				
			<b>Mise en place et suivi</b>								
			Recherche et récolte des fruits	16 heures		7.200					
			Remplissage des sachets de pépinière	85 heures		38.250					
			Tri, étiquetage, semis	8 heures		3.600			56 (± 16)	53,4 (± 10,8)	
			Suivi germination	10 minutes	4	36	10.800				
			Arrosage en saison sèche	15 minutes	12	9	16.200				
			Désherbage	30 minutes	1	27	6.075				
			Charges sociales liées aux activités				10.210				
<b>Coût/plant produit</b>							<b>1.171</b>				
Marcottage aérien	140	67	Sécateur				10.000				
			Couteau				800				
			Sachets de récolte de mousse				3.000				
			Sacs plastiques				1.500				
			Ruban adhésif				1.000				
			Marqueur				1.000				
			Vaporisateur				5.500				
			Lime				1.500			20,6 (± 2,1)	82,7 (± 25)
			Substrat: terreau et mousse				-				
			<b>Mise en place et suivi</b>								
			Récolte de la mousse	28 heures pour 7 ballots <sup>(3)</sup>		12.600					
Pose des marcottes	23 h 40		10.650								
Réparation des sacs	1 h 30	1	13	8.775							
Charges sociales liées aux activités				3.985							
<b>Coût/plant produit</b>							<b>900</b>				

<sup>(1)</sup> L'estimation des coûts liés à la mise en place de la pépinière, des ombrières et des bacs n'a pas été prise en compte dans la présente étude.

<sup>(2)</sup> Le coût de la main-d'œuvre a été calculé en considérant 8 heures de travail par jour qui est en moyenne de 3.600 FCFA et pour des charges sociales équivalant à 445 FCFA pour un ouvrier au Gabon.

<sup>(3)</sup> Un ballot correspond à la quantité de mousse contenue dans un sachet plastique (10 l) disponible dans les commerces.

<sup>(4)</sup> Disponible sur place.

## 6.3 Discussion

### 6.3.1 La germination et le développement des plantules chez *C. edulis*

DE LA MENSBRUGE (1966) et MIQUEL (1987) avaient signalé que la germination du noisetier d'Afrique est très lente et très étalée dans le temps (3 à 24 mois) avec un taux de germination de l'ordre de 10 à 20%, ce que confirment à nos observations. Les graines requérant plus de quatre mois avant de germer en conditions favorables doivent être qualifiées de dormantes selon BASKIN, BASKIN (1998). Toutefois, l'argument d'une dormance tégumentaire évoquée par DE LA MENSBRUGE (1966) et MIQUEL (1987) au sujet de *C. edulis*, est discutable au vu de nos résultats. En effet, la scarification partielle ou totale (traitements 2, 3 et 4) donne de piètres résultats (0 à 6,8% de germination) qui se sont avérés bien en deçà des valeurs issues du lot témoin. Si l'effet de la structure ou de la composition des tissus (tégument) qui entourent l'embryon étaient responsables des difficultés de germination, le délai de germination aurait été plus court chez les graines scarifiées que dans le lot témoin. Par ailleurs, de nombreux cas de pourriture, après exposition de l'embryon aux intempéries, ont été constatés. Ces résultats tendent à démontrer que la dormance physique ou mécanique (au sens de BASKIN, BASKIN, 1998) ne serait pas la cause de la lenteur et de la faible germination chez *Coula edulis*.

BASKIN, BASKIN (2005) avaient signalé la présence de dormance morphologique ou morphophysologique chez les 11 espèces d'Olacaceae des forêts sempervirentes et semi-sempervirentes tropicales. La dormance morphologique est causée par un embryon sous-développé ou immature mais non dormant. Outre les Olacaceae, ce type de dormance serait répandu chez les Annonaceae et les Euphorbiaceae (MIQUEL, 1987). La dormance morphophysologique est provoquée simultanément par un embryon immature et par l'inhibition physiologique des mécanismes de germination. Elle est donc plus difficile à lever dans la mesure où elle nécessite aussi bien le développement préalable de l'embryon que la disparition des substances inhibitrices. Sans qu'on ne puisse être définitivement affirmatif, il est probable que les graines de *Coula edulis* soient sujettes à une de ces deux formes de dormance endogène. Cela expliquerait l'échelonnement de la germination sur plusieurs années (la figure 1 tend à montrer que d'autres graines pourraient encore germer au-delà de trois ans).

L'échelonnement de la germination due à la dormance est une stratégie de survie relativement courante en forêt dense humide tropicale. Toutefois, ce fait a davantage été observé chez les espèces pionnières ou de forêts secondaires (DAÏNOU *et al.*, 2011). Des auteurs tels que DALLING, BROWN (2009) ont révélé que les diaspores de ces groupes de plantes à tendance héliophile pouvaient persister 2 à 30 ans dans le sol, leur permettant ainsi d'optimiser leurs chances de s'installer en forêt fermée, au hasard des ouvertures de la canopée. Les cas d'espèces à tendance sciaphile affichant une adaptation à une dormance prononcée, sont rares dans la mesure où ces taxons doivent pouvoir germer et croître sous la

voûte forestière (GARWOOD, 1989). En réalité, le tempérament de *Coula edulis* est peu documenté (DOUCET, 2003) mais vu la position de l'arbre dans le peuplement, l'espèce est plus que vraisemblablement tolérante à l'ombrage. La germination différée pourrait être une adaptation à la prédation par les rongeurs, souvent très friands des graines fraîchement germées d'Olacaceae (DOUCET, comm. pers.).

Le développement atypique des plantules de *Coula* avait été évoqué par DE LA MENSBRUGE (1966). La présente étude précise que ce phénomène n'est pas systématique. La privation brutale et précoce de l'accès aux ressources cotylédonaire suite à la rupture de l'hypocotyle est probablement compensée par un pivot racinaire hypertrophié contenant d'importantes réserves alimentaires et énergétiques. En effet, MIQUEL (1987) signale qu'une tige renflée peut s'expliquer par le transfert des réserves contenues dans l'albumen de la graine vers la base de la tige. Une telle adaptation est par exemple typique des zones de savanes, ainsi que rapportée par OUEDRAOGO *et al.* (2006). Les pousses latérales qui se forment consécutivement à la rupture de l'hypocotyle donnent un aspect baïnette à la plantule. Ces pousses pourraient provenir du non redressement de l'hypocotyle en forme de crosse (DE LA MENSBRUGE, 1966).

Compte tenu des très faibles taux de germination et d'une vitesse de croissance faible, *C. edulis* affiche clairement des caractéristiques de reproduction sexuée peu propices à sa domestication. Autrement dit, la multiplication par semis ne paraît pas adaptée au contexte des communautés villageoises et des systèmes agroforestiers traditionnels. La procédure de multiplication végétative, d'une manière générale ou que ce soit celle testée par la présente étude, semble pouvoir remédier efficacement et à peu de frais aux limites de la régénération par graines (MEUNIER *et al.*, 2008).

### 6.2.3 Aptitudes de *C. edulis* au marcottage aérien

La multiplication végétative aérien correspondrait le mieux aux objectifs de valorisation de l'espèce dans un contexte agroforestier. Le marcottage aérien a montré qu'il est envisageable de produire des plants de *C. edulis* à moindre coût, dans un délai relativement bref (1 an) et avec un taux de succès supérieur à ce que peut générer le semis de graines. Nos résultats confortent ceux de HARIVEL *et al.* (2006) et de MEUNIER *et al.* (2008) qui ont montré que le marcottage aérien permettait la production de plants, en un laps de temps court, tout en gardant l'ensemble des caractéristiques génotypiques de la plante-mère. Au stade actuel, la présente étude n'a pas encore été suivie d'essais sur le comportement en plantation des marcottes après sevrage. Bien que la production racinaire importante des marcottes semble garantir le succès de la transplantation et le raccourcissement de leur maturité reproductive, cet aspect mérite davantage d'investigations. En effet, MOUPELA *et al.* (sous presse) estiment que dans les conditions naturelles il faut environ un siècle pour qu'un individu atteigne sa taille de fructification importante et régulière, soit 23 cm de diamètre à hauteur de poitrine. Il apparaît donc nécessaire de planter les marcottes produites pour étudier leur comportement et mesurer le temps requis pour

atteindre la maturité reproductive. Un autre aspect pouvant faire l'objet de recherches futures est le diamètre idéal des branches à marcotter. Les branches les plus grosses de notre échantillon ont donné les meilleurs résultats mais le diamètre maximum étudié était de deux cm. Pour le safoutier par exemple (*Dacryodes edulis* Lam.), KENGUE (2003) suggère de choisir des branches de 3 à 5 cm de diamètre. TCHOUNDJEU *et al.* (2010) ont aussi observé que chez le manguier sauvage (*Irvingia gabonensis* Aubry Lecompte), les marcottages effectués sur des branches de 3 à 5 cm de diamètre donnaient des résultats significativement meilleurs que ceux pratiqués sur des branches de 2 à 3 cm. Dans la plupart des cas, les taux de succès obtenus varient de 35 à 50%, ce qui rend nos propres résultats sur *C. edulis* (48%) tout à fait acceptables. Notons que la pose des marcottes n'a été réalisée que sur une seule période (en novembre durant la saison des pluies) et cela ne permet pas d'appréhender l'influence de la saison sur l'aptitude de *C. edulis* au marcottage aérien. De nombreuses études (HARIVEL *et al.*, 2006 ; BELLEFONTAINE, 2010) démontrent que la période de pose des marcottes aériennes aurait un effet significatif sur la rhizogénèse chez certaines espèces. C'est le cas de *Balanites aegyptiaca* L. dont le marcottage aérien effectué en octobre (fin de la saison des pluies et début de la saison sèche au Cameroun) aurait donné de très bon résultats (NOUBISSIÉ TCHIAGAM *et al.*, 2011). À l'inverse, la saison sèche (caractérisée par une absence ou une insuffisance des pluies) retarderait, voire inhiberait le développement des marcottes (HARIVEL *et al.*, 2006).

Les travaux antérieurs aux nôtres, consacrés à la propagation de *C. edulis*, furent ceux de DE LA MENSBRUGE (1966), de MIQUEL (1987) et de BONNÉHIN (2000). Si ces auteurs ont aussi relevé les difficultés de germination du noisetier d'Afrique, ils n'ont cependant pas pu mettre au point des méthodes de régénération efficaces de cette espèce pourtant très recherchée (TAMOKOU *et al.*, 2011). Les résultats obtenus (48% de réussite) après 13 mois d'observation indiquent que *C. edulis* peut être multiplié végétativement par marcottage aérien contrairement aux résultats de BONNÉHIN (2000) qui n'avait constaté aucune aptitude à la multiplication végétative du noisetier. En cela, nos données constituent des informations de base pour le développement d'une stratégie sylvicole et permettent d'envisager l'intégration de l'espèce dans les systèmes agroforestiers locaux. Notons enfin qu'en milieu naturel, les fortes densités de rejets aux pieds des arbres traduiraient la tendance de *C. edulis* à privilégier la multiplication végétative comme mode de reproduction (ALEXANDRE, 1989). De plus, ces nombreux rejets lignifiés, observés à la base des arbres-mères, pourraient avoir un double avantage : (1) ils permettraient d'envisager facilement le marcottage à grande échelle en facilitant l'accès au matériel végétal et (2) ils présentent une vigueur et un potentiel de régénération plus élevés (MEUNIER *et al.*, 2010). Ainsi, les clones obtenus par le biais du marcottage présentent de réels atouts par rapport aux semis nonobstant quelques inconvénients qui ne doivent pas être sous-estimés : (1) les risques de chablis liés à une faible densité de l'enracinement adventif des marcottes, et (2) la transmission possible de maladies de l'arbre sélectionné aux clones obtenus (BELLEFONTAINE *et al.*, 2010).

### 6.3.3 Conclusions et implications pour la domestication de *C. edulis*

Ces premiers résultats obtenus avec le marcottage aérien sont prometteurs et ouvrent des perspectives intéressantes pour la multiplication et la domestication de *C. edulis*. Cette technique de multiplication est peu onéreuse et relativement simple à mettre en œuvre, y compris par les communautés rurales. De nombreux auteurs (HARIVEL *et al.*, 2006 ; MEUNIER *et al.*, 2010) notent l'intérêt d'impliquer les populations locales dans les stratégies de domestication et de conservation *in situ* et *ex situ* d'espèces jugées intéressantes. La bonne aptitude de *C. edulis* au marcottage aérien ne doit toutefois pas occulter les exigences liées à la collecte de la mousse sur les arbres, nécessaire à la confection du substrat de marcottage. Le coût de cette activité et des autres phases du marcottage a été évalué. Par ailleurs, les taux de réussite obtenus pourraient certainement être améliorés. Pour cela, il serait nécessaire de mener des études complémentaires sur l'influence du type de substrat, de la date de pose des marcottes et des caractéristiques des éléments ligneux (position dans la cime de l'arbre, longueur de la marcotte, etc.) mais aussi sur d'autres techniques de multiplication végétative comme le bouturage ou le drageonnage.

## Références bibliographiques

- Agyili J., Sacande M., Koffi E., Peprah T., 2007. Improving the collection and germination of West African *Garcinia kola* Heckel seeds. *New Forests*, 34: 269-279.
- Alexandre D.Y., 1989. Dynamique de la régénération naturelle en forêt dense de Côte d'Ivoire: stratégies écologiques des arbres de la voûte et potentiel floristique. Paris, France, ORSTOM, 102 p.
- Baskin C.C., Baskin J.M., 2005. Seed dormancy in trees of climax tropical vegetation types. *Tropical Ecology*, 46 (1): 17-28.
- Baskin C.C., Baskin J.M., 1998. Seeds: ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination. San Diego, Academic Press, 666 p.
- Bellefontaine R., Ferradous A., Alifriqui M., Monteuis O., 2010. Multiplication végétative de l'arganier, *Argania spinosa*, au Maroc : le projet John Goelet. *Bois et Forêts des Tropiques*, 304 (2): 47-59.
- Bonnéhin L., 2000. Domestication paysanne des arbres fruitiers forestiers. Cas de *Coula edulis* Baill. (Olacacée) et de *Tieghemella heckelii* Pierre (Sapotacée) autour du Parc National du Taï, Côte d'Ivoire. Thèse de Doctorat, Université de Wageningen, Pays-Bas, 140 p.
- Dainou K., Bauduin A., Bourland N., Gillet J-F., Feteke F., Doucet J-L., 2011. Soil seed bank characteristics in Cameroonian rainforests and implications for post-logging forest recovery. *Ecological Engineering*, 37: 1499-1506.
- Dalling J.W., Brown T.A., 2009. Long-term persistence of pioneer species in tropical rain forest soil seed banks. *American Naturalist*, 173: 531-535.
- De La Mensbrughe G., 1966. La germination et les plantules des essences arborées de la forêt dense de la Côte d'Ivoire. Nogent-sur-Marne, CTFT, 382 p.
- Doucet J-L., 2003. L'alliance délicate de la gestion forestière et de la biodiversité dans les forêts du centre du Gabon. Thèse de Doctorat, Faculté universitaire des sciences agronomiques de Gembloux, Belgique, 390 p.
- Endress B.A., Gorchoff D.L., Berry E.J., 2006. Sustainability of a non-timber forest product: effect of alternative leaf harvest practices over 6 years on yield and demography of the palm *Chamaedorea radicalis*. *Forest Ecology and Management*, 234: 181-191.
- Garwood N.C., 1989. Tropical soil seed banks: a review. *In* : Ecology of soil seed banks. Academic Press, New York, p. 149-209.

- Harivel A., Bellefontaine R., Boly O., 2006. Aptitude à la multiplication végétative de huit espèces forestières d'intérêt au Burkina Faso. *Bois et Forêts des Tropiques*, 288 (2): 39-50.
- Kengue J., 2003. *Safou (Dacryodes edulis)*: Manuel du Vulgarisateur. Southampton, United Kingdom, University of Southampton, International Centre for Underutilised Crops (ICUC), 32 p.
- Martin D., Chatelin Y., Collinet J., Guichard E., Sala G., 1981. Les sols du Gabon : pédogénèse, répartition et aptitudes. Paris, France, ORSTOM, 92 p.
- Meunier Q., Lemmens R., Morin A., 2010. Alternatives to exotic species in Uganda-Growth and cultivation of 85 indigenous trees. Kampala, Uganda, French Embassy in Uganda-Belgian Technical Cooperation, 210 p.
- Meunier Q., Bellefontaine R., Monteuis O., 2008. La multiplication végétative d'arbres et arbustes médicinaux au bénéfice des communautés rurales d'Ouganda. *Bois et Forêts des Tropiques*, 295(2): 71-82.
- Miquel S., 1987. Morphologie fonctionnelle de plantules d'espèces forestières du Gabon. *Adansonia*, 1: 101-121.
- Moupela C., Doucet J-L., Daïnou K., Brostaux Y., Fayolle A., Vermeulen C., (sous presse). Reproductive ecology of *Coula edulis* Baill.: source of a valuable non-timber forest product. *Tropical Ecology*.
- Moupela C., Vermeulen C., Daïnou K., Doucet J-L., 2011. Le noisetier d'Afrique (*Coula edulis* Baill.). Un produit forestier non ligneux méconnu. *Biotechnologie Agronomie Société et Environnement*, 15 (3): 485-495.
- Noubissié Tchiagam J-B., Ndzié J-P., Bellefontaine R., Mapongmetsem P-M., 2011. Multiplication végétative de *Balanites aegyptiaca* (L.) Del., *Diospyros mespiliformis* Hochst. Ex. A. Rich. et *Sclerocarya birrea* (A. Rich.) Hochst. au nord du Cameroun. *Fruits*, 66: 327-341.
- Ouedraogo A., Thiombiano A., Hahn-Hadjali K., Guinko S., 2006. Régénération sexuée de *Boswellia dalzielii* Hutch., un arbre médicinaux de grande valeur au Burkina Faso. *Bois et Forêts des Tropiques*, 289 (3): 41-48.
- Sanogo S., Sacandé M., Van Damme P., N'daye I., 2013. Caractérisation, germination et conservation des graines de *Carapa procera* DC. (Meliaceae), une espèce utile en santé humaine et animale. *Biotechnologie Agronomie Société et Environnement*, 17(2): 321-331.
- Tamokou J.D.D., Kuate J.R., Gatsing D., Nkeng Efouet A.P., Njouendou A.J., 2011. Antidermatophytic and toxicological evaluations of dichloromethane-methanol extract, fractions and compounds isolated from *Coula edulis*. *Iran Journal of Medical Sciences*, 36: 111-121.

- Tchiengang C., Kapseu C., Parmentier M., 1998. Chemical composition of oil from *Coula edulis* (Bail.) nuts. *Journal of Food Lipids*, 5: 103-111.
- Tchoundjeu Z., Tsobeng, A.C., Asaah E., Anegbeh P., 2010. Domestication of *Irvingia gabonensis* (Aubry Lecompte) by air layering. *Journal of Horticulture and Forestry*, 2: 171-179.
- Tchoundjeu Z., Ngo Mpeck, M.-L., Asaah E., Amougou A., 2004. The role of vegetative propagation in the domestication of *Pausinystalia johimbe* (K. Schum), a highly threatened medicinal species of West and Central Africa. *Forest Ecology and Management*, 188: 175-183.
- Vermeulen C., Dubliez E., Proce P., Diowo Mukumary S., Yamba Yamba T., Mutambwe S., Peltier R., Marien J-N., Doucet J-L., 2011. Enjeux fonciers, exploitation des ressources naturelles et forêts des communautés locales en périphérie de Kinshasa, RDC. *Biotechnologie Agronomie Société et Environnement*, 15 (4): 535-544.
- Vivien J., Faure J.J., 2011. *Fruitiers sauvages d'Afrique: espèces du Cameroun*. Clohars Carnoet, France, Nguila-Kerou, 416 p.

## Chapitre 7. Conclusion générale et perspectives

Le Chapitre 6 a caractérisé successivement la germination de *Coula edulis* et ses aptitudes au marcottage aérien, tout en présentant le potentiel et les limites de chacune des deux méthodes de reproduction. Le dernier chapitre (Chapitre 7) résume les principaux enseignements tirés des différentes parties. Il fournit aussi des recommandations en termes de domestication et de conservation (*in situ* et *ex situ*) de la ressource. Enfin, ce chapitre ouvre des perspectives pour de futures recherches.

Dans ce travail, nous nous sommes appuyés sur l'hypothèse selon laquelle « ***S'intéresser à l'amélioration des connaissances des espèces sous-exploitées (sources alimentaires, médicinales ou à usages multiples) revient en fait à promouvoir leur place dans les écosystèmes agroforestiers et donc à assurer la conservation in situ des ressources génétiques par le développement de leur utilisation*** ». Grâce à une approche globale qui a pris en compte les aspects ethnobotaniques, agronomiques, écologiques et les filières de commercialisation, notre travail a pu apporter un complément d'informations sur un PFNL modèle, représentatif des PFNL méconnus : le noisetier d'Afrique ou noisetier du Gabon. L'approche pluridisciplinaire choisie, quoique pouvant amener à une dispersion apparente du travail, a permis d'avoir une vue assez exhaustive de la problématique.

Le point de départ de notre démarche méthodologique a consisté à faire l'état des connaissances actuelles sur le noisetier d'Afrique, à travers le Chapitre 2. Cette synthèse bibliographique a permis de mettre en évidence le fait que la valorisation des PFNL est entravée faute de connaissances précises sur leur potentiel au sein de leur biotope. En effet, avec une connaissance partielle ou fragmentaire de ces ressources, il devient difficile d'adopter des stratégies claires pour assurer à la fois leur gestion durable, le développement et le commerce des produits qu'elles fournissent. Mieux connus, les potentiels de *Coula edulis* comme ceux de nombreuses espèces délaissées, pourraient permettre d'élaborer une planification fiable conciliant exploitation (à des fins alimentaires, culturelles, économiques, etc.) et conservation de la ressource.

*A l'échelle locale, le noisetier d'Afrique demeure-t-il une espèce mineure ?*

Le chapitre 3 a été consacré à l'étude préliminaire de l'importance de *Coula edulis* pour les populations du Sud-Est du Gabon. Elle a porté sur les niveaux de prélèvements de la ressource ainsi que sur l'analyse de la filière locale, afin de cerner l'enjeu économique et social autour de ce produit. Il s'avère que la collecte de *C. edulis* demeure une activité pratiquée dans l'ensemble des quatre localités échantillonnées, ce qui illustre le maintien d'une relation forte entre les populations et l'écosystème forestier (Loung, 1996 ; Noubissie *et al.*, 2008 ; Vermeulen *et al.*, 2011) et l'importance des ressources spontanées dans les systèmes de production des ethnies gabonaises (Bourobou-Bourobou, 1994 ; Walker & Sillans, 1995). Toutefois, si tous les foyers organisent des sorties de cueillette en forêt afin de ramasser des volumes importants de PFNL, tous ne sont pas impliqués dans la commercialisation des graines de *C. edulis*. Comme le soulignent d'autres auteurs (Le Cœur, 1927 ; Jagoret *et al.*, 2009 ; Ingram *et al.*, 2012), la plupart de ces ressources sont prélevées avant tout pour être autoconsommées ou échangées localement sans l'intermédiaire du marché. En effet, la part réservée à l'autoconsommation de *C. edulis* représente dans notre étude plus de 80% de la destination de collecte.

Par ailleurs, l'appréciation des revenus générés par la vente des graines de *C. edulis* a été établie sur la base d'une estimation de la valeur financière de l'activité. Pour les exploitants qui consacrent par exemple 25% d'amandes obtenues à la commercialisation, leur marge bénéficiaire dégagée durant les deux mois d'enquête est respectivement estimée à 1.120 F CFA (1,7 €)/ménage pour la vente sur place et de 2.166 F CFA (3,3 €)/ménage sur les marchés urbains. De ce fait, les revenus tirés de la vente des graines de *C. edulis* demeurent marginaux pour la grande majorité des exploitants impliqués : il s'agit le plus souvent d'un commerce ponctuel voire anecdotique. Cela confirme les propos de Lescuyer (2010) qui rapporte que les PFNL constituent avant tout des éléments de subsistance et que les revenus de leur cueillette demeurent très largement inférieurs par exemple à ceux de l'agriculture ou résultant d'activités salariées. Ces résultats soulignent surtout la faible exploitation commerciale des produits forestiers non ligneux en zones rurales gabonaises. Si l'on veut accroître les avantages découlant de la collecte des PFNL d'importance locale comme *C. edulis* (apport complémentaire au régime alimentaire et source de revenus monétaires), tout en étant porteuse d'un réel développement économique en zone rurale, il serait souhaitable d'orienter la gestion de la ressource à la fois dans une stratégie de conservation *ex situ*, où le PFNL est domestiqué et intègre le cycle agricole et à la fois dans une stratégie de revenus supplémentaires où l'exploitation répond à une demande marchande.

Le Chapitre 4 consacré à l'étude sur « l'écologie reproductive de *C. edulis* » constitue une contribution significative à la compréhension de la dynamique des populations de l'espèce en forêt naturelle, à travers plusieurs aspects :

*Spectre phénologique et diamètre de fructification.* Le noisetier d'Afrique est une espèce sempervirente, son feuillage restant fourni indépendamment des saisons climatiques. Le renouvellement des feuilles âgées se produit sans rythme net et particulier, bien qu'il soit un peu plus important pendant la grande saison sèche (juin-août). Le pic de recouvrement foliaire se note lors des saisons pluvieuses.

Au Gabon, la floraison et la fructification de *C. edulis* sont annuelles et régulières. Au niveau individuel, ces deux phases durent en moyenne  $46 \pm 34$  j et  $76 \pm 47$  j, respectivement. La floraison peut être étalée sur environ six mois entre juillet et janvier. Les pics de floraison se situent en novembre et en décembre. Une importante période de production de fruits se distingue entre janvier et février, à cheval entre la petite saison sèche et la saison des pluies, ce qui correspond précisément à la période de fructification massive chez de nombreuses espèces en forêt gabonaise (Villiers, 1973 ; Hecketsweiler, 1992 ; Doucet, 2003). Ce type de fructification qui s'apparente à une glandée «*Mast-fruiting*» orienterait le comportement des vecteurs de la dispersion suivant la disponibilité des ressources en graines et l'intérêt des frugivores pour certaines espèces. Feer & Forget (2002) notent par exemple que les années à faible production toutes les graines consommables sont prélevées par les

rongeurs, alors que les années de forte fructification seules les espèces les plus appétissantes sont transportées.

La floraison s'observe chez des individus ayant au moins 10,5 cm de diamètre (*Diamètre Minimum de Fertilité, DMF*). Les arbres de faible diamètre ont une floraison irrégulière et très peu abondante. Des fruits matures sont déjà observables sur des individus atteignant 12,3 cm de diamètre (*Diamètre Minimum de Fructification, DMFr*). Il existe une forte relation entre le diamètre des arbres et la probabilité de fructifier. Un individu de 23 cm a une probabilité de l'ordre de 100% (98% exactement) d'avoir fructifié au moins une fois au cours des trois années d'observation. Ainsi, on peut considérer que 23 cm est le diamètre de fructification régulière (*DFR sensu* Durrieu de Madron & Daumerie, 2004) de l'espèce.

*Accroissement diamétrique.* La présente étude révèle un accroissement annuel moyen en diamètre de  $0,22 \pm 0,2$  cm/an pour *C. edulis*, ce qui est à peine plus élevé que la valeur de 0,1 cm/an enregistrée pour *Garcinia lucida* Vesque (Guedje *et al.*, 2003), qui est un PFNL et autre arbre du sous-bois des forêts tropicales. Cette étude montre aussi que l'accroissement annuel moyen ne semble pas être affecté par le diamètre à l'origine, ni par la production fruitière. En revanche, l'accroissement diamétrique paraît être influencé par le statut social de l'arbre : les arbres les moins exposés présentent les plus faibles valeurs d'accroissement. Ces résultats rejoignent les observations de Gourlet-Fleury (1998) qui montre qu'en forêt tropicale, le diamètre initial des arbres ne constitue généralement pas un très bon indicateur de leur croissance. A l'opposée, pour les petits arbres et les espèces du « sous-bois » (tel que *C. edulis*, Hladik, 1982), l'auteur indique que leur croissance est sous l'effet direct du mode d'éclaircissement des houppiers.

*L'estimation de la production fruitière.* La production fruitière est variable suivant l'année de fructification et suivant le diamètre des individus :  $42 \pm 64$  kg/arbre en 2011 contre  $36 \pm 43$  kg/arbre en 2012. Le nombre moyen de fruits par arbre varie également de  $1.246 \pm 1.612$  à  $1.438 \pm 2.303$ , avec des minima et des maxima de l'ordre de 12 à 17, et de 1.218 à 8.694 fruits. L'estimation de la production fruitière révèle aussi une faible proportion de fruits viables avec une forte probabilité d'être parasités par les insectes foreurs.

Le Chapitre 5 a tenté de répondre à la question « *Quelle est la composition du cortège d'animaux consommant les fruits de Coula edulis au sol?* ». L'accent a donc été mis sur l'identification du cortège des consommateurs des fruits du noisetier d'Afrique au sol et qui jouent un rôle potentiel dans la dispersion et la prédation de l'espèce. Ces variables (dispersion et prédation) essentielles déterminent les caractéristiques de la régénération et permettent d'expliquer la répartition des formes juvéniles et des adultes en forêt. Les observations obtenues à l'aide des caméras photographiques révèlent la présence de 12 espèces animales (*Hyemoschus aquaticus*, *Cephalophus dorsalis*, *Cephalophus monticola*, *Cephalophus sylvicultor*, *Potamochoerus porcus*, *Loxodonta cyclotis*, *Protoxerus stangeri*,

*Helioscurius rufobrachium*, *Cricetomys emini*, *Atherurus africanus*, *Pan troglodytes*, *Funisciurus lemniscatus*) sous les semenciers isolés dont 7 (*C. emini*, *A. africanus*, *P. troglodytes*, *F. lemniscatus*, *P. porcus*, *L. cyclotis*, *H. rufobrachium*) se sont réellement intéressées aux fruits du noisetier. Parmi les espèces ayant consommés des fruits de *C. edulis*, le potamochère peut être considéré suivant nos observations comme le principal prédateur.

L'exploration de 31 terriers au voisinage de 20 semenciers montre que des quantités non négligeables de graines ( $21,1 \pm 82,6$  graines/terrier) ont été enfouies par les Muridae. Il est possible que lors du transport du point de récolte aux terriers, un certain nombre de fruits soient perdus : il peut y avoir dispersion (Forget *et al.*, 2000 ; Forget & Vander-Wall, 2001 ; Nyiramana *et al.*, 2011). Mais celle-ci se fait sur des faibles distances, ce qui est peu favorable à l'installation des plantules (Janzen, 1971) à l'exception des espèces tolérantes à l'ombrage comme c'est le cas de *C. edulis* (FAO, 1982 ; Hladik, 1982 ; Hladik & Blanc 1987 ; Traissac, 2003). Enfin, l'examen de 120 crottins d'éléphants a révélé la présence de seulement neuf graines de *C. edulis*, toutes étant fragmentées. Ces résultats indiquent que l'éléphant adopte un comportement opportuniste vis-à-vis des fruits du noisetier et qu'il exerce davantage une prédation qu'une dispersion sur ces derniers (Feer, 1995). L'ensemble de ces résultats nous amènent à penser que la configuration agrégée du peuplement Coula signalée par plusieurs auteurs (Aubréville, 1959 ; Loung, 1996 ; Senterre & Nguema, 2001 ; Doucet *et al.*, 2004), serait une stratégie adoptée par l'espèce privilégiant la multiplication par voie végétative pour assurer sa reproduction et son maintien, en particulier en situation de forte prédation.

Dans l'optique d'une domestication de *C. edulis*, nous avons caractérisé (au Chapitre 6) successivement la germination de l'espèce et ses aptitudes au marcottage aérien. Les résultats obtenus indiquent que la graine *C. edulis* est caractérisée par une dormance morphophysologique (au sens de Baskin & Baskin, 2005) provoquée simultanément par un embryon sous développé ou immature et par l'inhibition physiologique des mécanismes de la germination. Ce type de dormance se traduirait chez le noisetier d'Afrique par un faible taux de germination accompagné de longs délais de levée : ce qui est de nature à décourager les paysans et expliquerait l'absence de l'espèce au sein des jardins de case par exemple (Miquel & Hladik, 1984 ; Bonnèhin, 2000). En revanche, la régénération artificielle correspondrait le mieux aux objectifs de valorisation des potentialités de l'espèce dans un contexte agroforestier. En effet, le marcottage aérien a montré qu'il est envisageable de produire des plants de *C. edulis* à moindre coût, dans un délai relativement court (1 an) et avec un taux de succès supérieur à ce que peut générer le semis des graines. Ces premiers résultats obtenus avec le marcottage aérien sont prometteurs et ouvrent des perspectives intéressantes pour la multiplication et la domestication de *C. edulis*.

Avant d'étudier les enseignements nécessaires à la conservation *ex situ* de *C. edulis* et les perspectives ouvertes en termes de développement et de recherche par notre travail, il importe d'en tirer quelques

aspects pratiques. En effet, si les analyses antérieures (Shackleton *et al.*, 2007 ; François *et al.*, 2009 ; Lescuyer, 2010 ; Pouliot, 2011) relatives à la promotion des PFNL s'accordent sur deux principaux objectifs : celui de contribuer à une gestion plus diversifiée des ressources forestières et celui de participer à un accroissement des niveaux de vie des exploitants en zones rurales. Qu'en est-il réellement au regard des résultats précédemment présentés ?

La fructification de *C. edulis* comme celle de nombreuses espèces produisant des PFNL au Gabon comme *Irvingia gabonensis* Baill., *Trichoscypha acuminata* Engl., s'étend sur quatre (4) mois de janvier à avril. C'est à cette période que la cueillette devient une activité à part entière puisque les foyers organisent des sorties en forêt afin de ramasser des volumes importants de fruits qui sont ensuite partiellement vendus. Il apparaît clairement que le développement rural ne peut pas se baser uniquement sur la commercialisation des espèces saisonnières. Si l'on veut que la récolte des PFNL soit une activité porteuse de développement économique en milieu rural gabonais, il y a nécessité : (1) d'associer par exemple la collecte et la vente des noisettes à d'autres PFNL qui n'ont pas la même période de fructification (*e.g.* *Garcinia kola* Heckel, *Cola acuminata* Schott & Endl.) ou à ceux qui sont présents durant toute l'année (*Elaeis guineensis* Jacq., *Raphia* sp, *Gnetum africanum*, *Laccosperma secundiflorum* Beauv., *Megaphrynium macrostachyum* (Benth.) Milne-Redh.), et (2) d'intégrer l'activité de cueillette et de vente des PFNL dans une compréhension plus globale des usages des espaces et des ressources à l'échelle locale, reposant notamment sur une analyse des contraintes temporelles et sociales ainsi que des arbitrages économiques.

Par ailleurs, sur la base des résultats issus de la production fruitière (Chapitre 4) et à titre indicatif, nous avons envisagé une esquisse d'estimation du nombre de semenciers nécessaires à la mise en place d'un verger. Dans cette optique, un particulier qui souhaiterait établir une plantation de *Coula edulis* qui lui rapporterait par exemple la somme de 600.000 F CFA par an (correspondant à plus de sept fois la valeur du salaire minimum interprofessionnel garanti au Gabon) devrait disposer d'environ 260 arbres de faible production (semenciers de diamètre compris entre 20 et 30 cm) ou d'environ 80 arbres de fortes production (semenciers de diamètre supérieur à 40 cm). Cette estimation a été établie en partant de l'hypothèse d'un prix du kg de noisettes à 655 F CFA au niveau des villages (Chapitre 3) et en tenant compte de la frugivorie et d'éventuelles attaques parasitaires (Chapitre 4). La surface nécessaire à la mise en place de ces arbres serait de 0,5 (semenciers de diamètre supérieur à 40 cm) à 1,7 ha (semenciers de diamètre compris entre 20 et 30 cm) si l'on adopte un espacement de 8 x 8 mètres. Signalons que l'emplacement d'un tel verger devrait se faire aux alentours des villages (moins de 2 km). En effet, cette localisation permettrait une meilleure gestion de la production en limitant la prédation des fruits par la communauté animale, notamment les potamochères (voir Chapitre 5) et un gain de temps (par la réduction de la distance de marche) appréciable pour mener à bien d'autres activités agricoles.

On note enfin que le secteur des PFNL est pénalisé par la faiblesse et l'incohérence des cadres légaux qui n'encouragent pas une valorisation et une commercialisation efficaces de ces ressources. Ils sont au contraire à l'origine de blocages pour les producteurs et les commerçants intervenant sur les filières des PFNL (Ingram *et al.*, 2012). À titre d'exemple, l'exploitation des PFNL au Gabon est réglementée par l'administration des eaux et forêts au moyen d'un système de quotas prédéfinis (voir le décret n° 001029/PR/MEFEPEPN du 1er décembre 2004 réglementant l'exploitation, la transformation et la commercialisation des PFNL et le décret n° 0137/PR/MEFEPA du 4 février 2009 interdisant l'abattage, la scierie, le transport ou la vente de bois de cinq espèces produisant des PFNL). Les quotas fixés et les restrictions faites ne s'appuient pas sur des inventaires de ressources, encore moins sur des études préalables relatives à certains paramètres essentiels (de disponibilité des ressources, d'utilisation et de commercialisation), auxquels s'ajoutent des procédures administratives longues et contraignantes pour le commerce à petite échelle. L'une des démarches d'amélioration consisterait d'abord à accorder plus d'importance aux réalités du secteur PFNL (en considérant l'exploitation de ces ressources comme objectif prioritaire) à travers une approche participative ou une concertation impliquant tous les intervenants (promoteurs des PFNL, gestionnaires forestiers, communautés villageoises, etc.) afin de réduire ainsi les conflits. L'étape suivante concernerait l'élaboration des décrets d'application et le suivi des ressources. S'agissant du suivi, il permet d'avoir une bonne connaissance de la situation des PFNL (localiser et quantifier les ressources exploitables), de réagir aux changements qui subviennent dans le temps en relation avec leur exploitation et d'identifier les espèces prioritaires qui doivent être protégées.

### **Quels enseignements pour la conservation *ex situ* de l'espèce ?**

Un des résultats importants de notre étude est d'avoir apporté des éléments de réponses aux questions concernant la gestion sylvicole du noisetier d'Afrique. En effet, les données inédites issues de l'étude de l'écologie reproductive de *C. edulis* (le potentiel de production en fruits, la connaissance *DMF*, *DMFr* et *DFR*, etc.) constituent des informations de base pour ses aptitudes sylvicoles et des prescriptions de récolte de ses fruits. En cela, notre démarche tend à conforter les observations de Debroux (1998) qui montrent l'intérêt des études ciblées sur une espèce donnée afin de comprendre son fonctionnement et d'en déduire des règles spécifiques de sylviculture.

L'autre contribution majeure de notre travail a été de proposer un canevas de procédé simple et peu coûteux (marcottage aérien) pour multiplier le noisetier d'Afrique. En effet, les précédentes tentatives de propagation et de mise en culture de *C. edulis* (*e.g.* Miquel & Hladik, 1984 ; Bourobou-Bourobou, 1994 ; Bonnéhin, 2000) se sont heurtées à de nombreux obstacles (difficulté d'enracinement pour le bouturage et le marcottage). Notre étude est la première à lever ces contraintes, condition nécessaire à l'exploitation durable de la ressource en milieu rural. Le marcottage aérien semble être une méthode qui permettrait la production de plants, en un laps de temps court, pour un investissement en matériel

et main-d'œuvre relativement faible (Bellefontaine *et al.*, 2010 ; Meunier *et al.*, 2010 ; Tchoundjeu *et al.*, 2010). En outre, nous mettons à la disposition des gestionnaires forestiers et des communautés locales un outil essentiel à la conservation *ex situ* du noisetier d'Afrique qui se traduirait par un investissement progressif de la jachère aux abords des villages pouvant, à terme, donner lieu à de véritables agroforêts villageoises (Tchatat & Ndoye, 2006).

En définitive, l'intégration des fruitiers sauvages à usages multiples dans les pratiques agricoles éprouvées et détenues par les communautés locales (agroforêts, jardins de case, parcs arborés, etc.) nous paraît constituer la base d'une gestion participative et raisonnée des ressources ligneuses en forêt tropicale (Pendjé, 1994 ; FAO, 2003 ; Pinot & Ollivier, 2009). À cet effet, la multiplication végétative à faible coût (par drageons, marcottes terrestres, rejets de souche, tubercules ligneux, boutures de tiges ou de racines, greffes, marcottes aériennes) permet d'atteindre cet objectif (Harivel *et al.*, 2006). Il s'agit souvent de techniques dont les bénéfices sont attendus à brève échéance, ce qui constitue une réelle motivation surtout en milieu rural où l'on vit sur le court terme (Lescure, 1996).

### **Les perspectives de travail**

Au terme de notre étude, de nombreuses interrogations demeurent encore et mériteraient d'être examinées ou approfondies. Il s'agit notamment de la contribution de la ressource (des graines) à l'alimentation des ménages qui aurait permis d'évaluer l'importance de *C. edulis* dans le bilan nutritionnel. En effet, bien que les apports dans le domaine nutritionnel des PFNL ne fassent plus aucun doute (cf. l'analyse de l'alimentation en forêt tropicale Hladik *et al.*, 1996), leur impact nutritionnel est cependant encore rarement quantifié. Il est donc important de mesurer les valeurs nutritionnelles des PFNL comme *C. edulis* et de déduire leur part dans la satisfaction des besoins nutritionnels des familles. L'évaluation de cet impact nutritionnel pourrait apporter un précieux complément d'informations au régime alimentaire et susciter davantage l'implication des autorités dans la promotion des PFNL.

Par ailleurs, notre étude sur la détermination de la proportion des fruits parasités par les insectes étant essentiellement descriptive, nous n'avons pas pu identifier clairement l'agent responsable des galeries ou perforations creusées dans les fruits. De fait, de nombreuses questions subsistent : quel est l'agent responsable du parasitisme des fruits de *C. edulis* ? S'agit-il d'un ou de plusieurs agent déprédateurs ? Quel est le cycle de vie de l(es) insecte(s) ? Quels sont les facteurs qui déterminent la survie des individus ? Répondre à ces questions nécessitera donc des études ciblées sur le(s) agent(s) déprédateur(s) et leur mode d'action. Des compléments d'observations des fruits en forêt et en laboratoire pourraient être envisagés. Ils permettraient d'identifier clairement le(s) déprédateur(s) et de proposer des méthodes de lutte.

En outre, l'étude n'a pas abordé un aspect essentiel de la dynamique de *C. edulis* : sa régénération naturelle. Or la connaissance de celle-ci est nécessaire si l'on désire améliorer la gestion *in situ* et évaluer l'impact de la prédation sur la structure de ses peuplements naturels. À cet effet, les prochaines orientations de recherche devraient donc s'attacher (1) à analyser la répartition spatiale et la structure démographique des plantules et des juvéniles (en termes de densités, hauteurs, croissances, etc.) autour des potentiels semenciers, et (2) à déterminer l'importance de la multiplication végétative (présence de nombreux rejets signalés par Alexandre, 1989) comme une véritable stratégie de colonisation de l'espace et de maintien de l'espèce au sein de l'écosystème.

A terme, des essais complémentaires devraient concernés le comportement en plantation des marcottes après sevrage ainsi que l'évaluation de leur survie. Ces études pourraient aboutir non seulement à mettre au point des itinéraires techniques pour la multiplication et la culture de *C. edulis*, mais aussi à définir des règles de diffusion de cette technique simple et adaptée en milieu rural.

## Références bibliographiques

- Adriaens, E.L. 1951. *Les oléagineux du Congo Belge*. Ministère des Colonies, 2<sup>e</sup> éd., Bruxelles, 5 p.
- Agyili, J., Sacandé, M., Koffi, E. & Peprah, T. 2007. Improving the collection and germination of West African *Garcinia kola* Heckel seeds. *New Forest*, **34**: 269-279.
- Alexandre, D.Y. 1989. *Dynamique de la régénération naturelle en forêt dense de Côte d'Ivoire : stratégies écologiques des arbres de la voûte et potentiel floristique*. Orstom, Paris, 102 p.
- Anderson, D.P., Nordheim, E.V., Moermond, T.C., Gone Bi, Z.B. & Boesh, C. 2005. Factors influencing tree phenology in Taï National Park, Côte d'Ivoire. *Biotropica*, **37**: 631-640.
- Atangana, A.R., Tchoundjeu, Z., Fondoun, J-M., Asaah, E., Ndoumbe, M. & Leakey, R.R.B. 2001. Domestication of *Irvingia gabonensis*: Phenotypic variation in fruits and kernels in two populations from Cameroon. *Agroforestry Systems*, **53**: 55-64.
- Aubréville, A. 1959. *La flore forestière de la Côte d'Ivoire*. Vol. 1, CFCT, Nogent-sur-Marne, France, 369 p.
- Bahuchet, S. 2000. Cinq ans en Afrique Centrale : une forêt, des peuples, des Etats. In : S. Bahuchet & P. de Maret (eds.) *Les peuples des forêts tropicales d'aujourd'hui*. APFT-EU, vol. 3, Bruxelles, pp 5-21.
- Balogun, A.M. & Fetuga, B.L. 1988. Tannin, phytin and oxalate contents of some wild under-utilized crop-seeds in Nigeria. *Food Chemistry*, **30**: 37-43.
- Baskin, C.C. & Baskin, J.M. 2005. Seed dormancy in trees of climax tropical vegetation types. *Tropical Ecology*, **46**: 17-28.
- Bayol, N., Demarquez, B., De Wasseige, C., Eba'a Atyi, R., Fisher, J-F., Nasi, R., Pasquier, A., Rossi, X., Steil, M. & Vivien, C. 2012. La gestion des forêts et la filière bois en Afrique centrale. In : C. De Wasseige, P. De Marcken, N. Bayol., F. Hiol Hiol, P. Mayaux, B. Desclée, R. Nasi, A. Billand, P. Defourny & R. Eba'a (eds.) *Les forêts du bassin du Congo - Etat des Forêts 2010*. Office des publications de l'Union Européenne, Luxembourg, pp 43-62.
- Beaune, D., Bollache, L., Fruth, B. & Bretagnolle, F. 2012. Bush pig (*Potamochoerus porcus*) seed predation of bush mango (*Irvingia gabonensis*) and other plant species in Democratic Republic Congo. *African Journal of Ecology*, **50**: 509-512.
- Beaune, D., Bretagnolle, F., Bollache, L., Hohmann, G., Surbeck, M. & Fruth, B. 2013. Seed dispersal strategies and the threat of defaunation in a Congo forest. *Biodiversity and Conservation*, **22**: 225-238.
- Belcher, B., Ruíz-Pérez, M. & Achdiawan, R. 2005. Global patterns and trends in the use and management of commercial NTFPs: Implications for livelihoods and conservation. *World Development*, **33**: 1435-1452.

- Bellefontaine, R., Ferradous, A., Alifriqui, M. & Monteuis, O. 2010. Multiplication végétative de l'arganier, *Argania spinosa*, au Maroc : le projet John Goelet. *Bois et Forêts des Tropiques*, **304**: 47-59.
- Bewley, J.D. 1997. Seed germination and dormancy. *The Plant Cell*, **9**: 1055-1066.
- Bhagwat, S.A., Willis, K.J., Birks, H.J.B. & Whittaker, R.J. 2008. Agroforestry: a refuge for tropical biodiversity? *Trends in Ecology and Evolution*, **23**: 261-267.
- Billand, A. 2012. Biodiversité dans les forêts d'Afrique Centrale : Panorama des connaissances, principaux enjeux et mesures de conservation. In : C. de Wasseige, P. de Marcken, N. Bayol, F. Hiol Hiol, P. Mayaux, B. Desclée, R. Nasi, A. Billand, P. Defourny & R. Eba'a (eds.) *Les forêts du bassin du Congo - Etat des Forêts 2010*. Office des publications de l'Union Européenne, Luxembourg, pp 63-94.
- Biloso M.A. 2008. *Valorisation des produits forestiers non ligneux des Plateaux de Batéké en périphérie de Kinshasa (R D Congo)*. Thèse de doctorat, Université Libre de Bruxelles, Bruxelles, Belgique, 252 p.
- Blake, S., Deem, S.L., Mossimbo, E., Maisels, F. & Walsh, P., 2010. Forest elephants: tree planters of the Congo. *Biotropica*, **41**: 459-468.
- Boffa, J.M. 2000. Les parcs agroforestiers en Afrique de l'Ouest: clés de la conservation et d'une gestion durable. *Unasylva*, **200**: 11-17.
- Bollen, A. & Donati, G. 2005. Phenology of the littoral forest of Sainte Luce, southeastern Madagascar. *Biotropica*, **37**: 32-43.
- Bonnéhin, L. 2000. *Domestication paysanne des arbres fruitiers forestiers. Cas de Coula edulis Baill. (Olacacée) et de Tieghemella heckelii Pierre (Sapotacée) autour du Parc National du Taï, Côte d'Ivoire*. Thèse de doctorat, Université de Wageningen, Pays Bas, 140 p.
- Boupoya, A. 2010. *Flore et végétation des clairières intraforestières sur sol hydromorphe dans le Parc National de l'Ivindo (Nord-Est Gabon)*. Thèse de doctorat, Université Libre de Bruxelles, Bruxelles, 283 p.
- Bourland, N., Kouadio Yao L., Lejeune, P., Sonké, B., Philippart, J., Daïnou, K., Fétéké, F. & Doucet, J.L. 2012. Ecology of *Pericopsis elata* (Fabaceae), a timber species considered as endangered, in southeastern Cameroon. *Biotropica*, **44**: 840-847.
- Bourobou-Bourobou, H. 1994. *Biologie et domestication de quelques arbres fruitiers de la forêt du Gabon*. Thèse de doctorat, Université de Montpellier II, Montpellier, 340 p.
- Brake, C., Shippers, C., Mounguenge, J.F., Laporte J., Ferderspiel M. & Doucet, J-L. 2008. Changer le tissu agroforestier: une approche pluridisciplinaire. In : C. Vermeulen & J.L. Doucet (eds.) *Les premières forêts communautaires du Gabon : récits d'une expérience pilote*. Fsgx, Nature plus, WWF, UE, Gembloux, pp 27-38.

- Bukola, C.A.T. & Kola, A. 2008. Antimicrobial activities of *Coula edulis*. *Research Journal of Medicinal Plant*, **2**: 86-91.
- Camara, A., Dugué, P., Cheylan, J-P. & Kalms, J-M. 2009. De la forêt naturelle aux agroforêts en Guinée forestière. *Cahiers Agricultures*, **18**: 425-432.
- Campbell, P., Rivera, P., Thomas, D., Bourobou-Bourobou, H., Thomas, Nzabi, T., Alonso, A. & Dallmeier, F. 2006. Structure, composition et diversité floristiques d'une forêt équatoriale du Gabon. In: A. Alonso, M.E. Lee, P. Campbell, O.S.G. Pauwels & F. Dallmeier (eds.), *Gamba, Gabon: Biodiversity of an Equatorial African Rainforest*. Bulletin of the Biological Society of Washington, N° 12, pp 29-52.
- Campos-Arceiz, A. & Blake, S., 2011. Megagerdners of the forest: the role of elephants in seed dispersal. *Acta Oecologica*, **37**: 542-553.
- Carrière, S. 2003. *Les orphelins de la forêt : Pratiques paysannes et écologie forestière (Les Ntumu du Sud-Cameroun)*. IRD, Paris, 374 p.
- Chabot, I. 2002. Utilisation des produits forestiers non ligneux (PFNL) dans le cadre de la gestion forestière durable au Gabon. *Le Flamboyant*, **55**: 36-38.
- Chamshama, S.A.O., Monela, G.C., Sekiete, K.E.A. & Persson, A. 1992. Suitability of the taungya system at North Kilimanjaro Forest Plantation, Tanzania. *Agroforestry Systems*, **17**: 1-11.
- Colell, M., Maté, C. & Fa, J.E. 1994. Hunting among Moka Bubis in Bioko : dynamics of faunal exploitation at the village level. *Biodiversity and Conservation*, **3**: 939-950.
- Corlett, R.T. 2007. The impact of hunting on the mammalian fauna of Tropical Asian Forests. *Biotropica*, **39**: 292-303.
- Daïnou, K., Bauduin, A., Bourland, N., Gillet, J-F., Feteke, F. & Doucet, J-L. 2011. Soil seed bank characteristics in Cameroonian rainforests and implications for post-logging forest recovery. *Ecological Engineering*, **37**: 1499-1506.
- Daïnou, K., Laurenty, E., Mahy, G., Hardy, O.J., Brostaux, Y., Tagg, N. & Doucet, J-L. 2012. Phenological patterns in a natural population of a tropical timber tree species, *Milicia excelsa* (Moraceae): Evidence of isolation by time and its interaction with feeding strategies of dispersers. *American Journal of Botany*, **99**: 1-11.
- Dalling, J.W. & Brown, T.A. 2009. Long-term persistence of pioneer species in tropical rain forest soil seed banks. *American Naturalist*, **173**: 531-535.
- Dawson, I.K. 1997. *Prunus africana*: how agroforestry can help save an endangered medicinal tree. *Agroforestry Today*, **9**: 15-17.
- Debroux, L. 1998. *L'aménagement des forêts tropicales fondé sur la gestion des populations d'arbres : l'exemple du moabi (Baillonella toxisperma Pierre) dans la forêt du Dja, Cameroun*. Thèse de doctorat, Faculté des Sciences Agronomiques de Gembloux, Gembloux, Belgique, 283 p.

- De Foresta, H. & Prevost, M-F. 1986. Végétation pionnière et graines du sol en Forêt Guyanaise. *Biotropica*, **18**: 279-286.
- De Foresta, H. & Michon, G. 1996. Etablissement et gestion des agroforêts paysannes en Indonésie : quelques enseignements pour l'Afrique forestière. In : C.M. Hladik, A. Hladik, H. Pagezy, O.F. Linares, G.J.A. Koppert & A. Froment (eds.) *L'alimentation en forêt tropicale : interactions bioculturelles et perspectives de développement*. Unesco, vol. 2, Paris, pp 1081-1102.
- Degrande, A., Schreckenber, K., Mbosso, C., Anegebeh, P., Okafor, V. & Kanmegne, J. 2006. Farmers' fruit tree-growing strategies in the humid forest zone of Cameroon and Nigeria. *Agroforestry Systems*, **67**: 159-175.
- Deheuvels, O. 2011. *Compromis entre productivité et biodiversité sur un gradient d'intensité de gestion de systèmes agroforestiers à base de cacaoyers de Talamanca, Costa Rica*. Thèse de doctorat, SupAgro Montpellier, Montpellier, 185 p.
- De La Mensbrughe, G. 1966. *La germination et les plantules des essences arborées de la forêt dense humide de la Côte d'Ivoire*. CTFT, Nogent-Sur-Marne, 382 p.
- Doucet, J-L. 2003. *L'alliance délicate de la gestion forestière et de la biodiversité dans les forêts du centre du Gabon*. Thèse de doctorat, Faculté Universitaire des Sciences Agronomiques, Gembloux, 323 p.
- Doucet, J-L., Ntchandi Otimbo, P-A. & Boubady, A-G. 2004. Comment assister la régénération naturelle de l'okoumé dans les concessions forestières ? *Bois et Forêts des Tropiques*, **279**: 59-72.
- Doumenge, C., Garcia Yuste, J-E., Gartlan, S., Langrand, O. & Ndinga, A. 2001. Conservation de la biodiversité forestière en Afrique Centrale Atlantique : le réseau d'aires protégées est-il adéquat ? *Bois et Forêts des Tropiques*, **268**: 5-28.
- Dounias, E. 1993. *Dynamique et gestion différentielles du système de production à dominante agricole des Mvae du sud Cameroun forestier*. Thèse de doctorat, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier, 644 p.
- Dounias, E. 2000. Revue de la littérature ethnobotanique pour l'Afrique centrale et l'Afrique de l'ouest. *Bulletin du Réseau Africain d'Ethnobotanique*, **2**: 5-117.
- Durrieu De Madron, L. & Daumarie, A. 2004. Diamètre de fructification de quelques essences en forêt naturelle centrafricaine. *Bois et Forêts des Tropiques*, **281**: 87-95.
- Dubost, G., 1984. Comparison of the diets of frugivorous forest ruminants of Gabon. *Journal of Mammalogy*, **65**: 298-316.
- Empeiraire, L. & Pinton, F. 1996. Extractivisme et agriculture dans la région du moyen Rio Negro (Amazonie Brésilienne. In : C.M. Hladik, A. Hladik, H. Pagezy, O.F. Linares, G.J.A. Koppert & A. Froment (eds.) *L'alimentation en forêt tropicale : interactions bioculturelles et perspectives de développement*. Unesco, vol. 2, Paris, pp 1231-1238.

- Endri, M., Roshetko, J.M., Noordwijk, M.V., Rahmanulloh, A. Mulyoutami, E., Joshi, L. & Budidarsono, S. 2012. Sugar palm (*Arenga pinnata* (Wurmb) Merr.) for livelihoods and biodiversity conservation in the orangutan habitat of Batang Toru, North Sumatra, Indonesia: mixed prospects for domestication. *Agroforestry Systems*, **86**: 401-417.
- Engel, V.L. & Martins, F.R. 2005. Reproductive phenology of Atlantic forest tree species in Brazil: an eleven year study. *Tropical Ecology*, **46**: 1-16.
- Ernst, C., Verhegghen, A., Mayaux, P., Hansen, M. & Defourny, P. 2012. Cartographie du couvert forestier et des changements du couvert forestier en Afrique Centrale. In : C. de Wasseige, P. de Marcken, N. Bayol., F. Hiol Hiol, P. Mayaux, B. Desclée, R. Nasi, A. Billand, P. Defourny & R. Eba'a (eds.) *Les forêts du bassin du Congo - Etat des Forêts 2010*. Office des publications de l'Union Européenne, Luxembourg, pp 23-42.
- Eyog Matig, O., Ndoye, O., Kengue, J. & Awono, A. 2003. *Les fruitiers forestiers comestibles du Cameroun*. IPGRI, Yaoundé, 220 p.
- Ezenwa, I. 1999. Preliminary evaluation of the suitability of *Enterolobium cyclocarpum* for use in intensive feed garden in southwestern Nigeria. *Agroforestry Systems*, **44**: 13-19.
- FAO, 1982. *Espèces fruitières forestières*. Etude FAO/Forêts 34, FAO, Rome, 201 p.
- FAO, 1999. Vers une définition harmonisée des produits forestiers non ligneux. *Unasylva*, **50**: 63-64.
- FAO, 2003. *Réunion des experts des pays francophones d'Afrique sur le développement des techniques pour l'évaluation des produits forestiers non ligneux*. Fao, Rome, 63 p.
- FAO, 2010. Evaluation des ressources forestières mondiales : rapport final. Fao, Rome, 377 p.
- FAO, 2012. Situation des forêts du monde 2012. Fao, Rome, 66 p.
- Fashing, P.J. 2004. Mortality trends in the African cherry (*Prunus africana*) and the implications for colobus monkeys (*Colobus guereza*) in Kakamega Forest, Kenya. *Biological Conservation*, **120**: 449-459.
- Feer, F. 1995. Morphology of fruits dispersed by African forest elephant. *African Journal of Ecology*, **33**: 279-284.
- Feer, F. & Forget, P.M. 2002. Spatio-temporal variations in post-dispersal fate. *Biotopica*, **34**: 556-566.
- Fernandes, E.C.M. & Nair, P.K.R. 1990. An evaluation of the structure and function of homegardens. *Agroforestry Systems*, **21**: 279-310.
- Fifanou, V.G., Ousmane, C., Gauthier, B. & Sinsin, B. 2011. Traditionnal agroforestry systems and biodiversity conservation in Benin (West Africa). *Agroforestry Systems*, **82**: 1-13.
- Fleming, T.H. & Kress, W.J. 2011. A brief history of fruits and frugivores. *Acte Oecologica*, **37**: 521-530.
- Forget, P.M. 1996. Removal of seeds of *Carapa procera* (Meliaceae) by rodents and their fate in rainforest in French Guiana. *Journal of Tropical Ecology*, **12**: 751-761.

- Forget, P.M., Milleron, T., Feer, F., Henry, O. & Dubost, G. 2000. Effects of dispersal pattern and mammalian herbivores on seedling recruitment for *Virola michelii* (Myristicaceae) in French Guiana. *Biotropica*, **32**: 452-462.
- Forget, P.M. & Vander-Wall, S.B. 2001. Scatter-hoarding rodents and marsupials: convergent evolution on diverging continents. *Trends in Ecology & Evolution*, **16**:65-67.
- François, M., Niculescu, M., Badini, Z. & Diarra, M. 2009. Le beurre de karité au Burkina Faso : entre marché domestique et filières d'exportation. *Cahiers Agricultures*, **18**: 369-375.
- Gautier-Hion, A., Duplantier, J-M., Emmons, L., Feer, F., Hecketsweiler, P., Mougazi, A., Quris, R. & Sourd, C. 1985a. Coadaptation entre rythmes de fructification et frugivorie en forêt tropicale humide du Gabon : mythe ou réalité. *Revue d'Ecologie (Terre Vie)*, **40**: 405-434.
- Gautier-Hion, A., Duplantier, J-M., Quris, R., Feer, F., Sourd, C., Decoux, J-P., Dubost, G. Emmons, L., Erard, C., Hecketsweiler, P., Mougazi, A., Roussillon, C. & Thiollay, J-M. 1985b. Fruit characters as basis of fruit choice and seed dispersal in a tropical forest vertebrate community. *Oecologia*, **85**: 324-337.
- Gourlet-Fleury, S. 1998. Indices de compétition en forêt dense tropicale humide: étude de cas sur le dispositif sylvicole expérimental de Paracou (Guyane Française). *Annales des Science Forestières*, **55**: 623-654
- Guedje, N.M., Lejoly, J., Nkongmeneck, B.A. & Jonkers, W.B.J. 2003. Population dynamics of *Garcinia lucida* (Clusiaceae) in Cameroonian Atlantic forests. *Forest Ecology and Management*, **177**: 231-241.
- Harivel, A., Bellefontaine, R. & Boly, O. 2006. Essais de multiplication végétative à faible coût de huit espèces forestières au Burkina Faso. *Bois et Forêts des Tropiques*, **288** : 39-50.
- Harvey, R. 2008. Gestion durable des parcs à karité : Pourrait-on en faire une réalité dans toute l'Afrique de l'Ouest? *Sahel Agroforesterie*, **11-12**: 3-5.
- Hecketsweiler, P. 1992. *Phénologie et saisonnalité en forêt gabonaise : l'exemple de quelques espèces ligneuses*. Thèse de doctorat, Université de Montpellier 2, Montpellier, France, 414 p.
- Hladik, A. & Hallé, N. 1973. Catalogue des phanérogames du Nord-Est du Gabon. *Adansonia*, **13**: 527-544.
- Hladik, A. 1982. Dynamique d'une forêt équatoriale africaine: mesures en temps réel et comparaison du potentiel de croissance de différentes espèces. *Acta Oecologica, Oecologia generalis*, **3**: 373-392.
- Hladik, A. & Blanc, P. 1987. Croissance des plantes en sous-bois de forêt dense humide (Makokou, Gabon). *Revue d'Ecologie (Terre Vie)*, **42**: 209-234.
- Hladik, C.M., Hladik, A., Pagezy, H., Linares, O.F., Koppert, G.J.A. & Froment, A. 1996. *L'alimentation en forêt tropicale: interactions bioculturelles et perspectives de développement*. Unesco, Paris, 1406 p.

- Ingram, V., Ndoye, O., Midoko Iponga, D., Chupezi Tieguhong, J. & Nasi, R. 2012. Les produits forestiers non ligneux : contribution aux économies nationales et stratégies pour une gestion durable. In : C. De Wasseige, P. De Marcken, N. Bayol., F. Hiol Hiol, P. Mayaux, B. Desclée, R. Nasi, A. Billand, P. Defourny & R. Eba'a (eds.) *Les forêts du bassin du Congo - Etat des Forêts 2010*. Office des publications de l'Union Européenne, Luxembourg, pp 137-154.
- Jagoret, P., Todem Ngogue, H., Bouambi, E., Battini, J.L. & Nyassé, S. 2009. Diversification des exploitations agricoles à base de cacaoyer au Centre Cameroun : mythe ou réalité ? *Biotechnologie Agronomie Société Environnement*, **13**: 271-280.
- Jagoret, P., Dounias, I.M. & Malézieux, E. 2011. Long term dynamics of cocoa agroforests: a case study in central Cameroun. *Agroforestry Systems*, **81**: 267-278.
- Jagoret, P., Dounias, I.M., Snoeck, D., Todem Ngnogue, H. & Malézieux, E. 2012. Afforestation of savannah with cocoa agroforestry systems: a small-farmer innovation in central Cameroon. *Agroforestry Systems*, **86**: 493-504.
- Janzen, D.H. 1971. Seed predation by animals. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **2**: 465-498.
- Jesel, S. 2005. *Ecologie et dynamique de régénération de Dicorynia guianensis (Ceasalpiniaceae) dans une forêt Guyanaise*. Thèse de doctorat, Institut National Agronomique Paris-Grignon, 307 p.
- Jonsson, K., Ong, C.K. & Odongo, J.C.W. 1999. Influence of scattered néré and karité trees on microclimate, soil fertility and millet yield in Burkina Faso. *Experimental Agriculture*, **35**: 39-53.
- Lagemann, J. & Heuvelop, J. 1983. Characterization and evaluation of agroforestry systems: The case of Acosta-Puriscal, Costa Rica. *Agroforestry Systems*, **1**: 101-115.
- Lazure, L. & Almeida-Cortez, J.C. 2006. Impacts of neotropical mammals on seeds dispersal and predation. *Neotropical Biology and Conservation*, **1**: 51-61.
- Le Cœur, C. 1927. Le commerce de la noix de kola en Afrique occidentale. *Annales de Géographie*, **36**: 143-149.
- Leakey, R.R.B. 1999. Potential for novel food products from agroforestry trees: A review. *Food Chemistry*, **66**: 1-14.
- Lebot, V. 1996. Amélioration des espèces autochtones d'Océanie à usage alimentaire. In : C.M. Hladik, A. Hladik, H. Pagezy, O.F. Linares, G.J.A. Koppert & A. Froment (eds.) *L'alimentation en forêt tropicale : interactions bioculturelles et perspectives de développement*. Unesco, vol. 2, Paris, pp 1175-1191.
- Lescure, J.P. 1996. *Etude coût incrémental et protection de la biodiversité*. ORSTOM, Bondy, France, 160 p.
- Lescuyer, G. 2010. Importance économique des produits forestiers non ligneux dans quelques villages du sud-Cameroun. *Bois et Forêts des Tropiques*, **304**: 15-24.

- Loung, J.F. 1996. Les pygmées camerounais face à l'insuffisance des produits alimentaires végétaux dans la forêt tropicale. *In*: C.M. Hladik, A. Hladik, H. Pagezy, O.F. Linares, G.J.A. Koppert & A. Froment (eds.) *L'alimentation en forêt tropicale: interactions bioculturelles et perspectives de développement*. Unesco, Paris, pp 325-336.
- Maldague, M. 1986. Problématique de l'agroforesterie. *In* : M. Maldague, A. Hladik & P. Posso (eds.). *Agroforesterie en zones forestières humides d'Afrique*. Unesco, Paris, pp 37-72.
- Mayaux, P., Bartholomé, E., Fritz, S. & Belward, A. 2004. A new land-cover map of Africa for the year 2000. *Journal of Biogeography*, **31**: 861-877.
- Meunier, Q., Bellefontaine, R. & Monteuis, O. 2008. La multiplication végétative d'arbres et arbustes médicinaux au bénéfice des communautés rurales d'Ouganda. *Bois et Forêts des Tropiques*, **295**: 71-82.
- Meunier, Q., Lemmens, R. & Morin, A. 2010. *Alternatives to exotic species in Uganda-Growth and cultivation of 85 indigenous trees*. French Embassy in Uganda-Belgian, Technical Cooperation, Kampala, 210 p.
- Michon, G., Bompard, J.M. Hecketsweiler, P. & Ducatillion, C. 1983. Tropical forest architectural analysis as applied to agroforests in the humid tropics: The example of traditional village-agroforests in West Java. *Agroforestry Systems*, **1**: 117-129.
- Michon, G. & Bompard, J.M. 1987. Agroforesteries indonésiennes : contributions paysannes à la conservation des forêts naturelles et de leurs ressources. *Revue d'Ecologie (Terre Vie)*, **42**: 3-37.
- Miquel, S. & Hladik, A. 1984. Sur le concept d'agroforesterie : exemple d'expérimentation en cours dans la région de Makokou, Gabon. *Bulletin d'Ecologie*, **15**: 163-173.
- Miquel, S. 1987. Morphologie fonctionnelle de plantules d'espèces forestières du Gabon. *Bull. Mus. Hist. Nat. Paris*, 4ème série, section B, *Adansonia*, **9**: 101-121.
- Muhanguzi, H.D.R., Obua, J., Oryem-Origa, H. & Vetaas, O.R. 2003. Tree fruiting phenology in Kalinzu Forest, Uganda. *African Journal Ecology*, **41**: 171-178.
- Mvou-Biyoko, T. 2010. *Exploitation des produits forestiers non ligneux au Gabon : cas de la résine d'okoumé*. Mémoire de master, AgroParisTech-ENGREF de Montpellier, 99 p.
- Nair, P.K.R. 1987. Agroforestry systems inventory. *Agroforestry Systems*, **5**: 301-317.
- Nair, P.K.R. 2008. Agroecosystem management in the 21st century: It is time for a paradigm shift. *Journal of Tropical Agriculture*, **46**: 1-12.
- Newbery, D.M., Chuyong, G.B. & Zimmermann, L. 2006. Mast fruiting of large ectomycorrhizal African rain forest trees: importance of dry season intensity, and the resource-limitation hypothesis. *New Phytologist*, **170**: 561-579.
- Noubissie, E., Tieguhong, J. C. & Ndoye, O. 2008. *Analyse des aspects socio-économiques des produits forestiers non ligneux (PFNL) en Afrique Centrale*. Fao, Rome, 58 p.
- Nyiramana, A., Mendoza, I., Kaplin, B.A. & Forget, P.M. 2011. Evidence for seed dispersal by rodents in Tropical Montane Forest in Africa. *Biotropica*, **43**: 654-657.

- Okafor, J.C. & Fernandes, E.C.M. 1987. Compound farms of southeastern Nigeria: A predominant agroforestry homegarden system crop and small livestock. *Agroforestry Systems*, **5**: 153-168.
- Page, M.J., Newlands, L. & Eales, J. 2002. Effectiveness of three seed-trap designs. *Austrian Journal of Botany*, **50**: 587-594.
- Pendjé, G. 1994. *Stratégies de régénération de neuf essences commerciales de forêt tropicale (Myombe, Zaïre)*. Thèse de doctorat, Université Pierre et Marie Curie-Paris 6, France, 443 p.
- Pinot, E. & Ollivier, I. 2009. L'hévéa en association avec les cultures pérennes, fruitières ou forestières : quelques exemples en Asie, Afrique et Amérique latine. *Bois et Forêts des Tropiques*, **301**: 67-82.
- Pouliot, M. 2011. Contribution of "Women's Gold" to West African Livelihoods: The case of Shea (*Vitellaria paradoxa*) in Burkina Faso. *Economy Botany*, **66**: 237-248.
- Profizi, J.P. 2000. La gestion des ressources forestières par la population locale et le gouvernement gabonais. In : T.C.H. Sunderland, L.E. Clarck & P. Vantomme (eds.). *Les produits forestiers non-ligneux en Afrique Centrale. Recherches actuelles et perspectives pour la conservation et le développement*. Fao, Rome.
- Puig, H. 2001. *La forêt tropicale humide*. Belin, Paris, 448 p.
- Rojas-Robles, R. & Stiles, F.G. 2009. Analysis of a supra-annual cycle: reproductive phenology of the palm *Oenocarpus bataua* in a forest of the Colobian Andes. *Journal of Tropical Ecology*, **25**: 41-51.
- Rugalema, G.H., Oktingati, A. & Johnsen, F.H. 1994. The homegarden agroforestry system of Bukoba district, North-Western Tanzania: farming system analysis. *Agroforestry Systems*, **26**: 53-64.
- Sacandé, M., Pritchard, H.M. & Dudley, A.E. 2004. Germination and storage characteristics of *Prunus africana* seeds. *New Forest*, **27**: 239-250.
- Schlönvoigt, A. & Beer, J. 2001. Initial growth of pioneer timber tree species in a Taungya system in the humid lowlands of Costa Rica. *Agroforestry Systems*, **51**: 97-108.
- Senterre, B. & Nguema, N. 2001. La diversité des ligneux dans la forêt de Nsork (Guinée Equatoriale). *Syst. Geogr. Plants*, **71**: 837-846.
- Shackleton, S., Shanley, P. & Ndoye, O. 2007. Invisible but viable: recognising local markets for non-timber forest products. *International Forestry Review*, **9**: 697-712.
- Simons, A.J. & Leakey, R.R.B. 2004. Tree domestication in tropical agroforestry. *Agroforestry Systems*, **61**: 167-181.
- Sood, K.K. & Mitchell, C.P. 2009. Identifying important biophysical and social determinants of on-farm tree growing in subsistence-based traditional agroforestry systems. *Agroforestry Systems*, **75**: 175-187.
- Sosef, M.S.M., Wieringa, J.J., Jongkind, C.C. H., Achoundong, G., Azizet Issembé, Y., Badigian, D., van den Berg, R.G., Breteler, F.J., Cheek, M., Degreef, J., Faden, R.B., Goldlatt, P., van der Maesen, L.J.G., Ngok Banak, L., Niangadouma, R., Nzabi, T., Nziengui, B., Rogers, Z.S.,

- Stévant, T., van Valkenburg, J.L.C.H., Walter, G. & de Wilde, J.J.F. E. 2006. *Check-list des plantes vasculaires du Gabon*. National Botanic Garden of Belgium, Meise, 438 p.
- Souza, H.N., Goede, R.G.M., Brussaard, L., Cardoso, I.M., Duarte, E.M.G., Fernandes, R.B.A., Gomes, L.C. & Pulleman, M.M. 2012. Protective shade, tree diversity and soil properties in coffee agroforestry systems in the Atlantic Rainforest biome. *Agriculture Ecosystems and Environment*, **146**: 179-196.
- Steele, M.A., Bugdal, M., Yuan, A., Bartlow, A., Buzalewski, J., Lichti, N. & Swihart, R. 2011. Cache placement, pilfering, and a recovery advantage in a seed-dispersing rodent: could predation of scatter hoarders contribute to seedling establishment? *Acta Oecologica*, **37**: 554-560.
- Stewart, K.M. 2003. The African cherry (*Prunus africana*): Can lessons be learned from an over-exploited medicinal tree? *Journal of Ethnopharmacology*, **89**: 3-13.
- Sunderlin, W.D., Angelsen, A., Belcher, B., Burgers P., Nasi, R., Santoso, L. & Wunder, S. 2004. Livelihoods, forests, and conservation in developing countries: An overview. *World Development*, **33**: 1383-1402.
- Tabouna, H. 1999. *Le Marché des Produits Forestiers Non Ligneux de l'Afrique Centrale en France et en Belgique : Produits, acteurs, circuits de distribution et débouchés actuels*. Cifor, Jakarta, 37 p.
- Tabouna, H. 2007. *Commerce sous régional et international des produits forestiers non ligneux alimentaires et des produits agricoles traditionnels en Afrique Centrale : Etat des lieux et stratégie de développement*. Fao, Rome, 139 p.
- Takenoshita, Y., Ando, C., Iwata, Y. & Yamagiwa, J. 2008. Fruit phenology of the great ape habitat in Moukalaba-Doudou National Park, Gabon. *African Study Monographs*, **39**: 29-39.
- Tamokou, J.D.D., Kuate, J.R., Gatsing, D., Nkeng Efouet, A.P. & Njouendou, A.J. 2011. Antidermatophytic and toxicological evaluations of dichloromethane-methanol extract, fractions and compounds isolated from *Coula edulis*. *Iranian Journal of Medical Sciences*, **36**: 111-121.
- Tassin, J. 2012. Un agrosystème est-il un écosystème ? *Cahiers Agricultures*, **21**: 57-63.
- Tchatat, M. 1996. *Les jardins de case agroforestiers de basses terres humides du Cameroun : Etude de cas des zones forestières des provinces du Centre et du Sud*. Thèse de doctorat, Université de Paris 6, Paris, 145 p.
- Tchatat, M., Puig, H. & Fabre, A. 1996. Genèse et organisation des jardins de case des zones forestières humides du Cameroun. *Revue d'Ecologie (Terre Vie)*, **51**: 197-221.
- Tchatat, M., Ndoye, O. & Nasi, R. 1999. *Produits forestiers Autres que le bois d'œuvre (PFAB) : place dans l'aménagement durable des forêts denses humides d'Afrique Centrale*. Série forafri 18, 102 p.
- Tchatat, M. & Ndoye, O. 2006. Etude des produits forestiers non ligneux d'Afrique central: réalités et perspectives. *Bois et Forêts des Tropiques*, **289**: 27-39.

- Tchoundjeu, Z., Tsobeng, A.C., Asaah, E. & Anegebeh, P. 2010. Domestication of *Irvingia gabonensis* (Aubry Lecompte) by air layering. *Journal of Horticulture and Forestry*, **2**: 171-179.
- Tesfaye, G., Teketay, D., Fetene, M. & Beck, E. 2011. Phenology of seven indigenous tree species in a dry Afromontane forest, southern Ethiopia. *Tropical Ecology*, **52**: 229-241.
- Torquebiau, E. 1984. Man-made Dipterocarp forest in Sumatra. *Agroforestry Systems*, **2**: 103-128.
- Torquebiau, E. 2007. *L'agroforesterie. Des arbres et des champs*. L'Harmattan, Paris, 151 p.
- Traissac, S. 2003. *Dynamique spatiale de Vouacapoua americana (Aublet), arbre de Forêt Tropicale Humide à répartition agrégée*. Thèse de doctorat, Université Claude Bernard-Lyon 1, France, 230 p.
- Verdeaux, F. 2003. De la forêt en commun à la forêt domestique : deux cas contrastés de réappropriation forestière en Côte d'Ivoire et Tanzanie. *Bois et Forêts des Tropiques*, **278**: 51-63.
- Vermeulen, C. & Carrière, S. 2001. Stratégies de gestion des ressources naturelles fondées sur les maîtrises foncières coutumières. In : W. Delvingt (ed.) *La forêt des hommes : terroirs villageois en forêt tropicale africaine*. Les presses agronomiques de Gembloux, Gembloux, pp 109-141.
- Vermeulen, C. & Fankap, R. 2001. Exploitation des palmiers et de *Garcinia kola* pour la fabrication du vin de palme en pays Badjoué ou quand trop boire nuit à la santé de l'écosystème. In : W. Delvingt (ed.) *La forêt des hommes : terroirs villageois en forêt tropicale africaine*. Les presses agronomiques de Gembloux, Gembloux, pp 93-108.
- Vermeulen, C., Boldrini, S., D'Ans S. & Schippers C. 2008. Maîtrises foncières et occupation de l'espace forestier dans le Nord-est Gabon. In : C. Vermeulen & J-L. Doucet (eds.) *Les premières forêts communautaires du Gabon : récits d'une expérience pilote*. Fsgx, Nature plus, WWF, UE, Gembloux, pp 15-26.
- Vermeulen, C., Dubliez, E., Proce, P., Diowo Mukumary, S., Yamba Yamba, T., Mutambwe, S., Peltier, R., Marien, J-N. & Doucet, J-L. 2011. Enjeux fonciers, exploitation des ressources naturelles et forêts des communautés locales en périphérie de Kinshasa, RDC. *Biotechnol. Agron. Soc. Environ.*, **15**: 535-544.
- Villiers, J.F. 1973. Icacinacées, Olacacées, Pentadiplandracées, Opiliacées, Octoknémacées. In: A. AUBRÉVILLE & J.F. LEROY (eds.) *La flore du Gabon*, n° 20. MNHN, Paris, 199 p.
- Walker, R-A. & Sillans, R. 1995. *Les plantes utiles du Gabon*. Sépia, Libreville, 614 p.
- Weersum, K.F. 1982. Tree gardening and taungya on Java: examples of agroforestry techniques in the humid tropics. *Agroforestry Systems*, **1**: 53-70.
- Yembi, P. 2000. Enquête préliminaire sur les produits forestiers non ligneux présents sur les marchés de Libreville (Gabon). In : T.C.H. Sunderland, L.E. Clarck & P. Vantomme (eds.). *Les produits forestiers non-ligneux en Afrique Centrale. Recherches actuelles et perspectives pour la conservation et le développement*. Fao, Rome, pp 247-251.

## Annexes

Extraits des décrets 0137 du 4 février 2009 (*portant mise en réserve de cinq espèces végétales à usages multiples de la forêt gabonaise*) et 001029 du 1 décembre 2004 (*réglementant l'exploitation, la transformation et la commercialisation des produits forestiers autres que le bois d'œuvre*).

✓ **Décret n° 0137/PR/MEFEPA du 4 février 2009.** Ce décret porte sur la mise en réserve de certaines espèces végétales à usages multiples de la forêt gabonaise à savoir : l'Afo (*Poga oleosa* Pierre), l'Andok (*Irvingia gabonensis* Baill.), le Douka (*Thieghemella africana* Pierre), le Moabi (*Baillonella toxisperma* Pierre), l'Ozigo (*Dacryodes buettneri* Lam). Ces espèces sont interdites d'abattage, classées non exploitables et non commercialisables pour une durée de vingt et cinq (25) ans.

✓ **Décret n° 001029/PR/MEFEPEPN du 01 décembre 2004.** Le décret 001029 est pris en application de la loi 016/01 du 31 décembre 2001 portant code forestier en République Gabonaise. Il est relatif à la réglementation, à l'exploitation, à la transformation et à la commercialisation des produits forestiers autres que le bois d'œuvre. Les produits visés dans cette désignation sont contenus dans le tableau ci-dessous.

**Tableau 1** : Liste des produits forestiers autres que le bois d'œuvre issus du décret n° 001029.

Produits forestiers autres que le bois d'œuvre (PFAB)	Unité de mesure
Bois de chauffe (okala, Macaranga,...)	stère
Perches et bois d'éclaircies	stère ou m <sup>3</sup>
Bois pour la fabrication du charbon	m <sup>3</sup>
Tous les rotins	mètre linéaire
Les Marantaceae (feuilles et tiges)	kg
Bois amer ( <i>Garcinia kola</i> )	kg
Les bambous	kg
Les champignons	kg
Les palmiers raphia (feuilles et tiges)	kg
Les plantes médicinales	kg
Les résines des arbres (okoumé, agba, aïélé...)	kg
Les gommes	kg
Les fruits et graines sauvages	kg
Le nkumu ( <i>Gnetum africanum</i> )	kg
Arbuste à cure-dents ( <i>Garcinia mannii</i> )	kg
Les écorces	kg