

Fousseni FÉTÉKÉ¹
 Jérôme PERIN¹
 Adeline FAYOLLE¹
 Kasso DAINOU²
 Nils BOURLAND³
 Yao Lambert KOUADIO⁴
 Serge Jean Joel MONEYE⁵
 Carlos-Claude BEKONO⁶
 Mbona Yem LIBOUM⁶
 Jean-Louis DOUCET¹
 Philippe LEJEUNE¹

¹ Université de Liège
 Gembloux Agro-Bio Tech
 Département BIOSE
 Passage des Déportés 2
 5030 Gembloux
 Belgique

² Nature Plus ASBL
 Rue Bourgmestre Gilisquet 57
 1457 Walhain-Saint-Paul
 Belgique

³ Musée royal
 de l'Afrique centrale
 Service de biologie du bois
 3080 Tervuren
 Belgique

⁴ Université Nangui Abrogoua
 Unité de formation
 et recherche des Sciences
 de la Nature
 01 BP 4403
 Abidjan
 Côte d'Ivoire

⁵ Université de Kinshasa
 ERAIFT
 BP 15173
 République démocratique
 du Congo

⁶ Université de Dschang
 Faculté d'agronomie
 et des sciences agricoles
 (FASA)
 BP 96, Dschang
 Cameroun

Modéliser la croissance de quatre essences pour améliorer la gestion forestière au Cameroun



Photo 1.
 Pied d'assamela (*Pericopsis elata*).
 Photo N. Bourland.

RÉSUMÉ

MODÉLISER LA CROISSANCE DE QUATRE ESSENCES POUR AMÉLIORER LA GESTION FORESTIÈRE AU CAMEROUN

En Afrique centrale, l'aménagement forestier repose sur une méthode de simulation de la production forestière peu précise, susceptible d'hypothéquer la durabilité de l'exploitation. L'objectif de cette étude est d'améliorer la prédition de la croissance pour quatre essences commerciales importantes en Afrique centrale. Le dispositif d'étude a été installé dans le Sud-Est du Cameroun et comporte 387 arbres : 136 assamela (*Pericopsis elata*), 54 moabi (*Baillonella toxisperma*), 124 sapelli (*Entandrophragma cylindricum*), et 73 tali (*Erythrophleum suaveolens*). Le diamètre a été mesuré régulièrement entre 2009 et 2012. L'intensité de la compétition a été quantifiée à l'échelle d'une placette circulaire de 20 m de rayon installée autour de chaque arbre focal. Les caractéristiques topographiques et hydrologiques ont été estimées à l'aide d'un système d'information géographique. La croissance a été modélisée en intégrant le diamètre des arbres et les conditions de croissance (indice de compétition et environnement local). Les valeurs d'accroissement utilisées actuellement au Cameroun ne sont pas différentes des valeurs observées en forêt non perturbée par l'exploitation forestière pour l'assamela, le moabi et le tali, mais surestiment la croissance de 20 % pour le sapelli. Un modèle log-normal intégrant le diamètre des arbres et l'intensité de la compétition permet d'estimer l'accroissement des quatre essences avec un coefficient de détermination (R^2) variant de 0,092 pour l'assamela à 0,47 pour le moabi. Les variables topographiques et hydrologiques ne permettent pas d'améliorer significativement la qualité des prédictions. Ces modèles peuvent être utilisés pour prédire l'accroissement à partir des données d'inventaires forestiers d'aménagement tels qu'ils sont réalisés en Afrique centrale, en vue d'améliorer la définition de paramètres de gestion tels que le diamètre minimum d'exploitation ou le taux de reconstitution pour les quatre essences étudiées.

Mots-clés : *Pericopsis elata*, *Baillonella toxisperma*, *Entandrophragma cylindricum*, *Erythrophleum suaveolens*, modèle de croissance, gestion forestière, prédition, diamètre minimum d'exploitation, Cameroun.

ABSTRACT

MODELLING GROWTH IN FOUR SPECIES TO IMPROVE FOREST MANAGEMENT IN CAMEROON

In Central Africa, forest planning relies on a method of forest production simulation that lacks precision and is liable to compromise logging sustainability. The aim of this study was to improve growth forecasts for four of the main commercial species in Central Africa. A survey was set up in south-eastern Cameroon, covering 387 trees: 136 Assamela (*Pericopsis elata*), 54 Moabi (*Baillonella toxisperma*), 124 Sapelli (*Entandrophragma cylindricum*) and 73 Tali (*Erythrophleum suaveolens*). Their diameter was measured regularly from 2009 to 2012. Competition intensity was quantified on the scale of a circular plot with a radius of 20m around each target tree. Topographic and hydrological characteristics were estimated with the aid of a geographic information system. Growth was modelled on the basis of tree diameter and growth conditions (competition index and local environment). The tree growth figures currently used in Cameroon are identical to those observed in forests undisturbed by logging in the case of Assamela, Moabi and Tali, but they overestimate the growth of Sapelli by 20%. A log-normal model incorporating tree diameter and competition intensity produced growth estimations for the four species with a determination coefficient (R^2) ranging from 0.092 for Assamela to 0.47 for Moabi. The topographic and hydrological variables did not significantly improve the quality of the forecasts. These models may be used to forecast growth on the basis of data from forest inventories as currently drawn up for planning purposes in Central Africa, in order to improve the definition of management parameters for the four species studied, such as minimum logging diameters or regeneration rates.

Keywords: *Pericopsis elata*, *Baillonella toxisperma*, *Entandrophragma cylindricum*, *Erythrophleum suaveolens*, growth model, forest management, forecast, minimum logging diameter, Cameroon.

RESUMEN

MODELIZAR EL CRECIMIENTO DE CUATRO ESPECIES PARA MEJORAR EL MANEJO FORESTAL EN CAMERÚN

La ordenación forestal en África Central se basa en un método de simulación de la producción forestal poco preciso y que puede comprometer la sostenibilidad del aprovechamiento. El objetivo de este estudio es mejorar la predicción del crecimiento de cuatro importantes especies comerciales de África Central. El diseño del estudio se estableció en el sudeste de Camerún e incluye 387 árboles: 136 Assamela (*Pericopsis elata*), 54 Moabi (*Baillonella toxisperma*), 124 Sapelli (*Entandrophragma cylindricum*) y 73 Tali (*Erythrophleum suaveolens*). Se midió regularmente el diámetro entre 2009 y 2012. Se cuantificó la intensidad de la competencia en una parcela circular de 20 m de radio trazada alrededor de cada árbol focal. Las características topográficas e hidrológicas se calcularon mediante un sistema de información geográfica. El crecimiento se modelizó integrando el diámetro de los árboles y las condiciones de crecimiento (índice de competencia y ambiente local). Los valores de incremento actualmente empleados en Camerún no son diferentes de los observados en bosques no perturbados por el aprovechamiento forestal en Assamela, Moabi y Tali, pero sobreestiman el crecimiento del Sapelli en un 20%. Un modelo lognormal que integra el diámetro de los árboles y la intensidad de la competencia permite evaluar el incremento de las cuatro especies con un coeficiente de determinación (R^2) que varía entre 0,092 para Assamela a 0,47 para Moabi. Las variables topográficas e hidrológicas no permiten mejorar significativamente la calidad de las predicciones. Estos modelos pueden utilizarse para predecir el incremento, basándose en los datos de inventarios forestales de ordenación que se realizan actualmente en África Central, con el objetivo de mejorar la definición de parámetros de manejo como el diámetro mínimo de aprovechamiento o la tasa de restauración de las cuatro especies estudiadas.

Palabras clave: *Pericopsis elata*, *Baillonella toxisperma*, *Entandrophragma cylindricum*, *Erythrophleum suaveolens*, modelo decrecimiento, manejo forestal, predicción, diámetro mínimo de aprovechamiento, Camerún.

Introduction

Les forêts denses humides du bassin du Congo couvrent environ 189 millions d'hectares (De Wasseige *et al.*, 2012) et abritent une très grande diversité biologique. Elles fournissent des services écologiques et surtout économiques importants dont l'exploitation commerciale du bois d'œuvre. Environ 24 % de la superficie de ces forêts est attribuée, sous forme de concessions, à des sociétés privées qui exploitent plus de huit millions de mètres cubes de bois d'œuvre chaque année (Bayol *et al.*, 2012).

Depuis les années 1990, le concept d'aménagement-exploitation a été érigé comme outil de référence de la gestion des forêts d'Afrique centrale (Fargeot *et al.*, 2004). Ce concept, qui vise à assurer une production forestière soutenue et durable, est basé sur deux principes : garantir la reconstitution du stock exploitable et planifier la récolte dans l'espace et le temps afin de garantir une régularité de l'approvisionnement en bois. Le principe de reconstitution du stock exploitable repose sur la prise en compte d'un taux de reconstitution défini comme le ratio du stock exploitable futur sur le stock exploitable initial, le stock exploitable étant lui-même lié à la définition d'un diamètre seuil (DME pour diamètre minimum d'exploitation) en deçà duquel les arbres ne peuvent être récoltés (Durrieu de Madron et Forni, 1997). La vitesse avec laquelle le stock exploitable est reconstitué après récolte dépend directement de la vitesse de croissance et du taux de mortalité entre deux exploitations. Ces deux paramètres dynamiques doivent être connus de manière aussi précise que possible pour que la méthode fournit des résultats pertinents (Picard *et al.*, 2008). Si l'on considère plus particulièrement l'accroissement, la formulation proposée par Durrieu de Madron et Forni (1997) repose sur un accroissement moyen considéré comme constant sur toute la gamme de diamètres. Plusieurs travaux font cependant clairement apparaître une dépendance de la croissance vis-à-vis du diamètre des arbres (Gourlet-Fleury, 1998 ; Hérault *et al.*, 2011 en Guyane française ; Obiang *et al.*, 2012 et 2013 au Gabon). En outre, les valeurs d'accroissement utilisées dans les plans d'aménagement sont des valeurs de référence imposées par l'administration forestière, dont l'origine et la représentativité au plan statistique (domaine d'application, variabilité résiduelle, absence de biais) sont rarement documentées.

À ce jour, des modèles de croissance ont été développés pour un nombre très limité d'espèces exploitées en Afrique centrale. C'est le cas de l'azobé, *Lophira alata* Banks ex C.F. Gaertn., et de l'okoumé, *Aucoumea klaineana* Pierre, au Gabon (Obiang *et al.*, 2012, 2013). Ces modèles intègrent d'une part les caractéristiques intrinsèques des arbres (diamètre) et d'autre part la compétition exercée par les arbres voisins (Moravie *et al.*, 1997 ; Gourlet-Fleury et Houllier, 2000 ; Obiang *et al.*, 2012, 2013). Les variables environnementales traduisant la potentialité du site sont fréquemment utilisées pour modéliser la croissance des peuplements irréguliers mélangés en région tempérée (Lejeune, 1996) ou boréale (Pokharel et Dech, 2012). Leur utilisation est par contre beaucoup plus rare dans les régions tropicales, sans doute en raison du manque de données appropriées.

Le but de la présente étude est de développer des modèles de la croissance des arbres intégrant le diamètre et les conditions de croissance (indice de compétition et environnement local) pour quatre essences largement exploitées pour le bois d'œuvre dans les forêts semi-caducifoliées du Sud-Est du Cameroun : l'assamela, *Pericopsis elata* (Harms) van Meeuwen (Fabaceae), le moabi, *Baillonella toxisperma* Pierre (Sapotaceae), le sapelli, *Entandrophragma cylindricum* (Sprague) Sprague (Meliaceae), et le tali, *Erythrophleum suaveolens* (Guillemin & Perrottet) Brenan (Fabaceae, Caesalpiniodeae). Ces quatre essences contribuent à plus de 25 % de la production moyenne annuelle du pays (De Wasseige *et al.*, 2012). Actuellement, les valeurs de référence pour la croissance diamétrique de ces espèces imposées par l'administration forestière camerounaise dans le calcul des taux de reconstitution sont de 0,5 cm/an pour le sapelli et de 0,4 cm/an pour l'assamela, le moabi et le tali. Les données utilisées pour calculer ces moyennes proviennent de dispositifs d'étude installés dans quelques sites en Afrique centrale et de l'Ouest (Détienne *et al.*, 1998) mais leur variabilité reste imprécise. Il apparaît donc nécessaire de tester dans un premier temps la validité de ces valeurs et d'évaluer ensuite le gain de précision que fourniraient des modèles de croissance dépendant du diamètre et/ou de l'intensité de la compétition et des conditions environnementales locales.

Matériel et méthode

Site d'étude

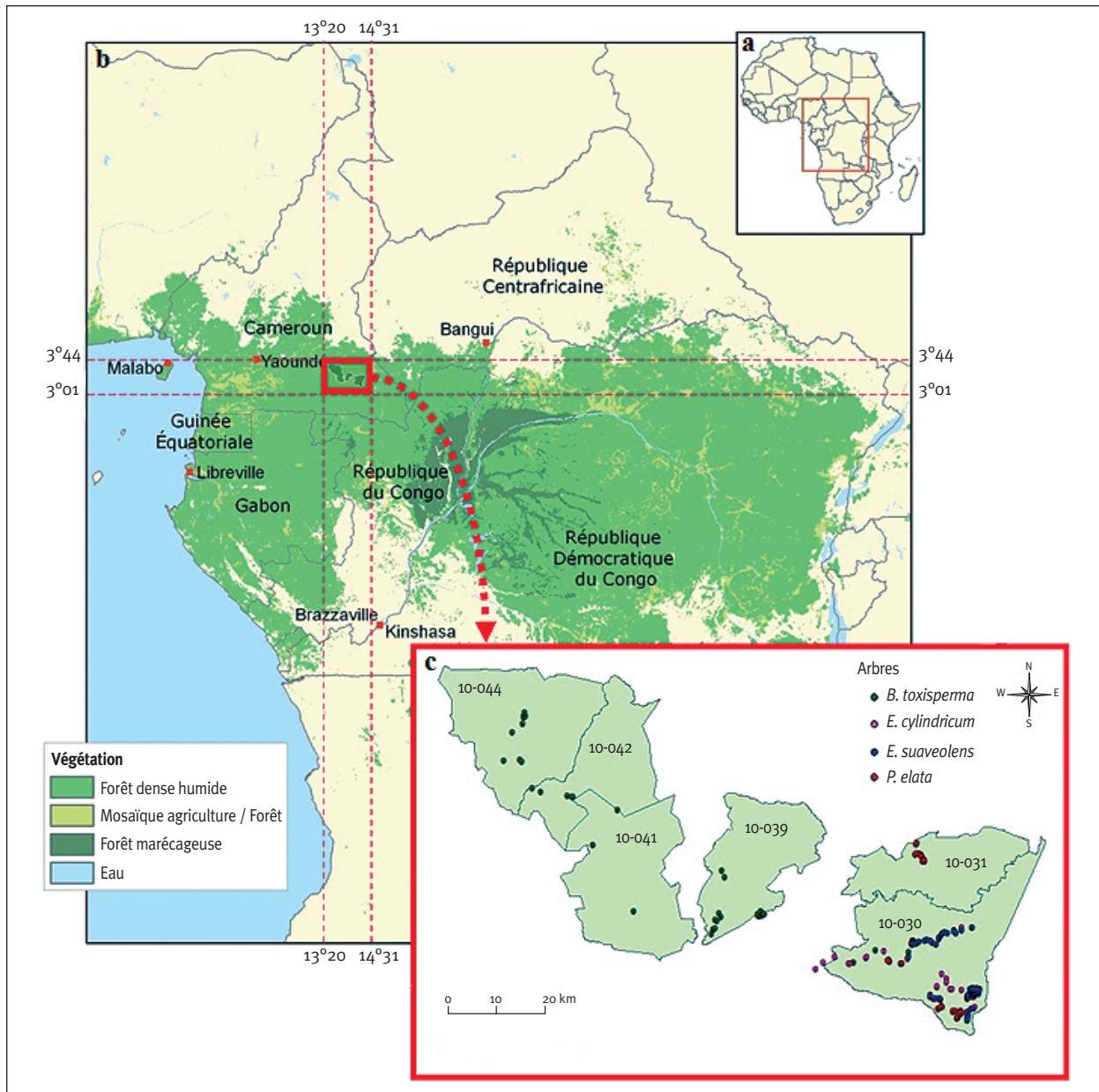
Le site d'étude regroupe six unités forestières d'aménagement (UFA 10-030, 10-031, 10-039, 10-041, 10-042 et 10-044) gérées par la société d'exploitation forestière certifiée Pallisco. Il est situé dans le Sud-Est du Cameroun, entre 3°01' et 3°44' de latitude Nord et 13°20' et 14°31' de longitude Est (figure 1), dans une zone de transition entre les forêts sempervirentes et les forêts semi-caducifoliées (Letouzey, 1985). L'altitude de la zone varie entre 600 et 760 m, avec un relief faiblement accidenté. Le climat est de type équatorial, avec des précipitations annuelles moyennes de 1 458 mm pendant la période de suivi de la croissance et de 1 419 mm pour la période de 1983 à 2014 (extrait de la base de données AR Cv2 ; Novella et Thiaw, 2012). La température annuelle moyenne est de 24 °C. Les sols sont de type ferrallitique pour les forêts de terre ferme.

Espèces étudiées

L'assamela : *Pericopsis elata* (photo 1)

Sa distribution se limite aux forêts denses humides semi-caducifoliées s'étendant de la Côte d'Ivoire à la République démocratique du Congo (RDC). Il s'agit d'une espèce héliophile pionnière anémochore (Hall et Swaine, 1981 ; Bourland *et al.*, 2012), supportant les variations de la teneur en eau du sol, préférant les sols fertiles, riches en magnésium, phosphore¹. L'accroissement diamétrique varie entre

1. http://database.prota.org/PROTAhtml/Pericopsiselata_Fr.htm.

**Figure 1.**

Localisation du site d'étude en Afrique (a) et au Cameroun (b), et distribution des 387 arbres suivis pour la croissance au sein des unités forestières d'aménagement (UFA) exploitées par la société Pallisco (c). Les principaux types de végétation de l'Afrique centrale sont indiqués (source : WRI, 2009).

0,32 et 0,45 cm/an au Cameroun (Bourland *et al.*, 2012). La densité moyenne du bois est de l'ordre de 0,57 à 0,71 g/cm³ (Zanne *et al.*, 2009).

Le moabi : *Baillonella toxisperma* (photo 2)

Sa distribution est limitée aux zones de forêt sempervirente et semi-caducifoliée de basse altitude (< 500 m) et s'étend du Sud du Nigeria au Gabon, au Congo et au Sud-Ouest de la RDC (Debroux, 1998). Cette espèce est héliophile

non pionnière, zoothore et ne supportera pas les sols trop drainants (Doucet *et al.*, 2009). L'accroissement moyen peut atteindre 0,95 cm/an (Debroux, 1998). La densité de son bois est élevée et varie entre 0,82 et 0,94 g/cm³ (Zanne *et al.*, 2009).

Le sapelli : *Entandrophragma cylindricum* (photo 3)

Il présente une large distribution dans la zone forestière allant de la Sierra Leone à l'Ouganda, et du Sud de la RDC à

**Photo 2.**Pied de moabi (*Baillonella toxisperma*).

Photo J.-L. Doucet.

l'Angola. Il est plus fréquent dans les forêts semi-caducifoliées que dans les forêts sempervirentes. C'est une espèce héliophile non pionnière et anémochore. Bien que tolérant d'importantes variations édaphiques, il préférerait les sols secs bien drainés de plateau ou de versant. Son accroissement en conditions naturelles varie entre 0,47 et 0,58 cm/an en République centrafricaine, voire 0,64 cm/an au Cameroun (Durrieu de Madron *et al.*, 2000). La densité de son bois varie entre 0,5 et 0,63 g/cm³ (Zanne *et al.*, 2009).

Le tali : *Erythrophleum suaveolens* (photo 4)

L'espèce est distribuée du Sénégal au Soudan et au Kenya à l'Est, et au Zimbabwe et au Mozambique au Sud. Il est présent dans les forêts denses humides semi-caducifoliées et les galeries forestières (Duminil *et al.*, 2010). Il est de tempérament héliophile pionnier (Hawthorne, 1995), principalement autochore et tolérant à des variations édaphiques importantes (Hall *et al.*, 2004). L'accroissement moyen du diamètre en conditions naturelles est estimé à 0,45 cm/an en République centrafricaine et 0,68 cm/an au Cameroun (Kouadio *et al.*, 2014). La densité de son bois est comprise entre 0,75 et 0,98 g/cm³ (Zanne *et al.*, 2009).

Collecte des données

Dispositif expérimental

En 2009, un total de 387 placettes d'inventaire circulaires de 20 m de rayon (0,13 ha) a été installé autour de 136 assamela, 124 sapelli, 73 tali et 54 moabi. Ces arbres, distribués de manière relativement uniforme sur le site d'étude (figure 1), ont été sélectionnés en vue de couvrir une gamme aussi large que possible de diamètres (de 20 à 155 cm) et d'intensités de compétition avec les arbres voisins (annexe 1). De ce fait, un total de 46 % des arbres sélectionnés sont localisés en bordure d'ouvertures forestières datant de 5 à 10 ans (exploitation de 0,8 tige/ha) et 54 % dans un environnement non perturbé par l'exploitation (figure 2).

Suivi de la croissance

Le diamètre (D) de chaque arbre a été mesuré chaque année entre 2009 et 2012, à la même période (entre septembre et octobre). Le diamètre a été mesuré à un niveau de mesure identique marqué à la peinture (photo 5) situé à 1,30 m du sol ou à 30 cm au-dessus des contreforts le cas échéant (photo 6). L'accroissement annuel moyen périodique du diamètre (AM en cm/an) a été calculé pour chaque arbre sur l'ensemble de la période d'étude.

Densité du peuplement et statut social des arbres

Le diamètre (D_f), ainsi que la distance à l'arbre focal ($dist_f$) de tous les arbres compris dans les placettes circulaires et dont le diamètre était supérieur ou égal à 20 cm ont également été relevés en 2009. Ces données ont été utilisées pour calculer divers indices quantitatifs décrivant la densité du peuplement entourant l'arbre focal, le statut social et l'intensité de la compétition (tableau I). Le statut de la cime des arbres focaux par rapport à celle de leurs voisins a également été quantifié selon Doucet (2003) et Dawkins (1958). Tous ces indices sont indépendants des distances à l'exception de $Gdist$ qui fait intervenir la distance entre l'arbre focal et ses voisins (tableau I).

Conditions environnementales locales

Un modèle numérique d'altitude avec une résolution spatiale de 30 m (SRTM²) a été utilisé pour déterminer l'altitude ($Elev$) à laquelle se trouve chaque arbre focal. Quatre variables hydrologiques susceptibles de traduire la teneur en eau du sol et donc d'influer sur la croissance des arbres ont également été calculées (tableau I) : l'indice de drainage (*Flow accumulation* ou *Flacc*), l'indice de position topographique (*Topographic Position Index* ou *TPI*) la surface drainée modifiée (*Modified Catchment Area* ou *MCA*) et l'indice d'humidité SAGA (*SAGA Wetness Index* ou *SWI*). Ces variables ont été dérivées du modèle numérique d'altitude à l'aide du logiciel SAGA-GIS (*System for Automated Geoscientific Analyses*³).

2. <https://lta.cr.usgs.gov/SRTM/>.

3. <https://www.saga-gis.org>.



Photo 3.
Pied de sapelli (*Entandrophragma cylindricum*).
Photo J.-L. Doucet.



Photo 4.
Pied de tali (*Erythrophleum suaveolens*).
Photo F. Fétéké.

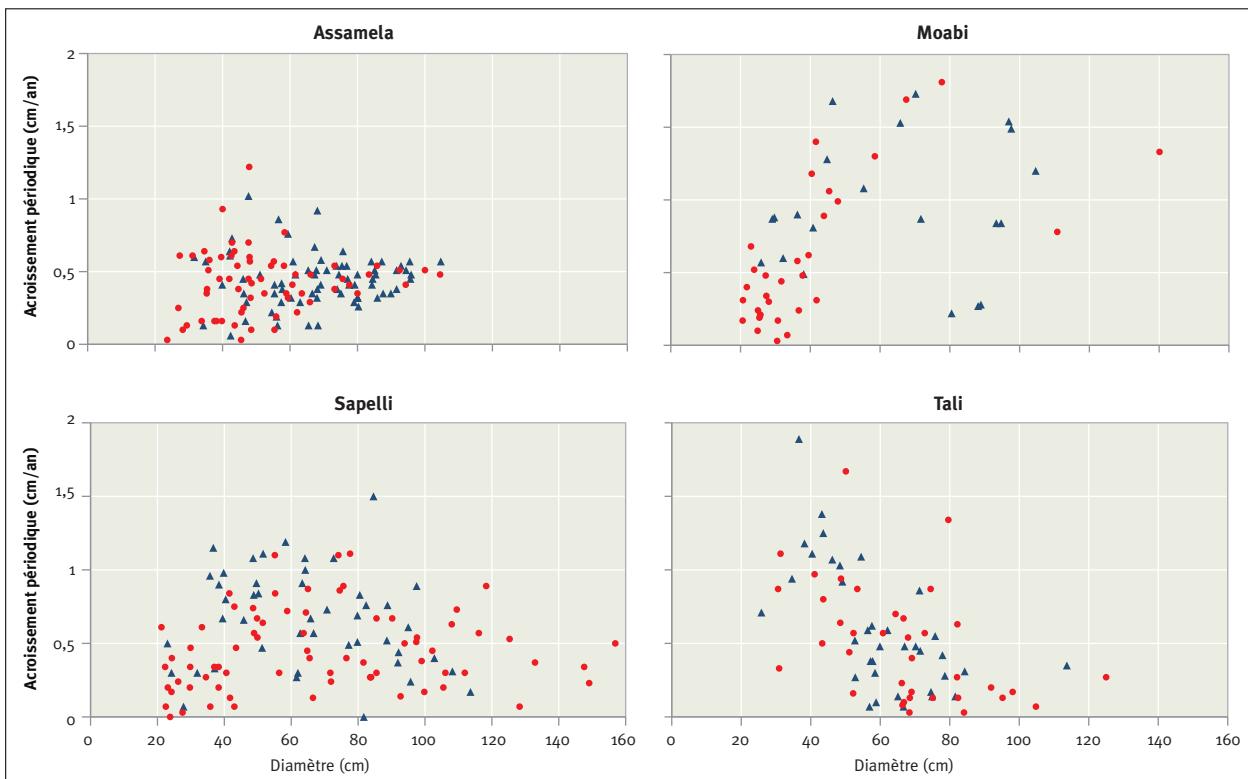


Figure 2.
Distribution de l'accroissement annuel moyen périodique du diamètre (cm/an) en fonction du diamètre initial (cm) pour les quatre essences étudiées. Pour couvrir la gamme de diamètres et d'intensités de la compétition, la croissance des arbres a été suivie dans un environnement perturbé (\blacktriangle) ou non perturbé par l'exploitation forestière (\bullet).

**Photo 5.**

Marquage du niveau de mesure du diamètre sur un pied de sapelli (*Entandrophragma cylindricum*).
Photo F. Fétéké.

**Photo 6.**

Mesure du diamètre rehaussée au-dessus des contreforts sur un pied de tali (*Erythrophleum suaveolens*).
Photo C. Bouissou.

Analyses statistiques et modélisation

Dans un premier temps, les accroissements annuels moyens périodiques mesurés ont été comparés aux valeurs de référence utilisées au Cameroun pour les quatre essences. Cette comparaison a été réalisée respectivement pour l'ensemble du jeu de données et séparément pour les arbres situés dans un environnement perturbé et non perturbé par l'exploitation forestière.

Ensuite, une série de modèles de croissance ont été ajustés aux données. La formulation générale de ces modèles traduit l'accroissement en fonction du diamètre et d'une variable exprimant le niveau de compétition et est dérivée de la fonction sigmoïde log-normale souvent employée pour ce type de modélisation (Obiang *et al.*, 2012, 2013 ; Uriarte *et al.*, 2004).

$$AM_{est} = k_1 \exp\{-[k_2 \ln(\frac{k_3}{D})]^2 - k_4 * X\} \quad (\text{équation 1})$$

AM_{est} est l'accroissement annuel moyen périodique k_1 , k_2 , k_3 et k_4 sont les paramètres du modèle à ajuster, D le diamètre des arbres et X une variable de compétition ou environnementale, k_1 correspond à l'accroissement maximal (en cm/an) des arbres, k_3 le diamètre moyen (en cm) des arbres présentant cet accroissement maximal, k_2 est un paramètre de forme de la courbe de croissance et k_4 est le paramètre qui dirige l'influence de la variable X .

Le modèle a tout d'abord été ajusté sans variable de compétition ou environnementale de manière à exprimer l'accroissement périodique en fonction du seul diamètre (modèle M1 ou modèle « diamétrique »). Différentes variables exprimant la densité locale et le statut social de l'arbre (tableau I) ont ensuite été comparées pour identifier celle qui permettait le mieux d'exprimer l'effet de la compétition sur la

croissance en diamètre. Ces variables sont toutes construites de telle manière qu'une valeur nulle corresponde au niveau de pression minimal et que sa valeur soit directement proportionnelle à l'intensité de la compétition subie par l'arbre. Ces modèles de croissance peuvent ainsi être assimilés à des modèles de type accroissement potentiel \times réducteur (modèles M2).

Les modèles ont été ajustés dans R (R Development Core Team, 2013) à l'aide de la fonction *gnls* (*Generalized Nonlinear Least Squares*) fournie dans le package *nlme* (modèles linéaires ou non linéaires à effets mixtes (Pinheiro *et al.*, 2013). Les performances des modèles ajustés ont été comparées grâce à différents critères statistiques : le critère d'information d'Akaike (AIC), l'erreur moyenne (ME), l'écart-type résiduel (ECTr) et le coefficient de détermination ajusté (R^2_{adj}).

Résultats

Variations de l'accroissement

L'accroissement diamétrique varie en fonction de l'espèce et du diamètre des arbres au sein d'une même espèce (annexe 2). Il varie également selon le milieu. Les arbres situés en zone exploitée sont caractérisés par des accroissements supérieurs (de 5 à 50 %) à ceux des arbres situés dans des environnements non perturbés par l'exploitation (tableau II). Ces différences sont statistiquement

Tableau I.

Indices décrivant l'intensité de la compétition et les conditions environnementales locales D_i et G_i sont le diamètre et la surface terrière respectivement de chaque arbre i des k arbres inventoriés dans la placette de surface S et k_B est le nombre d'arbres de diamètre plus grand que celui de l'arbre focal. Les indices topographiques et hydrologiques sont dérivés du modèle numérique d'élévation SRTM. a est l'aire drainée par chaque pixel et b est la pente locale.

Indice	Définition	Réf.
Intensité de la compétition		
Nha	Nombre d'arbres voisins dans un rayon de 20 m autour de l'arbre focal (arbres/ha) : $Nha = \frac{k}{S}$	(1)
Gha	Somme des surfaces terrières des arbres voisins (m^2/ha) : $Gha = \sum_{i=1}^k \frac{\pi}{4} D_i^2$	(1)
Gdist	Somme des surfaces terrières des arbres voisins pondérées par la distance les séparant de l'arbre focal (m/ha) : $Gdist = \sum_{i=1}^k \frac{G_i}{dist_i}$	(1)
Nsup	Nombre d'arbres voisins de diamètre égal ou supérieur à l'arbre focal (arbres/ha) : $Nsup = \frac{k_B}{S}$	(1)
Gsup	Somme des surfaces terrières des arbres voisins de diamètre égal ou supérieur à l'arbre focal (m^2/ha) : $Gsup = \sum_{i=1}^{k_B} \frac{\pi}{4} D_i^2$	(1)
Nrel	Densité relative des arbres voisins de diamètre égal ou supérieur à celui de l'arbre focal (ratio) : $Nrel = \frac{k_B}{k}$	-
Grel	Surface terrière relative des arbres voisins de diamètre égal ou supérieur à celui de l'arbre focal (ratio) : $Grel = \frac{\sum_{i=1}^{k_B} \frac{\pi}{4} D_i^2}{\frac{\pi}{4} D_f^2}$	-
Sc	Position de la cime de l'arbre dans la canopée : 2 = Sc 1 : cime dominée dépassée par une ou plusieurs autres cimes voisines 1 = Sc 2 : cime voisine d'une ou de plusieurs autres cimes sans pour autant être dominée par celle(s)-ci 0 = Sc 3 : cime au-dessus de toutes les autres cimes voisines	(2)
Daw	Exposition de la cime à la lumière: 4 = Daw 1 : cime non exposée d'arbre de la canopée inférieure 3 = Daw 2 : cime peu exposée d'arbre de la canopée inférieure 2 = Daw 3 : cime modérément exposée d'arbre de la canopée supérieure 1 = Daw 4 : cime exposée d'arbre de la canopée supérieure 0 = Daw 5 : cime fortement exposée d'arbre émergent	(3)
Conditions environnementales locales		
Elev	Altitude locale liée à la position des arbres (m)	-
Flacc	« Flow Accumulation Index » obtenu par évaluation de l'aire de la zone de décharge en amont de chaque cellule de la grille d'analyse (m^2)	(4)
TPI	<i>Topographic Position Index</i> (-) : indice d'humidité mesurant la position topographique relative du pixel central par rapport à celles des pixels dans un rayon d'un kilomètre autour et donnant une idée du temps plus ou moins long de rétention d'eau sur chaque pixel. Plus l'indice est élevé, plus l'aire amont contributive est grande et la pente faible, l'eau a donc tendance à stagner : $TPI = \ln [a/\tan (b)]$	(5)
MCA	<i>Modified Catchment Area</i> (m^2) : indice modifié d'humidité calculé sur la base d'une valeur modifiée de l'aire de drainage de façon à donner une estimation plus réaliste de l'humidité du sol	(5)
SWI	<i>Saga Wetness Index</i> (-) : indice prédisant l'humidité du sol en considérant le rapport entre le logarithme de MCA et la tangente de la pente locale : $SWI = \ln [MCA/\tan (b)]$	(5)

Remarque : Les références indiquées dans le tableau correspondent respectivement à : (1) Steneker et Jarvis, 1963 ; (2) Doucet, 2003 ; (3) Dawkins, 1958 ; (4) Beven et Kirkby, 1979 ; (5) Boehner *et al.*, 2002.

Tableau II.

Comparaison des valeurs d'accroissement de référence (AM_{ref} , cm/an) utilisées par l'administration forestière du Cameroun aux accroissements périodiques moyens (AM , cm/an) par essence observés sur des arbres situés en milieu perturbé ou non par l'exploitation forestière. L'intensité de l'exploitation ainsi que l'âge des perturbations sont indiqués. Les valeurs indiquées en italique correspondent aux intervalles de confiance ($1-\alpha = 95\%$). Le nombre d'arbres (N) mesurés est indiqué par essence et selon le milieu.

Essence	AM_{ref}	Milieu non exploité		Milieu exploité (prélèvement de 0,8 tige/ha)						Total	
				Moins de 5 ans		5-10 ans		Moyenne			
		<i>N</i>	<i>AM</i>	<i>N</i>	<i>AM</i>	<i>N</i>	<i>AM</i>	<i>N</i>	<i>AM</i>	<i>N</i>	<i>AM</i>
Assamela <i>Pericopsis elata</i>	0,4	63	$0,42 \pm 0,05$	26	$0,42 \pm 0,08$	47	$0,46 \pm 0,05$	73	$0,45 \pm 0,04$	136	$0,43 \pm 0,03$
Moabi <i>Baillonella toxisperma</i>	0,4	33	$0,58 \pm 0,20$	1	$0,49 \pm 0,00$	20	$0,97 \pm 0,20$	21	$0,88 \pm 0,18$	54	$0,73 \pm 0,14$
Sapelli <i>Entandrophragma cylindricum</i>	0,5	77	$0,42 \pm 0,06$	37	$0,68 \pm 0,11$	10	$0,57 \pm 0,23$	47	$0,65 \pm 0,10$	124	$0,51 \pm 0,06$
Tali <i>Erythrophleum suaveolens</i>	0,4	37	$0,49 \pm 0,13$	21	$0,62 \pm 0,2$	15	$0,58 \pm 0,19$	36	$0,60 \pm 0,14$	73	$0,55 \pm 0,10$

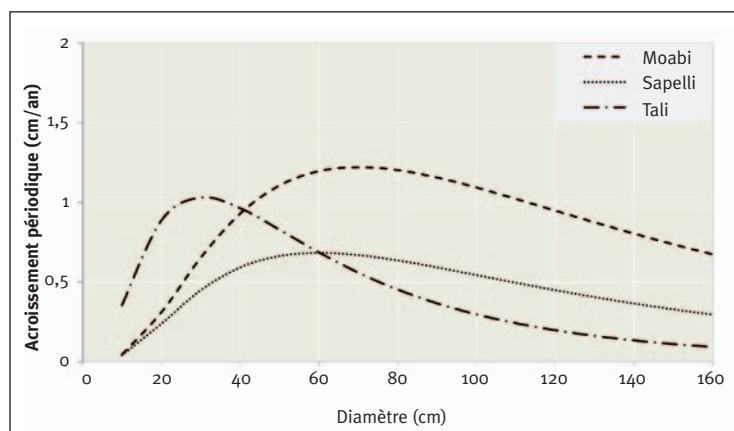
significatives pour le moabi et le sapelli. On constate également que la valeur de référence préconisée par l'administration forestière au Cameroun pour le sapelli est significativement supérieure de 20 % à l'accroissement mesuré en milieu non perturbé. Pour les trois autres essences, il n'existe pas de différence significative entre les accroissements de référence et les valeurs moyennes observées en milieu non perturbé.

Modèles à une seule variable explicative (M1)

Le modèle diamétrique M1 a été calibré en ajustant, pour chaque essence, une valeur unique des paramètres k_1 , k_2 et k_3 (modèle M1a ; tableau III). Cette manière de procéder n'a pas permis d'obtenir une estimation significativement différente de 0 pour les paramètres k_2 et k_3 , probablement en raison de l'importante corrélation existant entre ces deux paramètres. Une calibration satisfaisante du modèle a été obtenue en fixant une valeur commune du paramètre de forme k_2 pour les quatre essences (modèle M1b ; tableau III). Cette modification n'altère pas les performances du modèle.

Le modèle M1b permet d'expliquer le tiers de la variabilité de l'accroissement courant en diamètre toutes essences confondues. La part de variance expliquée est néanmoins fortement variable en fonction de l'essence considérée. Le meilleur ajustement est obtenu pour le moabi ($R^2 = 42\%$), suivi par le tali (36 %), le sapelli (24 %) et enfin par l'assamela (-6,4 %). Le coefficient de détermination négatif obtenu pour l'assamela signifie que le modèle ajusté est moins performant qu'une simple moyenne.

Le moabi est l'essence qui présente la vitesse de croissance la plus élevée et la mieux soutenue, elle atteint un maximum de 1,2 cm/an à 70 cm de diamètre (figure 3). Le sapelli est caractérisé par une vitesse de croissance relativement faible mais également bien soutenue qui atteint son maximum (0,7 cm/an) vers 60 cm de diamètre. Le tali se distingue des autres essences par une croissance juvénile rapide atteignant 1 cm/an vers 30 cm de diamètre mais qui diminue ensuite très rapidement.

**Figure 3.**

Représentation graphique du modèle M1b reliant l'accroissement annuel moyen périodique (en cm/an) au diamètre (en cm) pour les trois essences étudiées (moabi, *Baillonella toxisperma*, sapelli, *Entandrophragma cylindricum*, tali, *Erythrophleum suaveolens*) pour lesquelles le modèle est significativement plus performant qu'une simple moyenne.

Tableau III.

Ajustement des modèles diamétriques M_{1a} et M_{1b} et du modèle M₂ basé sur la variable *Gsup* pour les quatre essences étudiées. Les valeurs estimées des paramètres sont données pour chaque essence, les valeurs indiquées en italique correspondent aux intervalles de confiance ($1-\alpha = 95\%$). Les critères statistiques de qualité de l'ajustement du modèle sont donnés pour chaque essence et pour le modèle dans son ensemble.

Essence	<i>k₁</i>	<i>k₂</i>	<i>k₃</i>	<i>k₄</i>	ECTr	R ^{2adj}
Modèle M_{1a}						
Assamela <i>Pericopsis elata</i>	0,45 ± 0,06	0,48 ± 0,98	75,3 ± 106,8		0,197	0,001
Moabi <i>Baillonella toxisperma</i>	1,22 ± 0,17	1,16 ± 1,01	69,9 ± 107,2		0,397	0,415
Sapelli <i>Entandrophragma cylindricum</i>	0,70 ± 0,11	1,21 ± 1,01	59,7 ± 107,0		0,288	0,240
Tali <i>Erythrophleum suaveolens</i>	1,02 ± 0,17	1,49 ± 1,07	35,4 ± 107,0		0,330	0,366
Total					0,287	0,347
Modèle M_{1b}						
Assamela <i>Pericopsis elata</i>	0,49 ± 0,06	1,15 ± 0,16	59,1 ± 9,0		0,203	-0,064
Moabi <i>Baillonella toxisperma</i>	1,22 ± 0,14		70,0 ± 11,4		0,394	0,423
Sapelli <i>Entandrophragma cylindricum</i>	0,68 ± 0,09		60,0 ± 10,8		0,287	0,243
Tali <i>Erythrophleum suaveolens</i>	1,03 ± 0,22		30,3 ± 10,7		0,331	0,362
Total					0,288	0,341
Modèle M₂						
Assamela <i>Pericopsis elata</i>	0,67 ± 0,17	1,10 ± 0,15	46,4 ± 9,6	0,032 ± 0,021	0,188	0,092
Moabi <i>Baillonella toxisperma</i>	1,40 ± 0,26		61,2 ± 12,5	0,031 ± 0,028	0,378	0,470
Sapelli <i>Entandrophragma cylindricum</i>	0,78 ± 0,21		55,0 ± 11,5	0,018 ± 0,025	0,283	0,268
Tali <i>Erythrophleum suaveolens</i>	1,77 ± 0,67		24,5 ± 10,1	0,031 ± 0,026	0,308	0,449
Total					0,275	0,402

Modèles incluant l'intensité de la compétition (M₂)

De nouveaux ajustements ont ensuite été réalisés pour ajouter au modèle diamétrique (M_{1b}) une variable exprimant l'intensité de la compétition. Les sept variables exprimant la compétition ont été comparées pour identifier celle(s) qui expliquai(en)t le mieux la part de variabilité résiduelle du modèle M_{1b} (annexe 3). Les modèles faisant intervenir la

variable *Nsup* étaient les plus performants en termes de R², mais convergeaient difficilement et conduisaient à des valeurs de paramètres aberrantes au plan de leur interprétation biologique. Ils ont donc été écartés au profit d'un modèle basé sur la variable *Gsup* qui fournit de bons ajustements (tableau III).

Le modèle obtenu peut être assimilé à un modèle de type potentiel × réducteur où l'accroissement potentiel est fonction de l'essence et du diamètre, la fonction de réduction étant exprimée par la surface terrière des arbres voisins

de diamètre supérieur ($Gsup$). L'influence de la variable $Gsup$ sur l'accroissement est significative pour l'assamela, le moabi et le tali. La diminution de l'écart-type résiduel suite à l'introduction de la variable dans le modèle peut sembler relativement faible (environ 5 %) mais son impact sur l'accroissement n'est absolument pas négligeable (figure 4). Les valeurs ajustées des paramètres k_3 du modèle M2 (tableau III) sont systématiquement inférieures à celles qui avaient été estimées lors du calibrage du modèle M1b. Cela indique que l'accroissement périodique moyen maximal est généralement atteint plus tard que l'accroissement potentiel maximal. Cela est à mettre en parallèle avec le fait que la variable est négativement corrélée au diamètre de l'arbre focal ($R = -0,695$), indiquant que les arbres plus petits subissent en moyenne une pression de compétition supérieure aux arbres plus gros.

Influence des conditions environnementales locales

L'influence des cinq variables topographiques et hydrologiques sur l'accroissement des arbres focaux a ensuite été analysée. Aucune corrélation linéaire significative n'est observée entre ces variables et les résidus du modèle M2 (tableau IV). Des analyses complémentaires (analyses graphiques et tests de régression polynomiale) n'ont pas permis de détecter de relation entre ces variables environnementales locales et la croissance des arbres étudiés.

Discussion

Le but était ici d'étudier les variations de la croissance diamétrique pour quatre essences commerciales largement exploitées dans les forêts semi-décidues du Sud-Est du Cameroun et de développer un modèle de croissance intégrant le diamètre, l'intensité de la compétition et les conditions environnementales locales pour ces essences. L'accroissement observé sur un jeu de 387 arbres répartis sur une large gamme de diamètres et suivis pendant trois ans a permis de mettre en évidence des différences significatives de croissance en fonction de l'ouverture de la canopée, entre milieu perturbé et non perturbé par l'exploitation forestière. Ces résultats confirment l'importance de la lumière pour la croissance des arbres tropicaux (*e. g.* Baker *et al.*, 2003) et l'effet « stimulant » de l'exploitation sur la dynamique forestière (Gourlet-Fleury *et al.*, 2013). La croissance observée en milieu non perturbé ne présente pas de différence significative avec les valeurs de référence préconisées par l'administration forestière du Cameroun pour trois des quatre essences étudiées (assamela, moabi et tali). Pour le sapelli, la valeur de référence de l'administration est de 20 % supérieure à la valeur moyenne observée, ce qui indique une surestimation des taux de reconstitution de cette essence dans les plans d'aménagement établis à partir de cette valeur. En outre, la croissance observée en milieu perturbé est de 10 % (cas de l'assamela) à 120 % (cas du moabi) supérieure à la valeur de référence de l'adminis-

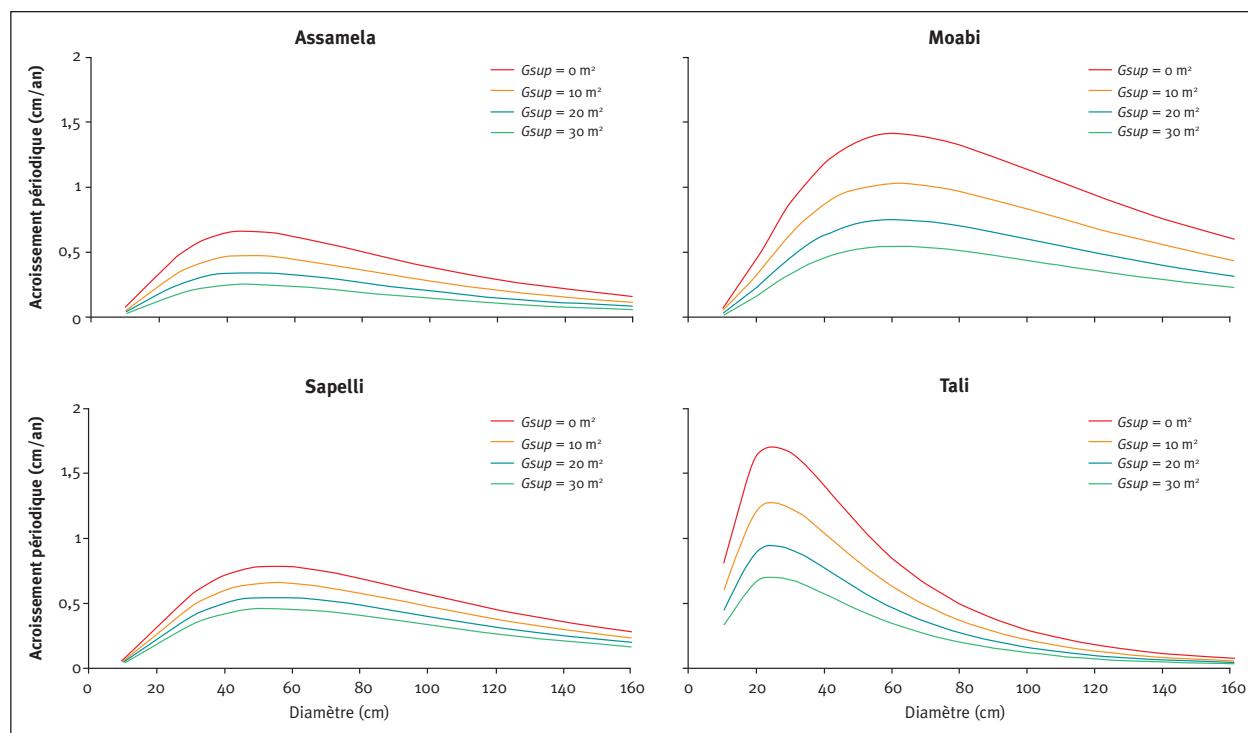


Figure 4.

Représentation graphique du modèle M2 reliant l'accroissement annuel moyen périodique (en cm/an) au diamètre (en cm) et à la surface terrière des arbres plus gros que l'arbre focal ($Gsup$, en m^2/ha) pour les quatre essences étudiées.

Tableau IV.

Corrélation linéaire entre les résidus de l'ajustement du modèle M2 et les cinq variables topographiques et hydrologiques : l'altitude (*Elev*), l'indice de drainage (*Flow accumulation ou Flacc*), l'indice de position topographique (*Topographic Position Index ou TPI*), la surface drainée modifiée (*Modified Catchment Area ou MCA*) et l'indice d'humidité SAGA (*SAGA Wetness Index ou SWI*).

Essence	<i>Elev</i>	<i>Flacc</i>	<i>TPI</i>	<i>MCA</i>	<i>SWI</i>
Assamela <i>Pericopsis elata</i>	-0,06	0,04	0,03	-0,02	0,16
Moabi <i>Baillonella toxisperma</i>	0,06	-0,21	0,14	0,12	0,00
Sapelli <i>Entandrophragma cylindricum</i>	-0,07	0,00	0,04	0,07	-0,03
Tali <i>Erythrophleum suaveolens</i>	0,21	-0,04	0,05	0,00	0,02

tration, et pourrait avoir comme conséquence une sous-estimation des taux de reconstitution de ces essences en seconde rotation. La révision des plans d'aménagement qui s'amorce au Cameroun devra donc, pour ces essences, prendre en compte une valeur de croissance révisée en plus des tarifs de cubage (Fayolle *et al.*, 2013). Les valeurs moyennes d'accroissement observées dans le cadre de cette étude se rapprochent des résultats d'autres études antérieures sur les mêmes essences (Bourland *et al.*, 2012 ; Kouadio *et al.*, 2014 ; Durrieu de Madron *et al.*, 2000).

Pour trois des quatre essences étudiées, une proportion relativement importante des variations de l'accroissement annuel moyen est expliquée par le modèle log-normal dépendant uniquement du diamètre ($R^2 > 0,24$ pour le moabi, le sapelli et le tali). Ce type de courbe de croissance unimodale en fonction du diamètre a largement été rapporté pour les arbres tropicaux (*e. g.* Hérault *et al.*, 2011 ; Obiang *et al.*, 2012, 2013). L'hypothèse pour expliquer ce patron repose sur le fait que la taille des arbres suit généralement une courbe sigmoïde en fonction du temps, et qu'après une période initiale d'augmentation de la croissance le taux de croissance diminue (Weiner et Thomas, 2001). Si la forme de la courbe est générale, l'amplitude des variations de croissance au cours de la vie de l'arbre diffère fortement entre les essences d'un même site et la croissance maximale est généralement observée à 60 % de la taille maximale (Hérault *et al.*, 2011). Dans le cadre de cette étude, les variations de croissance sont extrêmement importantes pour le tali et le moabi, qui atteignent jusque 1 et 1,2 cm/an respectivement à 30 et 70 cm de diamètre. Ces variations sont moindres pour l'assamela et le sapelli. D'ailleurs, dans le cas de l'assamela, le modèle log-normal est non significatif et un accroissement moyen devrait lui être préféré. L'assamela est l'essence pour laquelle la variabilité des accroissements observés est la plus faible avec un coefficient

de variation de 47 %, contre des valeurs allant de 65 % à 75 % pour les trois autres essences.

Si le modèle diamétrique s'ajuste bien aux données pour trois des quatre essences étudiées, le modèle M2, qui prend en compte l'intensité de la compétition, améliore la prédiction de l'accroissement diamétrique dans une proportion d'environ 10 % pour le moabi et le sapelli et de près de 25 % pour le tali. Le modèle M2 est significatif pour l'assamela, mais son coefficient de détermination reste malgré tout très faible (< 10 %). La variable *Gsup* retenue pour exprimer l'intensité de la compétition est fréquemment utilisée dans les modèles de croissance dévolus aux peuplements de structure irrégulière (Lejeune, 1996 ; Ledermann et Eckmüller, 2004 ; Zhao *et al.*, 2004). D'autres auteurs retiennent également des variables plus simples de la structure des peuplements telles que la surface terrière pour l'okoumé (Obiang *et al.*, 2013) et/ou la densité du peuplement pour l'azobé au Gabon (Obiang *et al.*, 2012). Les gains de précision obtenus à partir du modèle M2 montrent bien l'intérêt de prendre en compte l'influence du peuplement local dans l'aménagement forestier (Therrell *et al.*, 2007). Les variables explicatives (*Dhp* et *Gsup*) peuvent être dérivées de données issues des inventaires forestiers tels que réalisés actuellement en Afrique centrale, ce qui permet l'utilisation de ce modèle pour prédire des valeurs de croissance plus précises que celles préconisées par l'administration pour ces essences. Toutefois, les gains de précision à espérer en utilisant le modèle M2 seront sans doute inférieurs à ceux présentés ci-dessus dans la mesure où la variable *Gsup* est calculée pour chaque arbre au sein de parcelles d'inventaire de forme généralement allongée (typiquement 250 m x 20 m), alors que les arbres utilisés pour construire le modèle M2 sont toujours situés au centre d'une placette circulaire de 13 ares, qui permet de mieux rendre compte de la compétition s'exerçant sur l'arbre focal. Dans le cas où les données d'inventaire ne sont pas issues de parcelles d'échantillonnage de surface connue (cas d'un inventaire de prospection, par exemple), une détermination du statut social (selon le protocole de Doucet, 2003) pourrait néanmoins permettre une approximation de *Gsup* et l'utilisation du modèle M2 (tableau V). Le modèle se présente toutefois comme une sous-composante du modèle matriciel simplifié habituellement utilisé en Afrique centrale dans le calcul des taux de reconstitution des stocks exploitables (Picard *et al.*, 2008) ou d'autres modèles plus élaborés à envisager pour simuler la dynamique globale des populations d'essences exploitées.

Les caractéristiques topographiques et hydrologiques considérées dans l'analyse ne permettent pas d'améliorer les performances prédictives du modèle M2. Ce résultat peut s'expliquer en partie par le fait que l'alimentation en eau ne constitue sans doute pas un facteur limitant pour les essences étudiées dans la zone d'étude. Une autre explication concerne la précision relativement grossière des données de base utilisées pour calculer ces variables. Le SRTM est un modèle numérique de surface et non un modèle numérique de terrain. Il combine, avec une résolution spatiale de 30 m, les variations d'altitude et de hauteur du couvert végétal (Reuter *et al.*, 2007).

Tableau V.

Valeur moyenne de *Gsup* correspondant au statut de l'arbre. Les valeurs indiquées en italique correspondent aux intervalles de confiance ($1-\alpha = 95\%$).
Toutes les valeurs sont exprimées en m².

Essence	Statut social		
	Dominant	Co-dominant	Dominé
Assamela <i>Pericopsis elata</i>	<i>5,3 ± 2,97</i>	<i>7,1 ± 1,34</i>	<i>15,8 ± 3,18</i>
Moabi <i>Baillonella toxisperma</i>	<i>4,3 ± 2,46</i>	<i>4 ± 2,64</i>	<i>16,9 ± 2,64</i>
Sapelli <i>Entandrophragma cylindricum</i>	<i>4,1 ± 1,59</i>	<i>4,8 ± 1,99</i>	<i>19,2 ± 3,03</i>
Tali <i>Erythrophleum suaveolens</i>	<i>3,4 ± 3,08</i>	<i>5,4 ± 2,48</i>	<i>10,5 ± 2,61</i>
Total	<i>4,3 ± 1,16</i>	<i>6,1 ± 0,98</i>	<i>15,7 ± 1,55</i>

Conclusion

Dans cette étude, deux modèles de croissance dépendant du diamètre (M1b) et de l'intensité de la compétition (M2) ont pu être établis pour quatre essences commerciales extrêmement importantes dans le Sud-Est du Cameroun : l'assamela, *Pericopsis elata* (Fabaceae), le moabi, *Baillonella toxisperma* (Sapotaceae), le sapelli, *Entandrophragma cylindricum* (Meliaceae), et le tali, *Erythrophleum suaveolens* (Fabaceae, Caesalpiniodeae). Sur le plan pratique, la mise en œuvre de ces modèles est compatible avec des données d'inventaire d'aménagement récoltées au sein de parcelles d'échantillonnage de surface connue. Le modèle M2 nécessite un traitement préalable des données un peu plus élaboré (calcul de la variable), mais facilement intégrable dans une procédure informatisée de traitement de données d'inventaire.

L'intégration des modèles présentés dans cette étude dans une plateforme de simulation telle que Capsis (Dufour-Kowalski *et al.*, 2012) constitue une suite logique en vue d'une utilisation opérationnelle de ces modèles par les aménagistes forestiers. Cette démarche est en cours et permettra de comparer des simulations basées sur différentes approches (DME et taux de reconstitution actuels en vigueur et description de la croissance à l'aide des nouveaux modèles).

Annexe 1.

Statistiques descriptives unidimensionnelles (minimum, maximum, moyenne et écart-type) par essence des différentes variables du jeu de données décrivant le diamètre des arbres focaux, l'intensité de la compétition et les conditions environnementales locales.

Variable	Assamela <i>Pericopsis elata</i>				Moabi <i>Baillonella toxisperma</i>				Sapelli <i>Entandrophragma cylindricum</i>				Tali <i>Erythrophleum suaveolens</i>			
	MIN	MAX	MOY	ECT	MIN	MAX	MOY	ECT	MIN	MAX	MOY	ECT	MIN	MAX	MOY	ECT
<i>D</i> (cm)	23,60	104,70	61,04	19,47	20,60	140,10	49,33	28,51	21,00	156,90	65,75	31,65	25,80	125,00	63,34	19,35
<i>AM</i> (cm/an)	0,03	1,22	0,43	0,20	-0,07	1,81	0,73	0,52	-0,10	1,50	0,51	0,33	0,03	1,89	0,55	0,41
<i>Nha</i> (ha)	31,85	294,59	155,84	57,48	15,92	270,70	121,49	50,38	15,92	278,66	149,73	55,94	15,92	278,66	133,71	58,84
<i>Nsup</i> (ha)	0,00	175,16	29,45	34,96	0,00	167,20	49,98	46,26	0,00	230,89	31,59	48,55	0,00	103,50	17,34	22,45
<i>Nrel</i>	0,00	1,00	0,20	0,21	0,00	1,00	0,41	0,34	0,00	0,96	0,19	0,26	0,00	0,68	0,13	0,15
<i>Gha</i> (m ² /ha)	3,89	43,26	21,65	8,73	1,25	34,87	17,64	7,67	1,17	51,82	20,69	10,15	0,81	36,80	17,91	9,18
<i>Gsup</i> (m ² /ha)	0,00	36,94	8,99	8,33	0,00	30,54	11,03	8,85	0,00	37,02	9,70	10,50	0,00	32,31	7,55	7,60
<i>Grel</i>	0,00	1,00	0,39	0,30	0,00	1,00	0,60	0,38	0,00	0,99	0,39	0,34	0,00	0,93	0,36	0,29
<i>Gdist</i> (m/ha)	0,33	6,95	2,26	1,03	0,10	4,66	1,83	0,93	0,22	5,85	1,99	1,01	0,07	5,24	1,76	0,98
<i>Elev</i> (m)	626,00	688,00	646,85	14,89	627,00	813,00	696,61	43,82	613,00	678,00	647,17	11,09	619,00	678,00	647,10	13,18
<i>Flacc</i> (m ²)	0,00	24,00	2,49	4,48	0,00	17,00	1,17	2,65	0,00	67,00	2,57	9,61	0,00	63,00	2,68	9,25
<i>TPI</i>	-3,00	3,60	0,44	1,57	-3,00	4,60	0,59	1,62	-5,80	6,00	0,59	1,71	-4,20	5,20	0,52	1,80
<i>MCA</i> (10 ³ m ²)	23,79	156,45	56,07	17,56	15,56	209,54	83,34	53,42	19,61	151,82	63,54	25,94	25,56	126,64	64,24	25,39
<i>SWI</i>	12,07	14,51	13,22	0,61	11,75	14,92	13,64	0,68	12,13	14,99	13,56	0,59	12,07	14,84	13,59	0,67

Annexe 2.

Accroissements périodiques moyens (AM, cm/an) par essence (assamela, *Pericopsis elata*, moabi, *Baillonella toxisperma*, sapelli, *Entandrophragma cylindricum*, tali, *Erythrophleum suaveolens*) et par classe de diamètre (de 20 à plus de 100 cm). Les valeurs indiquées en italique correspondent aux intervalles de confiance ($1-\alpha = 95\%$). Le nombre d'arbres (N) mesurés est indiqué par essence.

Classe de diamètre (cm)	Assamela <i>Pericopsis elata</i>		Moabi <i>Baillonella toxisperma</i>		Sapelli <i>Entandrophragma cylindricum</i>		Tali <i>Erythrophleum suaveolens</i>	
	N	AM	N	AM	N	AM	N	AM
20-29	1	$0,03 \pm 0,00$	7	$0,31 \pm 0,18$	13	$0,18 \pm 0,13$	0	/
30-39	9	$0,36 \pm 0,16$	15	$0,35 \pm 0,14$	9	$0,28 \pm 0,12$	5	$0,79 \pm 0,26$
40-49	23	$0,47 \pm 0,09$	12	$0,77 \pm 0,21$	18	$0,52 \pm 0,17$	8	$1,14 \pm 0,29$
50-59	21	$0,44 \pm 0,12$	3	$1,24 \pm 0,43$	12	$0,76 \pm 0,12$	13	$0,78 \pm 0,22$
60-69	24	$0,41 \pm 0,08$	2	$1,19 \pm 0,22$	14	$0,72 \pm 0,17$	11	$0,43 \pm 0,12$
70-79	20	$0,45 \pm 0,08$	4	$1,46 \pm 0,39$	11	$0,63 \pm 0,20$	19	$0,35 \pm 0,12$
80-89	19	$0,43 \pm 0,05$	2	$1,02 \pm 1,56$	13	$0,62 \pm 0,22$	11	$0,38 \pm 0,22$
90-99	13	$0,46 \pm 0,05$	4	$0,56 \pm 0,32$	10	$0,43 \pm 0,15$	1	$0,20 \pm 0,00$
> 100	6	$0,51 \pm 0,04$	5	$1,27 \pm 0,27$	24	$0,43 \pm 0,09$	5	$0,20 \pm 0,10$
Total	136	$0,43 \pm 0,03$	54	$0,73 \pm 0,14$	124	$0,51 \pm 0,06$	73	$0,55 \pm 0,10$

/ : valeur manquante.

Annexe 3.

Performance des modèles de croissance M2 en fonction de la variable utilisée pour exprimer l'intensité de la compétition : nombre de paramètres du modèle (p), critère d'information d'Akaike (AIC), erreur moyenne (ME), écart-type résiduel (ECTr), coefficient de détermination ajusté ($R^2\text{adj}$). La performance du modèle M1b est donnée dans la première ligne du tableau à titre de comparaison.

Variables	p	AIC	ME	ECTr	$R^2\text{adj}$
Modèle M1b					
-	9	146,0	$0,002 \pm 0,029$	0,288	0,341
Modèle M2					
<i>Nha</i>	13	142,4	$0,003 \pm 0,028$	0,285	0,354
<i>Nsup</i>	13	98,0	$0,003 \pm 0,027$	0,269	0,424
<i>Nrel</i>	13	126,6	$0,002 \pm 0,028$	0,280	0,380
<i>Gha</i>	13	127,0	$0,002 \pm 0,028$	0,280	0,379
<i>Gsup</i>	13	112,5	$0,002 \pm 0,027$	0,275	0,402
<i>Grel</i>	13	124,3	$0,002 \pm 0,028$	0,279	0,384
<i>Gdist</i>	13	127,6	$0,003 \pm 0,028$	0,280	0,378
Statut	13	134,5	$0,001 \pm 0,028$	0,282	0,367
Dawkins	13	126,1	$0,002 \pm 0,028$	0,279	0,381

Remerciements

Les auteurs remercient la société Pallisco pour l'appui logistique dans la récolte des données et le financement de la recherche, Yves Brostaux et Anaïs Gorel pour leurs conseils dans l'analyse des données.

Références bibliographiques

- Baker T. R., Swaine M. D., Burslem D. F., 2003. Variation in tropical forest growth rates: combined effects of functional group composition and resource availability. Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics, 6: 21-36.
- Bayol N., Demarquez B., De Wasseige C., Atyi R. E., Fisher J.-F., Nasi R., Pasquier A., Rossi X., Steil M., Vivien C., 2012. Forest management and the timber sector in Central Africa. In: De Wasseige C., De Marcken P., Bayol N., Hiol Hiol F., Mayaux P., Desclée B., Nasi R., Billand A., Defourny P., Eba'a Atyi R. (Eds). The Forests of the Congo Basin – State of the Forest 2010. Luxembourg, Publications Office of the European Union, 43-62.
- Beven K. J., Kirkby M. J., 1979. A physically based, variable contributing area model of basin hydrology. Hydrological Sciences Bulletin, 24: 43-69.
- Boehner J., Koethe R., Conrad O., Gross J., Ringeler A., Selige T., 2002. Soil regionalisation by means of terrain analysis and process parameterisation. European Soil Bureau, Research Report n° 7.
- Bourland N., Kouadio Y. L., Lejeune P., Sonké B., Philippart J., Daïnou K., Fétéké F., Doucet J.-L., 2012. Ecology of *Pericopsis elata* (Fabaceae), an endangered timber species in South-eastern Cameroon. Biotropica, 44 (6): 840-847.

- Dawkins H. C., 1958. The management of natural tropical high forest with special reference to Uganda. University of Oxford, Imperial Forestry Institute.
- Debroux L., 1998. L'aménagement des forêts tropicales fondé sur la gestion des populations d'arbres : l'exemple du moabi dans la forêt du Dja (Cameroun). Thèse, Faculté universitaire des sciences agronomiques de Gembloux, Belgique, 285 p.
- Détienne P., Oyono F., Durrieu de Madron L., Demarquez B., Nasi R., 1998. L'analyse des cernes : applications aux études de croissance de quelques essences en peuplements naturels de forêt dense africaine. Montpellier, France, Cirad-Forêt, série Forafri, 15, 36 p.
- De Wasseige C., De Marcken P., Bayol N., Hiol Hiol F., Mayaux P., Descleé B., Nasi R., Billand A., Defourny P., Eba'a Atyi R. (éds), 2012. Les forêts du bassin du Congo – État des Forêts 2010. Luxembourg, Office des publications de l'Union européenne, 276 p.
- Doucet J.-L., 2003. L'alliance délicate de la gestion et de la biodiversité dans les forêts du Gabon. Thèse, Faculté universitaire des sciences agronomiques de Gembloux, Belgique, 323 p.
- Doucet J.-L., Kouadio Y. L., Monticelli D., Lejeune P., 2009. Enrichment of logging gaps with moabi (*Baillonella toxisperma* Pierre) in a Central African rain forest. Forest Ecology and Management, 258: 2407-2415.
- Dufour-Kowalski S., Courbaud B., Dreyfus P., Meredieu C., de Coligny F., 2012. Capsis: an open software framework and community for forest growth modelling. Annals of Forest Science, 69: 221-233.
- Duminil J., Heuertz M., Doucet J.-L., Bourland N., Cruaud C., Gavory F., Doumenge C., Navascués M., Hardy O. J., 2010. CpDNA-based species identification and phylogeography: application to African tropical tree species. Molecular Ecology, 19 (24): 5469-5483.
- Durrieu de Madron L., Forni E., 1997. Aménagement forestier dans l'Est du Cameroun : Structure du peuplement et périodicité d'exploitation. Bois et Forêts des Tropiques, 254 : 39-50. [En ligne] http://bft.cirad.fr/cd/BFT_254_39-50.pdf
- Durrieu de Madron L., Nasi R., Détienne P., 2000. Accroissements diamétriques de quelques essences en forêt dense africaine. Bois et Forêts des Tropiques, 263 : 63-74. [En ligne] http://bft.cirad.fr/cd/BFT_263_63-74.pdf
- Fargeot C., Forni E., Nasi R., 2004. Réflexions sur l'aménagement des forêts de production dans le bassin du Congo. Bois et Forêts des Tropiques, 281 : 19-34. [En ligne] http://bft.cirad.fr/cd/BFT_281_19-34.pdf
- Fayolle A., Rondeux J., Doucet J.-L., Ernst G., Bouissou C., Queauvillers S., Bourland N., Fétéké R., Lejeune P., 2013. Réviser les tarifs de cubage pour mieux gérer les forêts du Cameroun. Bois et Forêts des Tropiques, 317 : 35-49. [En ligne] http://bft.cirad.fr/cd/BFT_317_35-49.pdf
- 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 Sciences Forestières, 55 (6) : 623-654.
- Gourlet-Fleury S., Houllier F., 2000. Modelling diameter increment in a lowland evergreen rain forest in French Guiana. Forest Ecology and Management, 131: 269-289.
- Gourlet-Fleury S., Mortier F., Fayolle A., Baya F., Ouédraogo D., Bénédict F., Picard N., 2013. Tropical forest recovery from logging: a 24 year silvicultural experiment from Central Africa. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences, 368 (1625), 10 p.
- Hall J. B., Swaine M. D., 1981. Distribution and ecology of vascular plants in a tropical rain forest. La Haye, Pays-Bas, W. Junk Publishers, 383 p.
- Hall J. S., McKenna J. J., Ashton P. M. S., Gregoire T. G., 2004. Habitat characterizations underestimate the role of edaphic factors controlling the distribution of *Entandrophragma*. Ecology, 85: 2171-2183.
- Hawthorne W. D., 1995. Ecological profiles of Ghanaian forest trees. Oxford Forestry Institute, Department of Plant Sciences, University of Oxford, Tropical Forestry Papers, 29, 345 p.
- Héault B., Bachelot B., Poorter L., Rossi V., Bongers F., Chave J., Paine C. E. T., Wagner F., Baraloto C., 2011. Functional traits shape ontogenetic growth trajectories of rain forest tree species. Journal of Ecology, 99: 1431-1440.
- Kouadio Y. L., Neuba D. F. R., Koné M., Bourland N., Doucet J.-L., 2014. Étude de la croissance diamétrique de quatre essences de bois d'œuvre exploitées à l'Est du Cameroun. Journal of Applied Biosciences, 77 : 6444-6455.
- Ledermann T., Eckmüller O., 2004. A method to attain uniform resolution of the competition variable Basal-Area-in-Larger Trees (BAL) during forest growth projections of small plots. Ecological Modelling, 171: 195-206.
- Lejeune P., 1996. Développement d'un modèle de type arbre appliqué à la croissance des peuplements feuillus irréguliers du sud de la Belgique. Canadian Journal of Forest Research, 26 : 1838-1848.
- Letouzey R., 1985. Notice de la carte phytogéographique du Cameroun au 1/500 000. Orohydrographie. Toulouse, France, Institut de la carte internationale de la végétation, 63 p.
- Moravie M. A., Pascal J., Auger P., 1997. Investigating canopy regeneration processes through individual-based spatial models: application to a tropical rain forest. Ecological Modelling, 104: 241-260.
- Novella N. S., Thiaw W. M., 2012. African Rainfall Climatology Version 2 for Famine Early Warning Systems. Journal of Applied Meteorology and Climatology, 52: 588-606.
- Obiang N. L. E., Ngomanda A., White L. J. T., Jeffery K. J., Chézeaux E., Picard N., 2013. Disentangling the effect of size and competition: a growth model for *Aucoumea klaineana*. Annals of Forest Science, 70: 241-249.
- Obiang N. L. E., Ngomanda A., White L. J. T., Jeffery K. J., Chézeaux E., Picard N., 2012. A growth model for azobé, *Lophostoma alatum*, in Gabon. Bois et Forêts des Tropiques, 314 4: 65-72. [En ligne] http://bft.cirad.fr/cd/BFT_314_65-72.pdf
- Picard N., Gourlet-Fleury S., Forni E., 2012. Stock recovery rates are not the panacea to assess timber yield sustainability: Evidence from managed Central African forests. Forest Ecology and Management, 281: 12-22.
- Picard N., Yalibanda Y., Namkosserena S., Baya F., 2008. Estimating the stock recovery rate using matrix models. Forest Ecology and Management, 255: 3597-3605.

- Pinheiro J., Bates D., DebRoy S., Sarkar D., R Development Core Team, 2013. *nlme*: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. R package version 3.1-111. Vienne, Autriche, R Foundation for Statistical Computing.
- Pokharel B., Dech J. P., 2012. Mixed-effects basal area increment models for tree species in the boreal forest of Ontario, Canada using an ecological land classification approach to incorporate site effects. *Forestry*, 85: 255-270.
- R Development Core Team, 2013. R: A language and environment for statistical computing. Vienne, Autriche, R Foundation for Statistical Computing.
- Reuter H. I., Nelson A., Jarvis A., 2007. An evaluation of void-filling interpolation methods for SRTM data. *International Journal of Geographical Information Science*, 21: 983-1008.
- Steneker G. A., Jarvis J. M., 1963. A preliminary study to assess competition in a white spruce - trembling aspen stand. *The Forestry Chronicle*, 39: 334-336.
- Therrell M. D., Stahle D. W., Mukelabai M. M., Shugart H. H., 2007. Age, and radial growth dynamics of *Pterocarpus angolensis* in southern Africa. *Forest Ecology and Management*, 244: 24-31.
- Uriarte M., Condit R., Canham C. D., Hubbell S. P., 2004. A spatially explicit model of sapling growth in a tropical forest: does the identity of neighbors matter? *Journal of Ecology*, 92: 348-360.
- Weiner J., Thomas S. C., 2001. The Nature of Tree Growth and the "Age-Related Decline in Forest Productivity". *Oikos*, 94: 374-376.
- WRI (World Resources Institute), 2009. *Atlas forestier interactif du Gabon*. Version pilote. Document de synthèse. Washington D.C., USA, WRI, MEFEPAP, 70 p.
- Zanne A. E., Lopez-Gonzalez G., Coomes D.A., Illic J., Jansen S., Lewis S. L., Miller R. B., Swenson N. G., Wiemann M. C., Chave J., 2009. Global wood density database. Data from: Towards a worldwide wood economics spectrum. Dryad Digital Repository.
[Online] <http://dx.doi.org/10.5061/dryad.234>
- Zhao D., Borders B., Wilson M., 2004. Individual-tree diameter growth and mortality models for bottomland mixed-species hardwood stands in the lower Mississippi alluvial valley. *Forest Ecology and Management*, 199: 307-322.