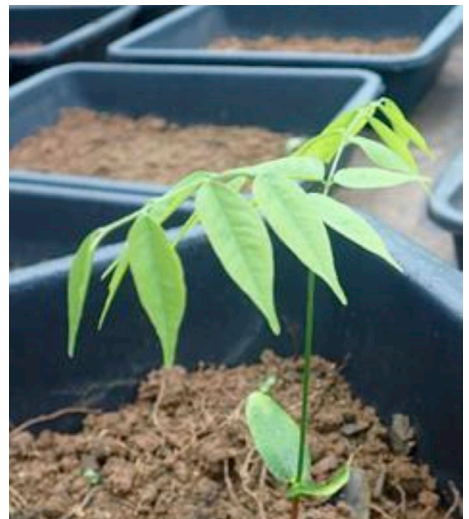


Rôle de la banque de graines du sol dans la régénération des forêts denses humides d'Afrique centrale

Chauvelin Douh



Année 2018

COMMUNAUTE FRANÇAISE DE BELGIQUE
UNIVERSITE DE LIEGE – GEMBLoux AGRO-BIO TECH

**RÔLE DE LA BANQUE DE GRAINES DU SOL DANS
LA REGENERATION DES FORÊTS DENSES
HUMIDES D'AFRIQUE CENTRALE**

Chauvelin DOUH

Dissertation originale présentée en vue de l'obtention du grade de
docteur en sciences agronomiques et ingénierie biologique

Promoteur : Prof. Jean-Louis Doucet, Co-Promoteur : Prof. Jean Joël Loumeto
Année 2018

Copyright

Cette œuvre est sous licence Creative Commons. Vous êtes libre de reproduire, de modifier, de distribuer et de communiquer cette création au public selon les conditions suivantes :

- paternité (BY) : vous devez citer le nom de l'auteur original de la manière indiquée par l'auteur de l'œuvre ou le titulaire des droits qui vous confère cette autorisation (mais pas d'une manière qui suggérerait qu'ils vous soutiennent ou approuvent votre utilisation de l'œuvre) ;

- pas d'utilisation commerciale (NC) : vous n'avez pas le droit d'utiliser cette création à des fins commerciales ;

- partage des conditions initiales à l'identique (SA) : si vous modifiez, transformez ou adaptez cette création, vous n'avez le droit de distribuer la création qui en résulte que sous un contrat identique à celui-ci. À chaque réutilisation ou distribution de cette création, vous devez faire apparaître clairement au public les conditions contractuelles de sa mise à disposition. Chacune de ces conditions peut être levée si vous obtenez l'autorisation du titulaire des droits sur cette œuvre. Rien dans ce contrat ne diminue ou ne restreint le droit moral de l'auteur.

À mon défunt père **Geneuil Monogame**,
et ma mère, **Suzanne Tadel**,
pour la transmission d'une éducation rigoureuse
À mon épouse, **Alida Prudence Douh**, pour son amour et sa patience
À ma fille **Lys Miriam Tadel Douh**, pour sa compréhension
À Ouesso et Brazzaville.

Douh Chauvelin (2018). Rôle de la banque de graines du sol dans la régénération des forêts denses humides d'Afrique centrale. Thèse de doctorat. Université de Liège - Gembloux Agro-Bio Tech, Belgique. 140 pages + annexes.

Résumé

La présente thèse s'intéresse aux moteurs de la régénération des forêts denses humides tropicales d'Afrique, plus particulièrement au rôle joué par la banque de graines du sol dans cette régénération. Plus spécifiquement, l'étude vise à : (i) évaluer l'abondance et la composition floristique de la banque de graines du sol de deux types de forêt reposant sur des sols différents ; (ii) quantifier l'abondance de la banque de graines du sol d'une essence commerciale importante, le tali (*Erythrophleum suaveolens*) et étudier les facteurs intervenant dans la levée de dormance de ses graines ; (iii) évaluer la capacité du système d'imagerie hyperspectrale proche infrarouge à discriminer des graines de deux espèces sœurs, *E. suaveolens* et *E. ivorens*.

Les résultats montrent que la densité et la composition floristique de la banque de graines du sol varient significativement selon les types de forêt et de sol. Les taxons pionniers sont largement majoritaires dans les deux cas, mais sont mieux représentés dans la banque du sol de la forêt à *Celtis* (vieille forêt secondaire) que dans le sol de la forêt à *Manilkara* (forêt mature). Tous taxons confondus, la similarité floristique entre la banque de graines du sol et la végétation environnante est relativement faible quel que soit le type forestier. Cependant, cette similarité s'avère nettement plus importante en ne considérant que les taxons pionniers. Seulement trois espèces de bois d'œuvre ont été observées dans la banque du sol : *Nauclea diderrichii*, *Staudtia kamerunensis* et *Erythrophleum suaveolens*. *E. suaveolens*, le tali, est une des espèces les plus exploitées d'Afrique centrale. L'évaluation de l'abondance des graines de l'espèce au sein des deux types de forêt révèle une densité plus élevée en forêt à *Celtis* qu'en forêt à *Manilkara*, où les graines sont quasi inexistantes bien que les densités d'arbres en âge de reproduction ainsi que les structures diamétriques, soient similaires entre sites. Différentes hypothèses ont été émises pour expliquer ce résultat, la plus probable étant liée à la structure de végétation différente entre les sites. Les canopées des individus vivant dans la forêt à *Manilkara* seraient davantage dominées et fructifieraient moins fréquemment que dans la forêt à *Celtis*. La longévité des graines étudiées par spectroscopie de masse par accélérateur révèle que ces semences de tali, viables et enfouies dans le sol, seraient âgées d'environ dix ans. Le système d'imagerie hyperspectrale proche infrarouge s'est avéré efficace dans la distinction des graines d'*E. suaveolens* et *E. ivorens*, ce qui ouvre d'intéressantes perspectives quant à l'utilisation de cette technique pour étudier la banque de graines du sol.

Mots-clés : forêts tropicales, Afrique centrale, régénération naturelle, banque de graines du sol, imagerie hyperspectrale proche infrarouge, *Erythrophleum*, *Celtis*, *Manilkara*.

Douh Chauvelin (2018). Role of the soil seed bank in the regeneration of central African moist forests. PhD thesis. University of Liège - Gembloux Agro-Bio Tech, Belgium. 140 pages + annexes.

Abstract

This thesis deals with drivers of forest regeneration in central African moist forests. More specifically, this work focuses on the role of the soil seed bank in the regeneration of these forests knowing that there is an important lack of relevant information on this subject. The study aims to : (i) assess the abundance and floristic composition of the soil seed bank of two forest types growing on different soil; (ii) quantify the abundance of the soil seed bank of an important timber species (*Erythrophleum suaveolens*), and study the factors involved in the breaking of its seeds dormancy; (iii) evaluate the ability of the near infrared hyperspectral imaging system in discriminating seeds of two sister species, *E. suaveolens* and *E. ivorens*.

The results shows that the density and floristic composition of the soil seed bank significantly vary according to the forest and soil types. For both sites, the seed bank is dominated by seeds of pioneer taxa although these taxa are more represented in the *Celtis* forest (old secondary forest) soil bank than in the *Manilkara* forest (mature forest). Considering all taxa and whatever the study site, the floristic similarity between the soil seed bank and the standing vegetation is relatively low. However, that similarity is higher when only the pioneer taxa are considered. Three timber species are observed in the soil bank: *Nauclea diderrichii*, *Staudtia kamerunensis* and *Erythrophleum suaveolens*. *E. suaveolens*, marketed under the name tali, is among the most exploited timber species in Central Africa. The seeds of this species are more abundant in the *Celtis* forest than in the *Manilkara* forest, whereas both tree density of mature trees and diametric structures are similar between forest types. It has been assumed that most of *E. suaveolens* canopies are overtopped by other tree species in the old *Manilkara* forest and that the fruiting could be less frequent in this environment. Seed longevity of *E. suaveolens*, was studied by accelerator mass spectroscopy; findings shows that the seeds are around 10 years old. The near infrared hyperspectral imaging system coupled with chemometrics is efficient in distinguishing seeds of *E. suaveolens* and *E. ivorens*; this finding raises innovative perspectives for future characterizations of the soil seed bank.

Key-words: tropical forests, Central Africa, natural regeneration, soil seed bank, near infrared hyperspectral imaging, *Erythrophleum*, *Celtis*, *Manilkara*.

Remerciements

Je tiens d'abord à remercier le Professeur Jean-Louis Doucet, promoteur de cette thèse, pour m'avoir accordé sa confiance et guidé avec une immense patience dans cette extraordinaire aventure. Merci pour m'avoir accueilli au sein de son Laboratoire de Foresterie des Régions Tropicales et Subtropicales (Axe Gestion des Ressources Forestières, Gembloux Agro-Bio Tech/ULg) et pour m'avoir fait bénéficier de nombreuses opportunités de ses structures partenaires (CIRAD, Projet DynAfFor, CIB/OLAM, Mokabi-Dzanga, ASBL Nature+). Merci pour son investissement, ses conseils, ses encouragements et sa disponibilité durant ces cinq années de thèse. Il m'a appris beaucoup en termes de rigueur scientifique et a incontestablement marqué ma vision dans ce domaine complexe et très passionnant de l'écologie forestière.

Je remercie le Professeur Jean Joël Loumeto, co-promoteur de cette thèse, qui a accepté de lire mon projet de thèse. Sa disponibilité lors de nos échanges et ses commentaires avisés ont été précieux.

Je remercie le Professeur Jean-Marie Moutsamboté, dont les visites régulières au dispositif expérimental pour l'identification des plantules m'ont significativement encouragé. Merci pour m'avoir appris avec rigueur les critères d'identification. Sa disponibilité lors de nos sollicitations m'a été bénéfique.

Ma reconnaissance s'adresse aussi à la Direction Rectorale de l'Université Marien Ngouabi, en particulier au Professeur Armand Moyikoua, Professeur Jean Rosaire Ibara, Professeur Jean Maurille Ouamba, Professeur Paul Louzolo Kimbembe, Professeur Joseph Yoka et au Docteur Joseph Asselam, respectivement, ancien Recteur, Recteur en exercice, Vice-recteur chargé des affaires académiques, Vice-recteur chargé de la recherche et de la coopération, Directeur de cabinet du Recteur et ancien Secrétaire général, pour leur diligence et promptitude à répondre avec beaucoup d'intérêts à nos nombreuses sollicitations administratives.

Je tiens également à exprimer toute ma gratitude à mon comité de thèse composé des Professeurs et Docteurs, Adeline Fayolle, Arnaud Monty, Juan Antonio Fernandez Pierna, Kasso Daïnou, Jean Joël Loumeto et Jean-Louis Doucet dont les conseils instructifs, les commentaires avisés et la disponibilité tant sur le plan scientifique que sur le déroulement de la thèse, m'ont été d'une importance capitale.

Je souhaite exprimer ma sympathie à l'Ami, au Frère, au Mentor que j'ai eu durant ces années. Merci au Dr. Kasso Daïnou pour tes conseils, ton exemplarité, ton enseignement de l'humilité. Tu as su me remettre en confiance au moment où certaines choses semblaient insurmontables. KAS, tu as été un appui incontestable en enrichissant de façon considérable mes réflexions tout au long de cette thèse. Je t'en suis reconnaissant.

Je remercie le Dr. Sylvie Gourlet-Fleury, pour m'avoir permis d'effectuer mes travaux de terrain au sein des dispositifs complets du projet DynAfFor (Dynamique des forêts d'Afrique centrale). Tes remarques et suggestions pertinentes ont amélioré considérablement cette thèse.

Tu as guidé mes premiers pas dans ces dispositifs complets. Tes connaissances et ta passion sur la dynamique des forêts tropicales m'ont significativement marqué. Merci Sylvie, pour ton appui sans relâche.

Je voudrais exprimer ma reconnaissance au Dr. Juan Antonio Fernandez-Pierna pour m'avoir ouvert les portes du Centre Wallon de Recherches Agronomiques de Gembloux (CRA-W). Ta disponibilité pour répondre à toutes nos sollicitations dans ce domaine passionnant qu'est la spectroscopie proche infrarouge m'a beaucoup réconforté. Merci Juan, tu viens de susciter en moi une réelle passion. A Nicaise Kayoka Mukendi, pour ton aide dans l'analyse des données spectrales et l'apprentissage des concepts élémentaires. Nicaise, je t'en suis reconnaissant.

J'adresse mes vifs et sincères remerciements aux Projets Programme Elargi de Formation en Gestion des Ressources Naturelles dans le Bassin du Congo (PEFOGRN-BC), Dynamique des forêts d'Afrique centrale (DynAfFor), pour m'avoir accordé leurs soutiens financier, technique et logistique qui m'ont permis de réaliser cette thèse dans de très bonnes conditions. Mes hommages les plus déferents et un grand merci à l'ancien Coordonnateur Régional du RIFFEAC, Dr. Souleymane Ibrahim Sambo. Tu as toujours cru en moi et tu aurais pu te réjouir de la fin de cette thèse, mais hélas ! que ton âme repose en paix.

Je remercie également l'équipe DynAfFor/Nord Congo notamment : Mercier Mayinga et Eric Forni. Aux responsables des sociétés CIB/OLAM (MM. Christian Schwarz, Denis Dechenaud), Mokabi-Dzanga (MM/Mme Fabrice Rapezant, Elodie Alberny, Arnaud Ngokaka) qui n'ont ménagé aucun effort pour m'apporter leurs appuis logistiques.

J'exprime ma reconnaissance à l'ami et frère, Dr. Félicien Tosso, dont les conseils et l'assistance sous plusieurs formes n'ont cessé de me réconforter pendant des périodes de turbulence de cette aventure.

Enfin, j'exprime mes sincères remerciements à ceux avec qui j'ai partagé des moments inoubliables ou qui m'ont aidé à collecter les données: Isaac Nzombo, Ati Ngouabi, Alain Ngassongo, Maturin Mazengué, Gilbert Nsongola, Prof. Jean-Marie Moutsambote, Angélique Ouadiabantou, Yves Crépin Nzihou.

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

- Aux responsables et Enseignants-Chercheurs de l'Ecole Nationale Supérieure d'Agronomie et de Foresterie (ENSAF - Université Marien Ngouabi). Je tiens à remercier le Prof. Parisse Akouango, Prof. Henri Boukoulou, Prof. Donatien N'zala, Prof. Jean-Marie Moutsambote, Prof. Félix Koubouana, Prof. Michel Mvoula-Tsieri, Prof. Henri Banga-Mboko, Prof. Sachka Makosso, Dr. Alfred Makoundzi, Dr. Paul Mopoundza, Dr. Pierre Mbete, Dr. Victor Mamonekene, Doctorant Akassa Herman, pour leur engagement à la matérialisation de cette formation.
- Au Prof. Christophe Ngokaka et au Dr. Jean Bienvenu Mombouli, vous aurez pu vous réjouir de la fin de cette thèse, que vos âmes reposent en paix ;
- Le Professeur Cédric Vermeulen a gardé un œil bienveillant sur l'avancement de nos travaux de thèse, il est temps pour moi de lui témoigner toute ma gratitude ;
- A l'Unité de Gestion des Ressources forestières de Gembloux Agro-Bio Tech/Université de Liège et l'asbl Nature+. Je voudrais ici nommer Jean-Yves De Vleeschouwer, Alain Monseur, Marie-Ange Golard, Marie

Fombona, Charles Bracke, Nicolas Dubart, Cécile du Bois, Michèle Federspiel, Samuel Quevauvillers, Leslie Wilmet, Anaïs Pasiphae Gorel, Grace Loubota Pandzou, Simon Lhoest, Quentin Evrard, Manon Authelet, Julie Linchant, Steve N'gama, Fructueux Houngbegnon, Richard Fousséni Fétéké, Romaric Ndonga Makemba, Stéphanie Bonnet, Daphné Handereck, Sébastien Bauwens, Jérôme Périn, Héloïse Dubois, Sandrine Louis, Nils Bourland, Jean-François Gillet, Charles-Albert Pètre, Emile Fonty, Dakis Yaoba Ouedraogo, Barbara Haurez, Achille Bernard Biwolé, Julie Morin-Rivat, Pauline Gillet, Armel Loïc Donkpègan. Merci pour l'atmosphère sympathique dans laquelle vous m'avez permis de travailler.

A mes sœurs aînées, Victoire Melanda, Yvette Berthe Melanda et Zita Espérance Melanda, trouvez ici l'expression de ma reconnaissance pour vos services rendus et qui ont significativement étayé cette thèse.

A mon très cher cadet, Dévauchel Guessamoth, que tu trouves à travers ces petits mots, l'expression de mes vifs remerciements pour tes multiples services rendus. Que ce texte soit également l'expression des conseils et instructions transmis par notre défunt père Geneuil Monogame. Oui, papa, mes larmes ne cessent de couler, tu aurais pu te réjouir de cette thèse.

Enfin, je tiens à adresser toute ma gratitude aux parents (Bakwélé, N'djem, Bakota, Batsangui...) de Brazzaville, Ouessou, Zoulaboth, Miélé-Kouka, Goa, Komo, Sembé, Mèsock, Elogoh, Souanké et Mossendjo, qui ont toujours cru en moi et su que « ma réussite passe par des efforts consentis ». 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 puisé l'indispensable énergie me permettant de mener à bien cette aventure.

Table des matières

Résumé	iii
Abstract	iv
Remerciements.....	v
Table des matières	ix
Liste des figures	xi
Liste des tableaux	xiii
Chapitre 1. Introduction générale.....	1
1.1. Forêts denses humides tropicales d'Afrique centrale : diversité floristique et déterminisme	2
1.2. Impact des activités humaines sur les forêts d'Afrique centrale.....	7
1.3. Cycle sylvigénétique.....	8
1.4. Régénération naturelle.....	10
1.5. Dormance des graines	14
1.6. Tempérament des espèces ligneuses	16
1.7. Etude de la banque de graines du sol des forêts d'Afrique centrale : pertinence, objectif et structuration de la thèse.....	18
Chapitre 2. Explorer la banque de graines du sol pour mieux comprendre la dynamique de régénération des forêts tropicales africaines (synthèse bibliographique).....	21
2.1. Introduction	23
2.2. Définitions de la banque de graines du sol	24
2.3. Dynamique des graines dans le sol	25
2.4. Importance et rôle de la banque de graines du sol dans la conservation, la régénération et la restauration des écosystèmes naturels	28
2.5. Conclusion et perspectives	29
Chapitre 3. Soil seed bank characteristics in two central African forest types and implications for forest restoration	31
3.1. Introduction.....	33
3.2. Material and methods.....	34
3.3. Results.....	39
3.4. Discussion	47
3.5. Conclusion	51
Chapitre 4. Banque de graines du sol et déterminants de la germination du tali, <i>Erythrophleum suaveolens</i> (Guill. & Perr.) Brenan.	53
4.1. Introduction	55
4.2. Matériel et méthodes	56
4.3. Résultats	60
4.4. Discussion	64
4.5. Conclusion.....	67

Chapitre 5. Near Infrared Hyperspectral Imaging and chemometrics for the discrimination of soil seed bank of two central African tree species : <i>Erythrophleum suaveolens</i>, and <i>Erythrophleum ivorense</i>.....	69
5.1. Introduction	71
5.2. Material and methods	72
5.3. Results and discussion	76
5.4. Conclusions	79
Chapitre 6. Synthèse générale, conclusion et perspectives.....	81
6.1. Synthèse générale, conclusion et perspectives.....	82
6.2. Implications des résultats pour la restauration et la régénération des forêts denses humides d'Afrique centrale.....	86
6.3. Conclusion et perspectives.....	89
Références bibliographiques	91
Annexes	129

Liste des figures

Figure 1.1. Principales phytochories d'Afrique (White, 1983)	3
Figure 1.2. Couverture forestière du Bassin du Congo et pertes de couvert entre 2000 et 2012 d'après les données de MODIS Land Cover Type product (Hansen et al., 2013)	5
Figure 1.3. Types de forêts denses humides d'Afrique centrale (Fayolle et al., 2014)	6
Figure 1.4. Cycle sylvigénétique montrant les différentes étapes du développement à partir d'un stade dynamique croissant (ld, lld, etc.) à un stade homéostatique stable avec une croissance minimale (lh, llh etc.) en forêt tropicale au fil du temps (d'après Hallé et al., 1978). (* = perturbation ; d = phase dynamique ; h = phase homéostatique ; les flèches indiquent le sens de l'évolution ; le cycle débute avec la première phase arborescente et pionnière et ne prend pas en compte d'éventuels précurseurs herbacés.	10
Figure 1.5. Stratégies de la banque de graines du sol en région tropicale (Garwood, 1989).14	
Figure 1.6. Six groupes de tempérament de Oldeman et Van Dijk (1991)	17
Figure 2.1. Carte des zones forestières tropicales d'Afrique, adaptée de White (1986), illustrant les sites ayant fait l'objet d'étude de la banque de graines du sol.....	25
Figure 3.1. Location of the two study sites in the forest management units of Mokabi-Dzanga, Rougier Company (<i>Manilkara</i> forest = Mani-F) and Loundoungou, CIB/OLAM Company (<i>Celtis</i> forest = Celt-F).	36
Figure 3.2. Rarefaction curves of the two sites, the <i>Celtis</i> forest (Celt-F)	43
Figure 3.3. Two-dimensional nonmetric multidimensional scaling (NMDS) ordination of soil samples of the two studied forest types	44
Figure 3.4. Evolution of the ratio S_{obs}/S_{Chao2} (S_{obs} = observed species richness; S_{Chao2} = estimated species richness from the bias-corrected S_{Chao2} estimator) along soil layers for the two sites: the <i>Celtis</i> forest (Celt-F) and the <i>Manilkara</i> forest (Mani-F)	45
Figure 4.1. Structures des populations d' <i>Erythrophleum suaveolens</i> au sein des deux types de forêts, forêt à <i>Celtis</i> (F-Celt) et forêt à <i>Manilkara</i> (F-Mani).	60
Figure 4.2. Pourcentage des graines germées (gris), des graines non germées d'apparence saine (gris perle) et des graines altérées (noir) en fonction des différents traitements. Trait.0 = aucun traitement, Trait.1= H ₂ SO ₄ à 95% pendant 20 minutes et Trait.2 = H ₂ SO ₄ à 95% pendant 60 minutes.	62
Figure 5.1. Location of the collection sites of seeds in Cameroon (Ma'an), in Congo (Loundoungou) and in Gabon (Estuaire).	73
Figure 5.2. Near-infrared (NIR) hyperspectral imaging system (courtesy of the Walloon Agricultural Research Center, Belgium).	74
Figure 5.3. a) RBF image of a seed and b) NIR-HIS image of the same seed.	75
Figure 5.4. The set of spectra and mean spectra of the 68 seeds of <i>E. suaveolens</i> and 15 seeds <i>E. ivorens</i>	77
Figure 5.5. Principal component analysis of seeds of <i>E. ivorens</i> and <i>E. suaveolens</i>	78

Liste des tableaux

Tableau 2.1. Exemples de densités de graines en relation avec la profondeur du sol et le type d'habitat en forêt tropicale d'Afrique.....	27
Tableau 2.2. Données de quelques aspects de la banque de graines du sol étudiés en forêt tropicale d'Afrique.....	30
Tableau 3.1. Composition and characteristics of the soil seed banks in the two sites, the <i>Celtis</i> forest and <i>Manilkara</i> forest. Dispersal syndromes: Au = autochory, An = anemochory, Z = zoochory. AD = absolute density, RD = relative density, RF = relative frequency, IVI = Importance Value Index. Temperament: SB = shade-bearer, P = pioneer and NPLD = non-pioneer light-demander. INDVAL = indicator value index and its p-value. The taxa are ordered according to their importance in terms of absolute density (AD).....	40
Tableau 3.2. Soil seed bank characteristics for different soil layers in the two sites. S_{obs} = observed species richness; S_{chao2} = estimated species richness following Chao2 approach; S_{jack1} = estimated species richness following Jackknife 1 approach; % S_{excl} = percentage of exclusive species in each soil layer; Abund.= Mean (\pm SD) of the number of seeds per surface area.....	45
Tableau 3.3. Similarity between soil layers in the <i>Celtis</i> forest (Celt-F) and <i>Manilkara</i> forest (Mani-F). The Sorensen index values are above the diagonal while the Morisita-Horn index values are beneath the diagonal.....	46
Tableau 3.4. A density and diversity characteristic of the tree stands (dbh \geq 10 cm) in the two sites: Celt-F and Mani-F. AD = absolute density (number of stems per hectare), S_{obs} = number of observed species, S_{chao2} = predicted number of species after Chao (1984, 2005). Cs is the Sorensen similarity index calculated for pioneer species present in both compartments (forest stand and soil seed bank).....	47
Tableau 4.1. Description synthétique des deux types de forêts (forêt à <i>Celtis</i> et forêt à <i>Manilkara</i>) (Verelst, 2009 ; Fayolle <i>et al.</i> , 2012 ; Freycon, 2014). En tenant compte des précipitations relevées entre 2000 et 2008 à Ouesso, Impfondo et Mbaïki.....	57
Tableau 4.2. Nombre de graines pour chaque individu et modalités de levée de dormance. Traitement 0 : aucun traitement ; Traitement 1 : H ₂ SO ₄ à 95% pendant 20 minutes ; Traitement 2 : H ₂ SO ₄ à 95% pendant 60 minutes.....	59
Tableau 4.3. Nombre de graines collectées dans les deux types de forêts (forêt à <i>Celtis</i> et forêt à <i>Manilkara</i>) par classe de diamètre (30 = [30-40[, 40 = [40-50[, etc.) et par couche de sol. Les lots de graines utilisées pour les tests de germination proviennent des lots indiqués d'un astérisque.....	61
Tableau 4.4. Prédications et paramètres des modèles linéaires généralisés utilisés, les variables expliquées (probabilités des graines germées, non germées d'apparence saine et altérées) suivant une loi binômiale. ES = Erreur Standard.....	63
Tableau 5.1. Synthetic description of the collection sites of seeds of <i>E. suaveolens</i> and <i>E. ivorenses</i>	73
Tableau 5.2. Results obtained during calibration of the discrimination model constructed with partial least squares discriminant analysis (PLS-DA).	78

Chapitre 1

Introduction générale



1.1. Forêts denses humides tropicales d'Afrique centrale : diversité floristique et déterminisme

Les forêts denses humides tropicales s'étendent entre les deux tropiques (les tropiques du Cancer et du Capricorne), principalement dans le bassin amazonien (Amérique du Sud), le bassin du Congo (Afrique) et les îles du Sud-Est Asiatique (Asie). Les forêts denses humides tropicales d'Afrique centrale constituent le second plus grand massif continu après l'Amazonie. Selon White (1979, 1983), ces forêts se répartissent en deux grands domaines phytogéographiques : le domaine Bas-Guinéen et le domaine Congolais. Le domaine Bas-Guinéen couvre le sud-est du Nigéria, le Cameroun, la Guinée Equatoriale, le Gabon, la République du Congo et le sud de la République Centrafricaine. Le domaine Congolais comprend principalement la zone de forêt dense humide de la République Démocratique du Congo (Figure 1.1). Ces deux domaines sont complétés par le domaine Haut-Guinéen situé en Afrique de l'Ouest, qui regroupe des îlots forestiers aujourd'hui relativement fragmentés. L'ensemble de ces trois domaines est appelé centre régional d'endémisme Guinéo-Congolais (Figure 1.1).

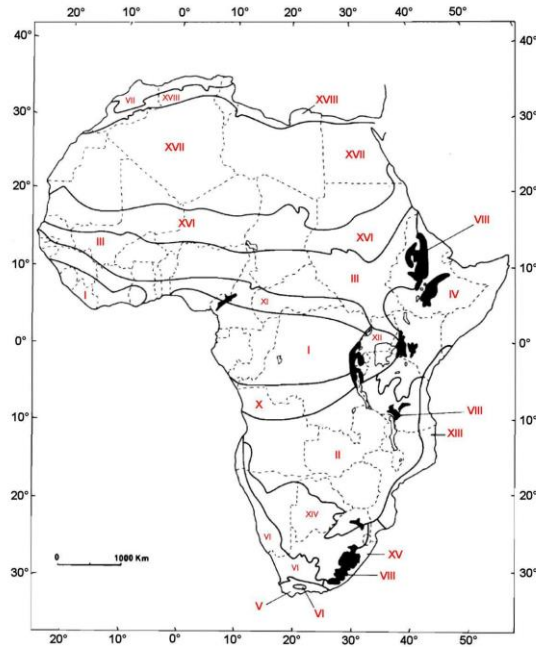


Figure 1.1. Principales phytochories d'Afrique (White, 1983). **I.** Centre régional d'endémisme guinéo-congolais. **II.** Centre régional d'endémisme zambézien. **III.** Centre régional d'endémisme soudanien. **IV.** Centre régional d'endémisme de la Somalie et du pays Masai. **V.** Centre régional d'endémisme du Cap. **VI.** Centre régional d'endémisme du Karoo-Namib. **VII.** Centre régional d'endémisme méditerranéen. **VIII.** Centre régional d'endémisme morcelé afromontagnard, incluant **IX**, la région morcelée afroalpine d'appauvrissement floristique extrême (non figurée séparément). **X.** Zone de transition régionale guinéo-congolaise/zambézienne. **XI.** Zone de transition régionale guinéocongolaise/soudanienne. **XII.** Mosaïque régionale du lac Victoria. **XIII.** Mosaïque régionale de Zanzibar-Inharnbane. **XIV.** Zone de transition régionale Kalahari-Highveld. **XV.** Mosaïque régionale du Tongaland-Pondoland. **XVI.** Zone de transition régionale du Sahel. **XVII.** Zone de transition régionale du Sahara. **XVIII.** Zone de transition régionale méditerranéo-saharienne.

Les forêts denses humides d'Afrique centrale s'étendent sur près de 180 millions ha (Aveling, 2010 ; Hansen et al., 2013 ; de Wasseige et al., 2014) (Figure 1.2). On y distingue quatre principales variantes, à composition floristique et physiologiques variées (White, 1986) :

- **la forêt sempervirente côtière hygrophile**, dont la pluviosité moyenne annuelle est souvent comprise entre 2000 et 3000 mm/an.

L'humidité atmosphérique y est très élevée tout au long de l'année. Elle couvre les plaines côtières en bordure du golfe de Guinée. Les légumineuses et les Burséracées y abondent. La plupart d'espèces d'arbres sont sempervirentes et ne perdent leurs feuilles que par intermittence ou les remplacent immédiatement après la chute. Une saison sèche nuageuse explique le caractère sempervirent de cette forêt (Senterre, 2005 ; Droissart, 2009) ;

- **la forêt semi-sempervirente humide mélangée**, dont la pluviosité moyenne annuelle est comprise le plus souvent entre 1600 et 2000 mm/an. Quelques espèces d'arbres de la canopée sont sempervirentes mais beaucoup sont brièvement décidues (de Namur, 1990). Les Méliacées, les Sapotacées et les Combrétacées y sont notamment abondantes ;
- **la forêt sempervirente à une seule espèce dominante**, elle se rencontre un peu partout sous forme de petits îlots au sein de la forêt semi-sempervirente humide mélangée. Sa superficie totale est faible; les espèces dominantes (une, parfois deux, dans chaque îlot) sont des Fabacées (Césalpinioïdées). Elles renouvellent leur feuillage à peu près constamment tout au long de l'année (Gérard, 1960 ; Hart, 1985) ;
- **la forêt semi-caducifoliée sèche périphérique**, dont la pluviosité est comprise entre 1200 et 1600 mm/an. La plupart d'espèces d'arbres vivant dans la canopée sont décidues et perdent leurs feuilles durant la saison sèche qui est bien marquée. Toutefois, chaque arbre ne reste sans feuillage que pendant une courte période, habituellement quelques semaines. De nombreuses espèces ne sont jamais complètement dénudées, certaines branches renouvelant leur feuillage avant que d'autres branches n'aient perdu le leur. Les Ulmacées y sont fréquentes (Evrard, 1968).

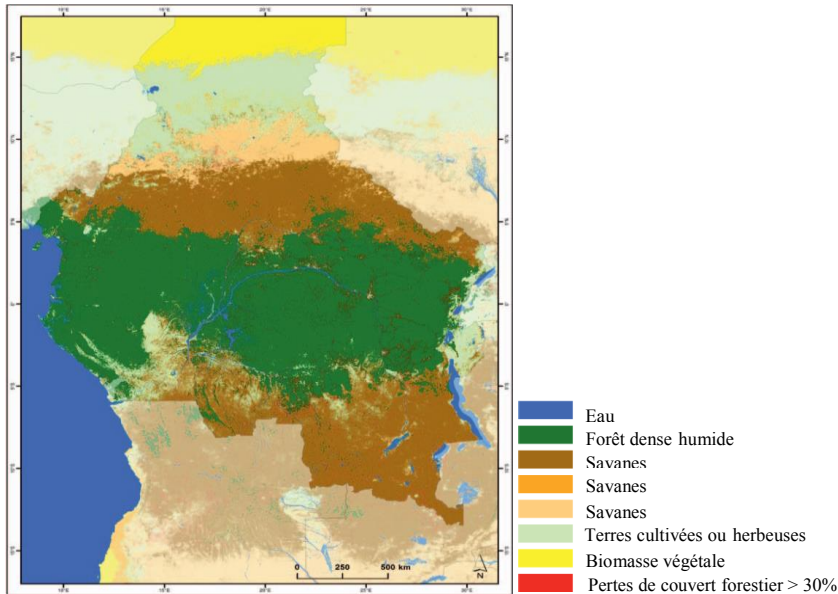


Figure 1.2. Couverture forestière du Bassin du Congo et pertes de couvert entre 2000 et 2012 d'après les données de MODIS Land Cover Type product (Hansen et al., 2013).

Sur base de la structure, de la composition et des caractéristiques fonctionnelles des arbres, Fayolle et al. (2014) répartissent les forêts semi-décidues du domaine bas-guinéen en plusieurs types, dont trois principaux (Figure 1.3) correspondant bien avec les travaux antérieurs réalisés dans le sud-ouest de la République Centrafricaine (Boulvert, 1986 ; Lanly, 1966a ; 1966b), au nord de la République du Congo (Bégué, 1967 ; Guillot, 1981 ; Gillet & Doucet, 2012) et au Cameroun (Letouzey, 1985).

Le type de sol paraît être le principal déterminant de ces types forestiers. Son influence est complétée par celle des facteurs climatiques et l'ampleur des perturbations anthropiques anciennes (remontant jusqu'à 2000-2500 ans) ou récentes (Fayolle et al., 2012 ; Gond et al., 2013). Fayolle et al. (2014) distinguent dans cette région :

- **les forêts à *Celtis***, reposant sur des sols argilo-sableux à sablo-argileux typiques des alluvions, ce sont des sols relativement riches (Fayolle et al., 2012 ; Freycon, 2014). Ces forêts se caractérisent par l'abondance et la fréquence du genre *Celtis*, et des espèces telles que *Triplochiton scleroxylon* (Ayous), *Terminalia superba* (Limba ou Fraké). Elles sont dominées par des arbres majoritairement décidus, héliophiles, à bois peu dense et à croissance rapide. Elles sont présentes à différents stades d'évolution : forêts jeunes, forêts mûres, forêts dégradées dominées par l'espèce pionnière *Musanga cecropioides* ou présentant un déficit de régénération dû à l'envahissement du sous-bois par des lianes et herbacées géantes (Marantacées, Zingibéracées) (Gillet, 2013).

Une part importante de ces forêts a été largement perturbée au cours des derniers millénaires (présence de traces d'activité humaine) (Morin-Rivat et al., 2014 ; Freycon, 2014) (Figure 1.3) ;

- **les forêts à *Manilkara***, reposant sur des sols sableux à argilo-sableux relativement pauvres, typiques des grès de Carnot (Gond et al., 2013 ; Fayolle et al., 2014 ; Freycon, 2014). Elles se caractérisent par l'abondance et la fréquence des genres *Manilkara* et *Staudtia*. Elles sont dominées par des arbres majoritairement sempervirents, tolérants à l'ombrage, à bois dense et à croissance plutôt lente. Au stade mature, leur diversité arborée est aussi élevée que celle des forêts à *Celtis*. Ces forêts ont été peu perturbées au cours des derniers millénaires, elles contiennent peu d'espèces pionnières et sont probablement plus anciennes que les forêts à *Celtis* (Fayolle et al., 2012 ; Freycon, 2014). Là où elles ont été perturbées par les activités humaines, elles sont envahies par des espèces pionnières similaires à celles des forêts à *Celtis* (Figure 1.3) ;
- **les forêts à *Gilbertiodendron***, se développant sur des sols sablo-argileux relativement riches typiques des alluvions. Elles sont surtout présentes à proximité des principaux cours d'eau. Elles sont dominées par l'espèce *Gilbertiodendron dewevrei* (Limballi), espèce sempervirente, à bois dense et croissance lente. Elles ont été peu perturbées dans le passé et contiennent peu d'espèces pionnières (Figure 1.3).

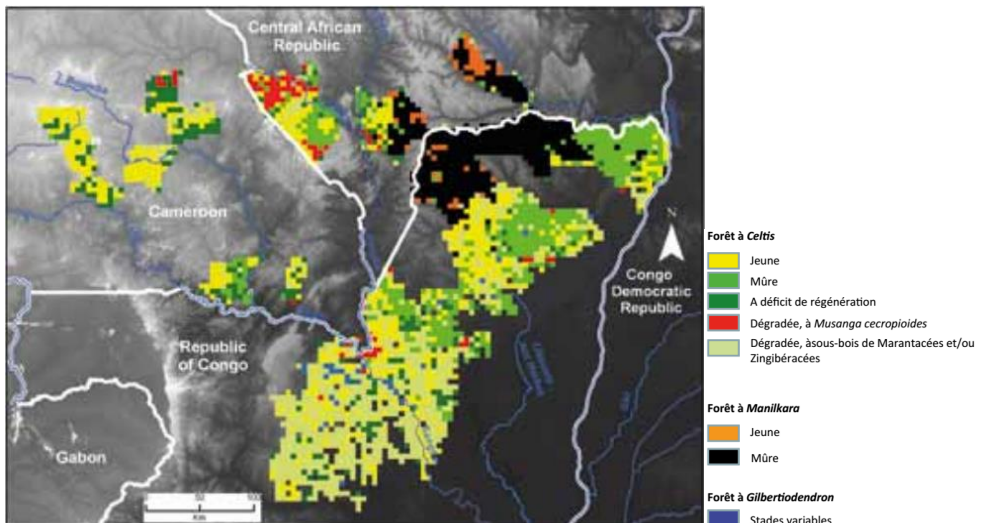


Figure 1.3. Types de forêts denses humides d'Afrique centrale (Fayolle et al., 2014).

Quel que soit le type auquel appartiennent ces forêts, elles rendent de multiples services à l'humanité. Elles sont essentielles pour (i) le stockage du carbone, (ii) la conservation de la biodiversité et (iii) la régulation du cycle de l'eau (de Wasseige et al., 2014).

Elles fournissent des ressources fondamentales (aliments, combustibles, produits forestiers non ligneux,...) à plus de 60 millions de personnes qui y vivent ou résident à proximité (Kahindo, 2011 ; Nasi et al., 2011), tout en leur procurant divers services sociaux et culturels. Ces forêts contribuent aussi indirectement à alimenter 40 millions de personnes qui vivent dans les centres urbains proches de ces domaines forestiers (Biloso, 2008 ; Kahindo, 2011 ; Nasi et al., 2011 ; De Wasseige et al., 2014). Enfin, grâce à l'exploitation du bois d'œuvre, elles sont considérées comme un pourvoyeur important d'emplois via l'exploitation forestière. Ces interactions, récentes ou anciennes, entre les populations humaines et la forêt ont profondément influencé la composition actuelle des forêts.

1.2. Impact des activités humaines sur les forêts d'Afrique centrale

L'histoire des activités humaines et de leur impact sur la composition des forêts d'Afrique centrale a fait l'objet de plusieurs recherches ayant recours à diverses disciplines dont l'anthropologie, l'archéologie, l'anthracologie (Bahuchet & Guillaume, 1979 ; Patin et al., 2009 ; Verdu et al., 2009 ; Batini et al., 2011 ; Verdu & Destro-Bisol, 2012 ; Oslisly et al., 2013a ; Morin-Rivat et al., 2014).

Les données les plus récentes tendent à confirmer l'impact important de l'homme sur les massifs forestiers au cours des derniers millénaires (Lézine & McKey, 2013 ; Oslisly et al., 2013b). Ainsi, Oslisly et al (2013a) retracent quatre phases majeures de changement culturel (à l'exclusion des populations pygmées présentes en Afrique centrale depuis de nombreux millénaires et ayant un impact moins important sur le milieu) :

- l'âge de la pierre et le début de la phase Néolithique, vers 3500 ans BP (before present), marquent l'arrivée et l'installation de populations venant probablement des régions nord du Sahel. Il s'agit vraisemblablement de la première période d'impacts majeures de l'Homme dans les zones forestières via la pratique de l'agriculture sur brûlis (Oslisly et al., 2006 ; Taylor, 2014) ;
- l'âge du fer et la phase Néolithique proprement dite vers 3200 ans BP, se caractérisent par une explosion démographique des populations présentes dans le bassin du Congo avec la fabrication et l'utilisation des hâches, des houes... occasionnant ainsi l'expansion de l'agriculture sur brûlis depuis la côte Atlantique (Gallay et al., 1998 ; Mayor, 2011) ;
- l'âge du fer ancien entre 2800 et 2500 ans BP, marque l'arrivée de deux vagues migratoires d'agriculteurs métallurgistes venus du Nord. La première vague s'est installée vers l'Ouest et la seconde vers l'Est.

Cette dernière vague s'est concentrée dans les zones forestières du bassin du Congo. Ces agriculteurs métallurgistes auraient développé une technologie qui a permis la fabrication d'outils plus efficaces, et par conséquent, l'expansion de l'agriculture itinérante sur brûlis dont les indices correspondent aux couches de charbon présentes dans les sols datées principalement entre 2500 et 1500 BP. Ces défrichements auraient également élargi les zones d'installation des populations humaines dans la forêt (Vansina, 1990). Pour la première fois, les populations humaines auraient laissé des empreintes majeures en zones forestières via leurs activités (Brncic et al., 2007) ;

- l'âge de fer récent entre 1000 et 100 ans BP, se caractérise par l'arrivée d'une dernière vague de nouveaux agriculteurs métallurgistes, se traduisant par une nouvelle explosion démographique. Cette période correspond également à l'arrivée des colons européens qui auraient contraint les populations autrefois installées en zones forestières, à se regrouper le long des axes routiers. Le regroupement aurait permis la maturation des forêts secondaires offrant des conditions moins propices à la régénération des essences héliophiles (Clist, 2005).

Cette dernière vague de migration humaine, aurait donc joué un rôle non négligeable dans la composition et la structure du paysage forestier que nous connaissons aujourd'hui (Gruslin, 2009 ; Oslisly et al., 2013a, 2013b ; Gillet & Doucet, 2013 ; Morin-Rivat et al., 2014).

Ainsi, plusieurs études ont montré que les espèces d'arbres qui dominent les forêts denses humides d'Afrique centrale sont les preuves de successions végétales secondaires inhérentes aux anciens villages, plantations agricoles et incendies anthropiques au cœur des forêts (Hart et al., 1996 ; Fay, 1997 ; Oslisly & White, 2003). Par exemple, la présence de l'espèce héliophile, *Aucoumea klaineana* Pierre. sur toute l'étendue de la forêt sempervieille gabonaise serait la preuve des pratiques ancestrales d'agriculture sur brûlis (Biraud, 1959 ; Doucet, 2003). En forêt semi-décidue, la présence de l'espèce *Erythrophleum suaveolens* (Guill. & Perr.) Brenan (dont il sera question dans la suite du document) serait aussi liée à une régénération importante dans des champs abandonnés par les agriculteurs itinérants vers la fin du 19^{ème} siècle (Morin-Rivat, 2017).

Dans la mesure où ces activités humaines ont modifié la végétation africaine, les forêts tropicales actuelles sont le produit de différentes phases de successions végétales, regroupées sur le vocable de "cycle sylvigénétique".

1.3. Cycle sylvigénétique

Le cycle sylvigénétique (figure 1.4) est le cycle d'évolution naturelle d'une forêt. Il regroupe l'ensemble des processus par lesquels l'architecture de la forêt est construite (Hallé et al., 1978) et se caractérise par des dynamiques successives d'un stade dit pionnier vers un stade dit climacique jusqu'à ce qu'une perturbation permette aux premiers stades de se ré-exprimer (Hallé et al., 1978 ; Riéra & Alexandre, 1988).

Ainsi, la forêt n'apparaît plus comme une entité immuable, mais plutôt comme un peuplement en perpétuel renouvellement mettant en jeu des phases de succession (Withmore, 1975 ; Oldman, 1978 ; Hartshorn, 1978).

Le cycle sylvigénétique débute à la suite de perturbations tels que des chablis, longues inondations, glissements de terrain. Ces perturbations vont créer au sein des formations naturelles, des trouées de tailles variables en fonction de l'intensité des facteurs intervenant (Oldman & Van Dijk, 1991; Durrieu de Madron, 1993).

Deux principales phases végétales vont se succéder dans ces trouées. La première est dénommée **phase dynamique** (Hallé et al., 1978 ; Oldman & Van Dijk, 1991 ; Puig, 2001). Au cours de cette phase, les espèces ayant d'importants besoins en lumière vont coloniser de façon rapide le milieu. La plupart de ces espèces est issue de la banque de graines du sol (voir 1.4) et ont des graines dormantes (voir 1.5). La croissance rapide de ces espèces colonisatrices peut entraîner la fermeture de la canopée après 5 à 10 ans (Oliver & Larson, 1990). Une fois la canopée fermée et étant donné que la disponibilité en lumière du sous-étage va régresser, les populations d'arbustes, de lianes et d'arbres intolérants à l'ombre diminuera alors que celle des espèces tolérant l'ombrage augmentera.

La deuxième phase est appelée **phase homéostatique** (Hallé et al., 1978), encore appelée stade climacique. Les espèces constitutives de cette phase affichent des similarités biologiques : tolérance à l'ombre dans les premiers stades de développement, héliophiles dans les stades ultérieurs, croissance lente et bois dense et dur (Budowski, 1961). La régénération dans le sous-étage contient des espèces caractéristiques des vieilles forêts issues de la banque de plantules (voir 1.4) (Guariguata et al., 1997 ; Chazdon et al., 1998 ; Denslow & Guzman, 2000).

A ce stade, un chablis peut augmenter la disponibilité en lumière et déclencher un nouveau cycle. Selon Pascal (2003), le chablis est considéré dans cette vision comme le moteur de la sylvigénèse et différents potentiels vont pouvoir s'exprimer, en fonction du degré d'ouverture de la canopée, afin de permettre la régénération naturelle.

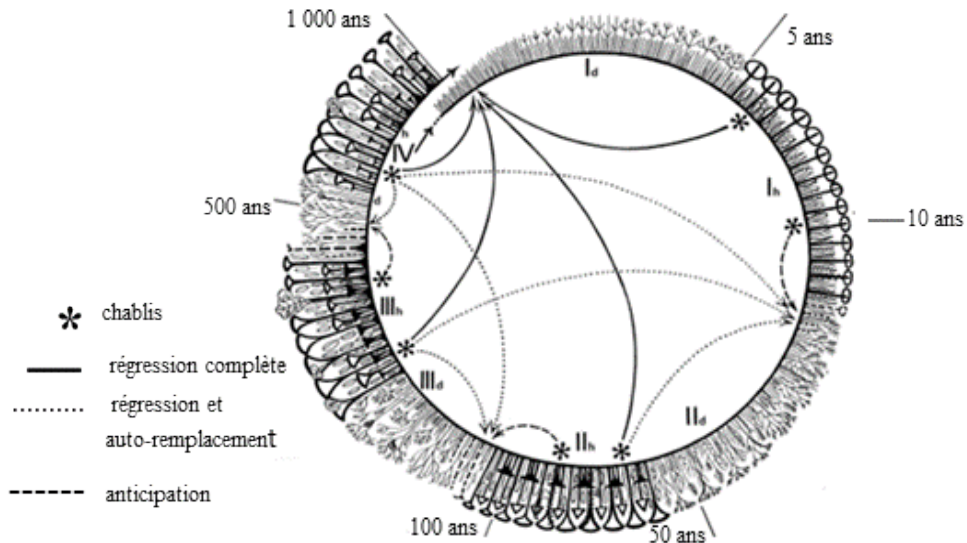


Figure 1.4. Cycle sylvigénétique montrant les différentes étapes d'évolution forestière, par exemple à partir d'un stade dynamique croissant (I_d, II_d, etc.) à un stade homéostatique stable avec une croissance minimale (I_h, II_h etc.) en forêt tropicale au fil du temps (d'après Hallé et al., 1978). (* = perturbation ; d = phase dynamique ; h = phase homéostatique ; les flèches indiquent le sens de l'évolution ; le cycle débute avec la première phase arborescente et pionnière et ne prend pas en compte d'éventuels précurseurs herbacés.

1.4. Régénération naturelle

La régénération naturelle représente le socle de l'équilibre dynamique et démographique des populations végétales. Elle assure non seulement le renouvellement des individus et la pérennité des espèces dans l'écosystème (Forget, 1988), mais aussi le maintien de la diversité dans les forêts tropicales (Dalling et al., 1998 ; Wang & Smith, 2002). La régénération naturelle repose sur l'activation des différents potentiels décrits par Alexandre (1982, 1989) et Lescure et al (1989) : le potentiel végétatif, le potentiel séminal édaphique et le potentiel séminal advectif.

1.4.1. Le potentiel végétatif : banque de plantules et de bourgeons

Le potentiel végétatif regroupe l'ensemble des individus ayant survécu à la perturbation : plantules, arbres et arbustes, plus ou moins traumatisés lors de la chute des arbres. Sa composition floristique est étroitement liée à celle de la couverture initiale ou environnante (Lescure et al., 1989 ; Riéra, 1995).

Après la germination des graines, les plantules font face à des environnements plus ou moins prévisibles et leur développement est également limité par des contraintes intrinsèques (génétiques) (Leck et al., 2008).

Toutefois, la sélection naturelle élimine assez rapidement les individus les moins aptes génétiquement et seules les contraintes abiotiques peuvent conditionner la croissance des plantules. Lorsqu'elles ont réussi à s'établir et à trouver des conditions adéquates, les plantules atteignent l'âge adulte et participent à la reproduction. En forêts tropicales, il est démontré que la probabilité qu'une graine germe et se développe jusqu'au stade plantule est généralement faible (Simpson et al., 1985 ; Leck & Simpson, 1994 ; Bazzaz, 1996). Le stade de plantules est donc un goulot d'étranglement et on suppose que la pression de sélection est élevée (Grubb, 1977 ; Clark & Clark, 1985 ; Hara, 1987 ; Matsuda, 1989 ; Crow, 1992 ; Lomascolo & Aide, 2001 ; Cruz-Rodriguez & Lopez-Mata, 2004 ; Fenner & Thompson, 2005 ; Li et al., 2010).

Par exemple Hall (2008) démontre en République Centrafricaine (dans la réserve de Dzanga-Sangha) que sur 1080 plantules d'*Entandrophragma cylindricum* suivies pendant 6 mois, les premières semaines ont affiché 48% de mortalité par prédation et/ou déracinement par des petits mammifères, 26% par des attaques d'insectes et 13% par la sécheresse.

Newbery et al. (2006b) au Cameroun, ont évalué la survie des plantules (de 1995 à 2002) de trois espèces de Fabacées (Caesalpinioïdées) : *Microberlinia bisulcata* A. Chev. ; *Tetraberlinia bifoliolata* (Harms) Hauman et *Tetraberlinia moreliana* Aubrev. Le nombre de plantules au début de l'expérimentation était respectivement de 391, 209 et 360 pour *M. bisulcata*, *T. moreliana* et *T. bifoliolata*.

Globalement, la croissance de toutes les espèces était lente pendant les quatre premières années de suivi. Seule l'espèce *T. moreliana* a affiché un pourcentage de survie de 63%, alors que celui des autres espèces était de 11% à 17%.

Les plantules capables de survivre dans le sous-bois appartiennent à des espèces sciaphiles ou du moins tolérant l'ombrage (Forcier, 1975 ; Whitmore, 1984). Grime (1979) a appelé une telle population de plantules persistantes, la "**banque de plantules**".

Cette banque de plantules s'accompagne d'une « **banque de bourgeons** ». D'après Klimesova et Klimes (2007), la banque de bourgeons comprend tous les bourgeons axillaires et adventices viables sur une plante et susceptibles de participer à la régénération végétative. La banque de bourgeons ne devrait pas être négligée dans les études portant sur la réaction des plantes aux perturbations au niveau des individus, des populations et des communautés végétales (Harper, 1977 ; Klimesova & Klimes, 2006). Il a en effet été démontré que les repousses des méristèmes de réserve participent activement à la régénération dans des habitats perturbés (Noble & Slatyer, 1980 ; van der Meijden et al., 1988 ; Bond & Midgley, 2001).

1.4.2. Potentiel séminal advectif : pluie de graines

La pluie de graines est l'ensemble des graines arrivant au sol via divers modes de dispersion (Riéra, 1995). Elle dépend de la composition floristique environnante et de la phénologie (Drake, 1998 ; Moles & Drake, 1999 ; Hamilton, 1999).

Elle est cruciale pour la régénération des forêts tropicales (Hagner, 1965 ; Alexander, 1969 ; Clark et al., 1999) et peut fournir des informations utiles sur l'abondance, la distribution spatiale, la densité et la richesse des espèces (Holl, 1999).

La régénération naturelle via la pluie de graines est le résultat de la combinaison des deux groupes de graines (Harms et al., 2000 ; Barbosa & Pizo, 2006). Martinez-Ramos et Soto-Castro (1993) distinguent : (i) les graines produites localement (graines locales) et (ii) celles transportées par les agents de dispersion (graines allogènes). Melo et al. (2006) ont montré que la régénération issue des graines allogènes contribue à accroître la diversité végétale.

Dans les forêts tropicales d'Asie et d'Amérique, de nombreuses études ont quantifié la composition de la pluie de graines en lien avec les perturbations et l'âge de la végétation (Augspurger & Franson, 1988 ; Hopkins et al., 1990 ; Quintana-Ascencio et al., 1996). D'autres travaux ont aussi évalué la similarité entre pluie de graines et végétation environnante (Drake, 1998 ; Moles & Drake, 1999 ; Pakeman & Small, 2005).

Il existe peu d'études portant sur la pluie de graines en forêt tropicale d'Afrique centrale. Au Cameroun, on retiendra les travaux de Hardesty et Parker (2002) dans la réserve du Dja. Dans cette étude, plus de 200 taxons, avec une densité moyenne de 297 graines/m²/an, ont été dénombrés. Dans la même zone, Clark et al. (2001) ont trouvé une densité moyenne de 205 graines/m²/an. Dans une forêt secondaire au Sud-ouest du Cameroun, Carrière et al. (2002) ont mis en évidence une pluie de graines allogènes représentant environ 73,6% de la pluie totale de graines, la plupart étant transportées par des animaux.

1.4.3. Potentiel séminal édaphique : banque de graines du sol

Dans de nombreux cas, les graines à forte teneur en eau et à téguments perméables des espèces d'arbres de forêts denses humides germent après un délai de quelques jours. Seules quelques espèces mettent de nombreuses semaines voire une ou plusieurs années (Garwood, 1989 ; Baskin & Baskin, 1998 ; Baraloto, 2001). Ces dernières sont dites dormantes (voir 1.5).

Ce comportement contrasté des graines peut être en lien avec les facteurs conditionnant la germination (Baraloto, 2003). Cette fraction de graines persistantes, capables de rester plus ou moins longtemps dans le sol, constitue *in fine* ce qui est communément nommé banque de graines ou potentiel séminal édaphique (Lang, 1996). Le potentiel séminal édaphique est constitué par des graines stockées dans le sol avant l'ouverture de la voûte forestière (Lescure et al., 1989). Comme la pluie de graines, la banque de graines du sol joue un rôle significatif dans la régénération naturelle des forêts tropicales et il est souvent difficile de démêler les contributions relatives de ces deux voies de régénération naturelle (Pakeman & Small, 2005).

La banque de graines du sol inclut des espèces ayant des graines dormantes d'espèces pionnières et non-pionnières, bien que les premières soient généralement les plus abondantes (Baraloto, 2001).

En région tropicale, Garwood (1989) a établi une classification basée sur l'évolution de la germination et le mode temporel de dispersion des graines (Figure 1.5). On y distingue cinq catégories de banque de graines du sol :

- **banque de graines éphémères**, constituée de graines de courte durée de vie, non dormantes, et dispersées pendant une courte période durant l'année (panneau A, figure 1.5). Pour certaines espèces sciaphiles appartenant à ce groupe, la banque de graines est remplacée par une banque de plantules (panneau B, figure 1.5) ;
- **banque de graines éphémères et saisonnières** : il s'agit de graines dormantes de façon saisonnière avec une longévité intermédiaire. Elles sont dispersées pendant une courte ou longue période (panneau F ; figure 1.5) ;
- **banque de graines éphémères retardées** qui comprend les graines ayant un délai de germination (souvent asynchrone) non associé avec les conditions défavorables saisonnières. Certaines graines peuvent rester dans le sol pendant 1 à 2 ans (panneau G ; figure 1.5) ;
- **banque de graines persistantes** rassemblant des graines à longue durée de vie, et dispersées pendant une courte ou longue période. Les dormances saisonnières peuvent être imposées sur des banques de graines persistantes (panneaux C et D ; figure 1.5) ;
- **banque de graines pseudo-persistantes** regroupant les graines de courte durée de vie, non dormantes, et dispersées continuellement à travers l'année (panneau E ; figure 1.5).

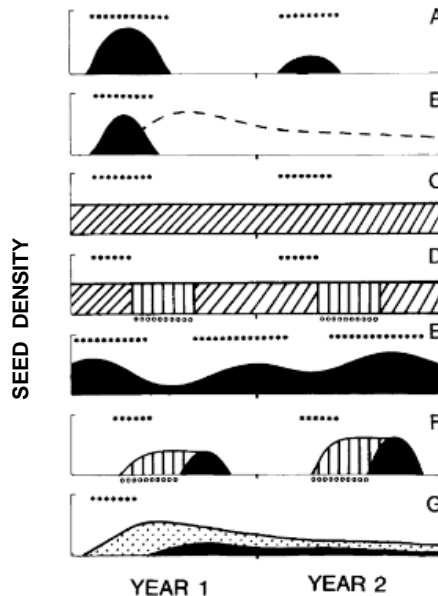


Figure 1.5. Stratégies de la banque de graines du sol en région tropicale (Garwood, 1989). (A) Banque de graines éphémères. (B) Banque de graines éphémères remplacée par une banque de plantules. (C) Banque de graines persistantes. (D) Banque de graines persistantes avec une période de dormance saisonnière. (E) Banque de graines pseudo-persistantes dont la taille fluctue. (F) Banque de graines éphémères et saisonnières. (G) Banque de graines avec retard de germination. La période de fructification est indiquée par des astérisques au-dessus du panneau, la période sèche par de petits cercles, la banque de plantules par des tirets, les graines non dormantes prêtes à germer par des zones noires, les graines avec une dormance saisonnière par des lignes verticales, les graines avec une dormance facultative sous la canopée forestière par des lignes obliques, et les graines avec un retard de germination par des zones remplies de points.

Selon Baskin et Baskin (2003), la banque de graines du sol suppose intrinsèquement l'existence d'une forme quelconque de dormance des graines. Ainsi, ce sont principalement les graines dites "orthodoxes" qui composent la banque de graines du sol (Baskin & Baskin, 2004).

1.5. Dormance des graines

La dormance désigne une caractéristique physique ou physiologique de la graine qui empêche la germination lorsque les conditions environnementales sont propices à la germination (Baskin & Baskin, 2004). Selon Baskin & Baskin (1998), les graines qui requièrent plus de 4 semaines avant de germer sont considérées comme dormantes.

Toutefois, Finch-Savage et Leubner-Metzger (2006) rappellent que les graines peuvent persister dans un état non dormant en attendant la stimulation de la germination. La proportion d'espèces tropicales avec des graines dormantes varie avec le type de végétation, et elle tend à augmenter avec une diminution de la température et/ou des précipitations (Baskin & Baskin, 1998). La graine à maturité présente deux grands types de dormance : la dormance endogène (causée par l'embryon) et la dormance exogène (causée par la structure de la graine) (Bekker et al., 2003 ; Honda, 2008 ; Bradshaw et al., 2011 ; Long et al., 2008, 2015). Ils se différencient sur base d'une part du stade de développement de l'embryon et de sa dormance physiologique et d'autre part de la perméabilité à l'eau des téguments (Nikolaeva, 2004). Baskin et Baskin (1998 ; 2004) ont proposé une classification comprenant cinq types de dormance des graines :

- **la dormance physiologique**, causée par l'inhibition physiologique des mécanismes de germination dans l'embryon. Celui-ci est dormant et entièrement développé. C'est aussi la dormance au cours de laquelle l'équilibre des hormones endogènes empêche la germination ;
- **la dormance morphologique** est causée par un embryon sous développé (en termes de taille). L'embryon n'est pas (physiologiquement) dormant, mais a besoin de temps pour croître et germer. D'après Baskin et Baskin (2004), cette forme de dormance est présente chez les *Magnoliaceae*, les *Degeneriaceae*, les *Winteraceae*, les *Lactoridaceae*, les *Canellaceae* et les *Annonaceae* ;
- **la dormance morpho-physiologique** se caractérise par un embryon sous développé ou trop petit et par une inhibition physiologique des mécanismes de germination dans l'embryon. La croissance de l'embryon et la levée de la dormance ont besoin de se produire pour la germination ;
- **la dormance physique** est causée par un tégument imperméable à l'eau. L'embryon est entièrement développé et non dormant.

Selon Baskin et Baskin (2004), cette dormance est particulièrement présente chez les familles suivantes : *Anacardiaceae*, *Cannaceae*, *Convolvulaceae*, *Cucurbitaceae*, *Geraniaceae*, *Leguminosae*, *Malvaceae*, *Nympheaceae*, *Rhamnaceae*, *Sapindaceae*, *Sterculiaceae* et *Tiliaceae* (Ooi et al., 2014 ; Peguero & Espelta, 2014) ;

- **la dormance physique et physiologique** causée par un tégument imperméable à l'eau et une inhibition physiologique des mécanismes de germination dans l'embryon. Celui-ci est dormant et entièrement développé (Vleeshouwers et al., 1995).

Les trois premiers types se rencontrent plus fréquemment dans les forêts sempervirentes que dans les forêts semi-sempervirentes où la dormance physique est plus répandue (Baskin & Baskin, 2005).

Dans la nature, plusieurs facteurs contribuent à lever la dormance physique : l'alternance de chaleur et de froid ou d'humidité et de sécheresse, le feu, le passage dans le système digestif des animaux, l'activité des organismes du sol, des champignons, des termites ou d'autres insectes (Baraloto, 2003).

En pépinière, des traitements artificiels peuvent être appliqués pour imiter les facteurs naturels, ils se divisent en trois catégories :

- traitements physiques : trempage dans l'eau froide ou bouillante, stratification dans des substrats humides ;
- traitements chimiques : attaque de l'enveloppe de la graine par des acides ou des bases ;
- traitements mécaniques : extraction de la graine de son enveloppe, scarification,... (De La Mensbruge, 1966 ; Willan, 1992).

La plupart des espèces ayant des dormances tégumentaires (dormance physique) ont un tempérament héliophiles, alors que d'autres types de dormance, embryonnaire par exemple (Moupela et al., 2013) peuvent se traduire par d'autres tempéraments.

1.6. Tempérament des espèces ligneuses

Les espèces d'arbres se distinguent entre elles selon la nature et la quantité des ressources biotiques et abiotiques qu'elles utilisent pour accomplir leur cycle de vie. Le tempérament est défini par Oldeman et Van Dijk (1991) comme étant l'ensemble des réactions de croissance et de développement que présente une plante au sein d'un environnement donné durant son cycle de vie.

La lumière étant l'un des principaux facteurs conditionnant l'optimum de croissance des essences forestières (Markestijn & Poorter, 2009), le terme « tempérament » est souvent utilisé dans un sens plus restrictif, en le limitant à une seule dimension de l'environnement, à savoir les besoins en lumière (Oldeman & Van Dijk, 1991) (Figure 1.6). Plusieurs classifications des besoins en lumière existent.

Hopkins et al. (1977) ont classé les espèces tropicales en trois grands groupes en fonction de leurs stratégies de survie et de leur rôle dans le processus de succession.

Il s'agit des : (i) espèces pionnières à courte durée de vie qui amorcent le processus de régénération dans les zones perturbées à moyenne ou grande échelle ; (ii) espèces héliophiles longévives qui dominent les forêts secondaires âgées, mais peuvent aussi être disséminées dans les forêts matures du fait d'une longévité comparable à celle des espèces de type climaciques ; (iii) espèces de forêt mature généralement rencontrées au stade climacique en fin de succession végétale.

En se basant sur la pluie de graines et le développement des plantules suivant les conditions de lumière, Oldeman et Van Dijk (1991) ont proposé une classification basée sur six groupes (Figure 1.6) :

- *hard strugglers* : ce sont les espèces dont la tolérance à l'ombre reste élevée durant le cycle de vie. Elles peuvent se développer en vieilles forêts avec une canopée fermée.

Les augmentations des niveaux de luminosité peuvent leur être bénéfiques mais ne sont pas indispensables. Néanmoins, l'exposition soudaine à une importante luminosité peut s'avérer fatale ;

- *strugglers* : ce sont des espèces tolérant l'ombre dans les jeunes stades de développement, mais qui le sont moins dans les stades suivants. L'exposition à une importante luminosité des plantules est souvent nuisible ;
- *gambling strugglers* : englobent les espèces dont les plantules sont tolérantes à l'ombre mais qui ont besoin d'une phase de lumière pour poursuivre leur développement. Ces espèces terminent leur cycle de vie sous la canopée ;
- *struggling gamblers* : sont des espèces dont les plantules sont tolérantes à l'ombre. Mais, leurs juvéniles passent rapidement à la phase de développement demandant de la lumière. Elles complètent leur cycle de vie dans la canopée supérieure en forêt mature ;
- *gamblers* : regroupent les espèces dont les plantules et juvéniles ne tolèrent pas l'ombre, mais peuvent survivre plus tard sous une certaine quantité d'ombre. Hawthorne (1995) qualifie cette catégorie de "cryptopionnière" ;
- *hard gamblers* : il s'agit d'espèces ayant besoin de lumière tout au long de leur cycle de développement.

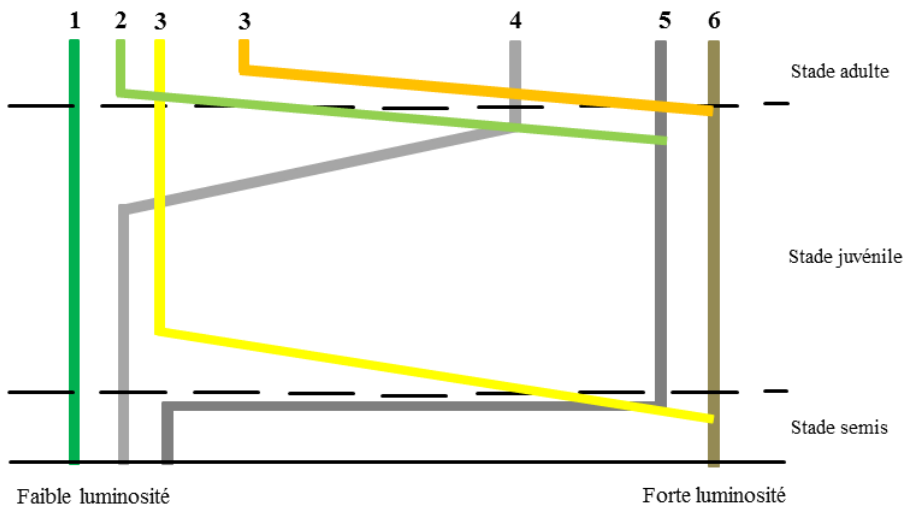


Figure 1.6. Six groupes de tempérament de Oldeman et Van Dijk (1991). 1) hard strugglers, 2) gambling strugglers, 3) gamblers, 4) strugglers, 5) struggling gamblers et 6) hard gamblers. L'épaisseur du trait correspond à la fréquence relative du tempérament en forêt dense tropicale. Chaque tempérament peut rester constant du semis à l'adulte (hard strugglers ou hard gamblers) ou l'espèce peut changer sa tolérance vis-à-vis de l'ombrage à un stade de son développement.

Doucet (2003) souligne que l'existence de tempéraments intermédiaires entre ceux proposés par Oldeman et Van Dijk (1991) pourrait mieux s'illustrer par "des plages de développement" que par des courbes.

Il définit à cet effet cinq classes de tempérament, principalement pour les espèces commerciales en fonction des structures de population en forêt mature :

- *Les héliophiles strictes*, il s'agit d'espèces caractérisées par l'absence de régénération en forêt mature. Elles appartiennent au groupe des *hard gamblers* de Oldeman et Van Dijk (1991), et présentent en forêt mature une distribution en "cloches" (ou par vagues) qui correspondent aux périodes de colonisation ;
- *Les héliophiles modérés*, regroupent des espèces également caractérisées par une structure de population en cloche. Cette classe correspond au groupe des *struggling gamblers* de Oldeman et Van Dijk (1991). La jeune plantule semble préférer un couvert léger pour s'installer, mais requiert rapidement une ouverture du couvert pour poursuivre son développement ;
- *Les semi-héliophiles* sont constitués d'espèces dont la structure de population suit une courbe décroissante, plus ou moins étalée et dotée de « bosses » en forêt mature. Ce tempérament serait intermédiaire entre les groupes *strugglers* et *struggling gamblers* de la classification de Oldeman et Van Dijk (1991). Les plantules peuvent subsister et même croître dans le sous-bois pour autant que celui-ci ne soit pas trop fermé ;
- *Les sciaphiles, ou tolérantes à l'ombrage*, modérés, rassemblent les espèces qui émergent du peuplement lorsqu'elles atteignent la maturité. Les espèces ayant ce tempérament correspondent aux *strugglers* d'Oldeman et Van Dijk (1991). Elles possèdent une structure de population qui s'apparente à une exponentielle décroissante en forêt mature. Les jeunes plants sont souvent abondants dans le sous-bois où ils grandissent plus ou moins rapidement selon le degré d'ouverture de la canopée ;
- *Les sciaphiles strictes, ou tolérantes à l'ombrage*, sont des espèces présentant une structure de population avec une allure de "J" inversé en forêt mature. Elles atteignent leur optimum de développement dans les sous étages. Il s'agit des *hard strugglers* selon Oldeman et Van Dijk (1991).

1.7. Etude de la banque de graines du sol des forêts d'Afrique centrale : pertinence, objectif et structuration de la thèse

Les forêts denses humides tropicales regroupent des écosystèmes diversifiés dont l'histoire, la structure et le fonctionnement restent encore peu connus. Ce manque de connaissances constitue un handicap majeur à l'élaboration et la mise en œuvre de stratégies efficaces pour leur gestion durable.

Aujourd'hui, les données existant notamment en anthracologie, archéologie et palynologie font état du passé perturbé de ces forêts du fait notamment des activités anthropiques (Maley, 2001a ; Van Gemerden et al., 2003 ; Oslisly et al., 2013a; Morin-Rivat et al., 2014).

Ces facteurs ont profondément façonné la diversité génétique, la structure et la composition ainsi que la dynamique de régénération des forêts tropicales denses humides (Karsenty & Gourlet-Fleury, 2006 ; Born et al., 2008 ; Hardy et al., 2013 ; Gond et al., 2013 ; Gourlet-Fleury et al., 2013).

A ce jour, les investigations sur la dynamique de régénération (processus à la base de la reconstitution de la forêt) intègrent peu la composante "banque de graines du sol" qui constitue un réservoir de semences et reflète la composition floristique de la végétation d'un lieu en un temps donné (Baker, 1989).

La connaissance de la densité et la diversité de la banque de graines du sol pourrait fournir de précieuses données non seulement sur l'histoire de perturbation des forêts mais également sur le potentiel de résilience de celles-ci (Garwood, 1989 ; Warr et al., 1993).

En Afrique centrale, les seuls travaux de recherche disponibles à notre connaissance sur la banque de graines du sol sont ceux de Daïnou et al. (2011) et Zebaze Dongmo (2014), tous deux effectués à l'Est du Cameroun. Ces auteurs s'étaient limités aux cinq premiers centimètres du sol alors que d'autres travaux menés en Afrique de l'Ouest et de l'Est, ont mis en évidence l'existence de graines dormantes dans le sol plus en profondeur (voir chapitre 2) (Epp, 1987 ; Oke et al., 2009 ; Dike & Nwosu, 2013).

Leur prise en compte est donc nécessaire afin de mieux caractériser la banque de graines du sol des forêts d'Afrique centrale. *En sus*, à ce jour, il n'existe pas d'études en Afrique (i) traitant de la levée de dormance de la banque de graines du sol et (ii) utilisant des technologies modernes, par exemple de télédétection optique pour faciliter l'identification des espèces présentes dans la banque de graines du sol.

En conséquence, la présente thèse utilise une approche pluridisciplinaire, combinant l'écologie, la botanique et le système d'imagerie hyperspectrale proche infrarouge, afin d'améliorer les connaissances sur le rôle de la banque de graines du sol dans la régénération des forêts denses humides d'Afrique centrale.

Quatre questions sont posées dans ce travail :

- Quel est l'état de l'art sur la banque de graines du sol des forêts tropicales africaines en vue de définir des stratégies de conservation, de gestion et/ou de restauration efficaces ?
- Les types de végétation en lien avec les facteurs édaphiques peuvent-ils influencer la densité et la diversité spécifiques de la banque de graines des sols forestiers d'Afrique centrale ?
- Considérant la gestion des populations d'espèces produisant du bois d'œuvre et possédant des graines dormantes, quelle est l'aptitude des graines à persister dans la banque du sol ?
- Est-il possible de développer une nouvelle technologie efficace et rapide basée sur le système d'imagerie hyperspectrale proche infrarouge pour identifier la banque de graines du sol ?

Cette thèse est structurée en six chapitres qui tentent de répondre aux questions précédemment évoquées.

Le chapitre 1, présente l'introduction générale.

Le chapitre 2, publié dans la revue *Biotechnologie, Agronomie, Société et Environnement* (BASE), dresse une synthèse des connaissances acquises sur la banque de graines du sol des forêts tropicales africaines. Il focalise plus particulièrement sur les forêts denses humides d'Afrique centrale.

Le chapitre 3, publié dans la revue *Forest Ecology and Management* (FEM), évalue les caractéristiques de la banque de graines du sol et tente d'expliquer sa composition floristique selon les couches de sol dans deux types de forêts du Nord-Congo. Ces deux types se développent sur des sols différents et ont connu différents niveaux d'anthropisation par le passé.

Le chapitre 4, accepté par la revue *Bois et Forêts des Tropiques* (BFT), quantifie l'abondance de la banque de graines du sol d'une essence héliophile commerciale : la tali (*Erythrophleum suaveolens*).

Cette espèce ayant été retrouvée quasi exclusivement dans la banque du sol d'un des deux types forestiers précédents, ce chapitre tente de comprendre les facteurs pouvant l'expliquer.

A ce titre, il se focalise sur la variabilité de l'abondance de graines dans le sol et les mécanismes intervenant dans la levée de dormance de ses graines.

Le chapitre 5 (en finalisation pour soumission) garde le même modèle biologique que le chapitre précédent. Il évalue la capacité du système d'imagerie hyperspectrale proche infrarouge à identifier la banque de graines du sol d'*Erythrophleum suaveolens* et de son espèce sœur *E. ivorense*.

Enfin, le chapitre 6 dresse une discussion générale qui synthétise les résultats majeurs obtenus et mentionne les implications en termes de gestion. Il se termine par des perspectives pour de futures recherches.

Chapitre 2

Explorer la banque de graines du sol pour mieux comprendre la dynamique de régénération des forêts tropicales africaines (synthèse bibliographique)

Le présent chapitre fait le point sur les connaissances acquises sur la banque de graines du sol des forêts tropicales africaines jusqu'en 2014. Il met plus particulièrement l'accent sur les forêts denses humides d'Afrique centrale. Le chapitre 2 est publié selon la référence:

Douh, C., Daïnou, K., Loumeto, J.J., Fayolle, A., Doucet, J.-L., 2014. Explorer la banque de graines du sol pour mieux comprendre la dynamique de régénération des forêts tropicales africaines (synthèse bibliographique). *Biotechnologie, Agronomie, Société et Environnement*. **18**, 558-565.

Chauvelin Douh, Kasso Daïnou, Jean Joël Loumeto, Adeline Fayolle et Jean-Louis Doucet

Résumé

La banque de graines du sol des forêts denses humides africaines a été très peu étudiée, alors qu'elle pourrait jouer un rôle déterminant dans les cycles sylvigénétiques naturels. Elle pourrait également être avantageusement utilisée dans les programmes de restauration, à l'instar de ce qui se fait sur d'autres continents. La présente synthèse bibliographique fait le point sur les connaissances actuelles relatives à la banque de graines du sol, en mettant l'accent sur le continent africain. Elle montre qu'une meilleure caractérisation de la banque de graines du sol des différentes communautés végétales constituerait une contribution notable pour la gestion durable des forêts tropicales d'Afrique.

Mots-clés. Régénération naturelle, reconstitution forestière, stock semencier du sol, Afrique.



2.1. Introduction

La régénération est un élément fondamental de la dynamique des écosystèmes tropicaux et de la restauration des terres forestières (Bakker et al., 2000). Le terme « régénération » est fréquemment utilisé, mais les définitions varient tant par rapport à l'élément pris en compte que par les processus mis en jeu et les échelles spatio-temporelles considérées. Ainsi, les forestiers considèrent la régénération comme l'ensemble des individus juvéniles du sous-bois des espèces arborescentes (Rollet, 1981). Cette définition se base sur ce qui est observable et dénombrable. En termes de démographie des populations, elle représente une vision du peuplement futur. Pour les écologues, la régénération est souvent perçue comme un ensemble de processus permettant à terme la reconstitution de la forêt (Alexandre et al., 1982). Après perturbation, les forêts peuvent se régénérer *via* trois compartiments :

- le potentiel végétatif, qui correspond à la capacité des plantes à rejeter des souches ou à drageonner à partir des organes souterrains, il s'agit de régénération par voie de multiplication végétative ;
- le potentiel séminal advectionnel, qui correspond aux graines déposées sur le sol, il s'agit de la pluie de graines ;
- le potentiel séminal édaphique, qui correspond à la banque de graines du sol (Tesfaye et al., 2010).

De ces trois composantes, la banque de graines du sol est certainement le compartiment le moins bien documenté, surtout dans les formations forestières (Garwood, 1989). Pourtant, la connaissance de la richesse, de la diversité et de l'abondance de la banque de graines du sol des forêts tropicales africaines pourrait être une source importante de régénération naturelle, notamment dans les forêts exploitées qui représentent 26 % du couvert forestiers d'Afrique centrale (Cheke et al., 1979 ; de Wasseige et al., 2009).

La présente synthèse bibliographique ambitionne de dresser l'état des connaissances actuelles sur la banque de graines du sol des forêts tropicales, plus spécifiquement africaines. La banque de graines du sol sera d'abord définie et ses caractéristiques précisées. Ensuite, l'importance de la banque de graines du sol dans la conservation, la régénération et la restauration des écosystèmes naturels sera abordée. Ces éléments permettront finalement de cerner et d'identifier les aspects nécessitant davantage d'investigations scientifiques dans le contexte des forêts denses humides africaines.

La recherche bibliographique ayant alimenté le présent document a été opérée *via* le moteur de recherche « *Google Scholar* » en utilisant les mots-clés suivants, en différentes combinaisons et énoncés entre guillemets afin de retrouver ces termes exacts : « *soil seed bank* », « *seeds in the soil* », « *seed dormancy* », « *seed viability* », « *african tropical forest* ».

2.2. Définitions de la banque de graines du sol

La banque de graines du sol désigne l'ensemble des graines viables présentes dans le sol (Roberts, 1981). Il s'agit de graines non germées, mais capables de remplacer des plantes adultes qui ont disparu pour différentes raisons (Baker, 1989).

Selon Simpson et al. (1989), la banque de graines du sol comprend également les graines viables présentes dans la litière et dans l'humus. Il s'agit de la banque de graines transitoires.

Les questions relatives à la banque de graines du sol ont été posées initialement par Charles Darwin en 1857, lorsqu'il observa de jeunes plants émergeant d'échantillons de sols prélevés dans le fond d'un lac et c'est en 1882 que la première étude scientifique sur ce sujet fut publiée (Christoffoleti et al., 1998). L'importance de la banque de graines du sol n'a néanmoins pris de l'ampleur dans la communauté scientifique qu'après les travaux de Symington (1933) en forêts tropicales de Malaisie. Dans la mesure où la banque de graines du sol suppose intrinsèquement l'existence d'une forme quelconque de dormance des graines constituant (Baskin et al., 2003), ce sont principalement les graines dites « orthodoxes » qui composent la banque du sol. En effet, selon Swaine et al. (1998), les graines se répartissent en deux principaux groupes :

- les graines transitoires ou éphémères, encore appelées « graines récalcitrantes », car elles ne supportent pas la dessiccation et perdent rapidement leur viabilité lorsqu'elles sont stockées, du fait d'une teneur en eau élevée ;
- les graines persistantes ou « graines orthodoxes », qui ont une longue viabilité dans le sol (Dalling et al., 1995).

La composition de la banque de graines du sol est déterminée par la pluie de graines (Simpson et al., 1989). Celle-ci peut être définie comme le stock de graines qui arrivent sur le sol à la suite d'une diversité de modes de dispersion (Pickett et al., 1989). Elle est aussi définie comme l'ensemble des graines ou fruits libérés par une plante-mère, quelles que soient leurs destinées ultérieures en termes de dispersion et de survie (Jensen, 1998).

En d'autres termes, la pluie de graines est constituée aussi bien de graines potentiellement dormantes que de graines récalcitrantes. Ces dernières sont condamnées à émerger rapidement ou à périr, tandis que les premières pourront être stockées durablement dans le sol en attendant des conditions de germination appropriées et/ou que leur dormance soit levée. Ces conditions peuvent survenir lors d'une ouverture de la canopée se traduisant par une modification de la température, de la quantité de lumière arrivant au sol et de sa composition spectrale (Charles-Dominique, 2003). En forêt tropicale, la forte variabilité saisonnière de la banque de graines du sol ne serait que le reflet de variations saisonnières de la pluie de graines (Hardesty et al., 2002).

En forêt tropicale d'Afrique, la plupart des études se sont focalisées sur la composition, la densité et la distribution spatiales de la banque de graines du sol (Figure 2.1). Concernant l'Afrique de l'Est, diverses études ont été publiées, telles que celles de Mekuria et al., 1999 ; Gashaw et al., 2001 ; Tesfaye et al., 2004 ; Alemayehu et al., 2006 ; Kebrom et al., 2006 ; Lemenih et al., 2006.

Les mêmes tendances se dessinent en Afrique de l'Ouest (Epp, 1987 ; Akobundu et al., 2002 ; Honu et al., 2002 ; Wuver et al., 2003 ; Oppong et al., 2006 ; Oladipo et al., 2007 ; Oke et al., 2009 ; Akinyemi et al., 2013 ; Dike et al., 2013) et dans une moindre mesure en Afrique centrale (Daïnou et al., 2011).

Quelques travaux ont concerné la pluie de graines (Clark et al., 2001 ; Carrière et al., 2002 ; Hardesty et al., 2002) mais, à notre connaissance, les relations entre pluie de graines et banque de graines du sol n'ont jamais été étudiées en forêt tropicale d'Afrique.

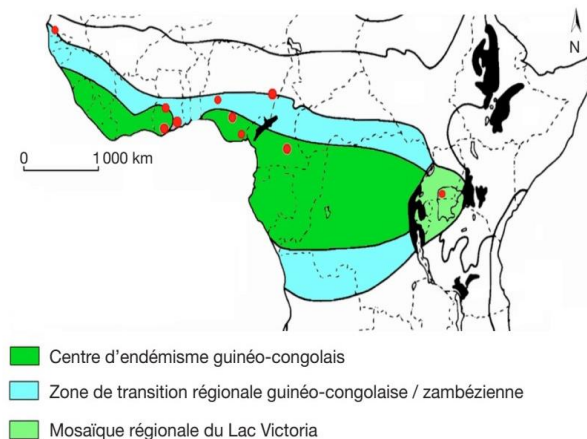


Figure 2.1. Carte des zones forestières tropicales d'Afrique, adaptée de White (1986), illustrant les sites ayant fait l'objet d'étude de la banque de graines du sol (points rouges).

2.3. Dynamique des graines dans le sol

2.3.1. Variabilités spatiale et temporelle

Divers mécanismes d'origines abiotique et biotique contribuent à la formation de la banque de graines du sol. Le fait que l'intensité de ces facteurs puisse significativement varier dans le temps et dans l'espace serait une des premières causes de son hétérogénéité (Plue et al., 2012). L'affaissement du sol autour de racines d'arbres et l'effet « *splash* » des gouttes de pluie recouvrant de terre les petites graines, participent à l'enfouissement des graines (Plue et al., 2012), à l'instar du rôle joué par divers rongeurs, vers de terre et arthropodes.

Concernant ces derniers, il convient de signaler le rôle des disperseurs secondaires comme les bousiers qui déplacent les fèces déposées par les mammifères frugivores et dispersent les graines à courte distance (Feer et al., 2013).

De nombreux autres facteurs expliquent cette hétérogénéité de la composition de la banque de graines, dont le degré d'ouverture de la canopée et la végétation environnante, bien que les données actuelles soient assez contradictoires (Hall et al., 1980).

En milieu forestier tropical africain en particulier, la banque de graines du sol n'est que très partiellement le reflet de la végétation environnante. En général, moins de 20% d'espèces arborescentes sont communes aux deux compartiments. En Afrique de l'Est, Mekuria et al. (2006) n'ont noté que 6% d'espèces communes. Les mêmes tendances se dessinent en Afrique de l'Ouest avec des valeurs comprises entre 4,4 et 11% (Akobundu et al., 2002 ; Oladipo et al., 2007 ; Oke et al., 2009 ; Akinyemi et al., 2013 ; Dike et al., 2013) et en Afrique centrale, de 3,5 à 7,6% (Dainou et al., 2011).

En Amérique et en Asie, divers travaux (Alvarez-Aquino et al., 2005 ; de Camargos et al., 2013 ; dos Santos et al., 2013) indiquent des pourcentages qui n'atteignent guère 40%. Ce constat, *a priori* surprenant, pourrait être expliqué par les faits suivants : Premièrement, les études liant la banque de graines du sol et la végétation se contentent généralement de décrire le peuplement environnant sur une étendue spatiale très limitée, négligeant de ce fait les capacités de dispersion à grande distance *via* la zoochorie, qui concerne 60 à 95 % des espèces tropicales forestières selon Howe et al. (1982) et Beaune et al. (2013).

Par ailleurs, les graines de certains taxons peuvent survivre longtemps dans le sol, alors qu'ils ne seraient plus représentés dans la végétation environnante et inversement. La variabilité pourrait aussi être liée aux stades de la succession végétale.

En effet, bien qu'il existe des graines dormantes dans tous les stades du cycle sylvigénétique (Garwood, 1989), les espèces pionnières des premiers stades de la succession présenteraient davantage de graines dormantes que les espèces des stades ultérieurs (Hall et al., 1980).

Les espèces herbacées dominent dans la végétation exprimée de la banque de graines du sol, que ce soit en Afrique de l'Ouest (98% d'espèces herbacées observées) (Oke et al., 2009 ; Dike et al., 2013), en Afrique de l'Est (78 à 80%) (Gashaw et al., 2001 ; Alemayehu et al., 2006 ; Lemenih et al., 2006) ou en Afrique centrale (39,5%) (Dainou et al., 2011).

Enfin, l'hétérogénéité spatiale de la banque de graines du sol pourrait également être liée aux conditions édaphiques, principalement l'acidité et la porosité du sol, bien que ces influences n'aient été étudiées que dans les zones tropicales d'Asie et d'Amérique (Chen et al., 2013).

En conséquence, la densité de la banque de graines du sol varie fortement d'une étude à l'autre. Une revue bibliographique effectuée par Garwood (1989) indique des densités allant de 25 à plus de 3300 graines par m². Celle effectuée par Skoglund (1992) rapporte des densités de 25 à plus de 6 800 graines par m². La présente revue de littérature fondée sur les forêts tropicales d'Afrique révèle des densités allant de 30 à plus de 9 400 graines par m² (Tableau 2.1).

Tableau 2.1. Exemples de densités de graines en relation avec la profondeur du sol et le type d'habitat en forêt tropicale d'Afrique.

Pays	Type d'écosystème	Densité obtenue (graines par m ²)	Profondeur sondée (cm)	Référence
Nigéria	Forêt tropicale humide	344	0 - 20	Dike et al., 2013
		1 809 ± 201 - 234 ± 20	0 - 30	Akinyemi et al., 2013
	Forêt tropicale de plaine	6 328	0 - 15	Oke et al., 2009
		126 - 732	0 - 10	Akobundu et al. 2002
Éthiopie	Forêt tropicale sèche	1 425 - 13 298	0 - 9	Lemenih et al., 2006
		100 - 4 700	0 - 20	Gashaw et al., 2001
		391 - 7 807	0 - 5	Kebrom et al., 2006
		1 909 - 4 208	0 - 9	Alemayehu et al., 2006
		1 909 - 7 594	0 - 9	Mekuria et al., 2006
		621 ± 15 - 66 ± 2	0 - 9	Tesfaye et al., 2004
		90 ± 32 - 1 278 ± 494	0 - 9	Mekuria et al., 1999
		11 870 ± 3 670	0 - 9	Teketay, 1998
		9 400 - 20 740	0 - 3	Teketay et al., 1997
Ghana	Forêt semi-décidue	2 152	0 - 15	Oppong et al., 2006
	Forêt tropicale humide	46 000	0 - 4	Honu et al., 2002
		8 428	0 - 20	Epp, 1987
		30 - 206	0 - 10	Wuwer et al., 2003
Cameroun	Forêt dense humide	4 - 116	0 - 5	Daïnou et al., 2011

En général, la densité et la richesse floristique de la banque de graines du sol diminuent rapidement avec la profondeur, quel que soit le biotope considéré et ce, jusqu'à 50 cm de profondeur. Garwood (1989) précise que la grande majorité de la banque de graines du sol est concentrée dans les 25 premiers centimètres du sol, avec une meilleure abondance dans les 5 ou 10 premiers centimètres.

2.3.2. *Durée de vie des graines dans la banque du sol*

La durée de vie des graines dans la banque du sol est généralement évaluée par enfouissement expérimental de stocks de semences dans des conteneurs remplis de sols et placés en conditions défavorables de germination (faible luminosité, faible humidité, etc.) ou enterrés dans des sacs poreux placés dans des sols forestiers.

Les stocks de graines sont ensuite exhumés à intervalles de temps réguliers et mis à germer en conditions optimales.

Généralement, la durée de vie des espèces climaciques tend à être moindre que celle des taxons pionniers. Hopkins et al. (1987) ont montré que 60% des graines de 27 espèces pionnières testées étaient toujours viables après deux ans, alors que toutes les semences de 11 espèces de forêts matures avaient perdu leur pouvoir germinatif. Sur la base de tests de germination et de « datation carbone », Dalling et al. (2009) ont montré que des graines de trois pionniers longévifs d'Amérique tropicale, collectées dans les trois premiers centimètres de sol, conservaient leur

viabilité, bien qu'âgées de 18 à 38 ans. Soriano et al. (2014) ont testé la viabilité potentielle au laboratoire et *in situ* (en milieu forestier à 3 cm de profondeur du sol) de 18 espèces. Au laboratoire, les espèces étaient toujours viables après trois périodes de stockage (~3 ans). Et, en milieu forestier, les espèces étaient viables après deux périodes d'enfouissement (~2 ans). Peu d'études ont été menées sur le sujet en Afrique. Teketay et al. (1997) ont montré que sur 8 espèces étudiées par enfouissement à 5 cm de profondeur, *Juniperus procera* Hochst. ex Endl., *Olea europaea* L. et *Podocarpus falcatus* (Thunb.) Endl. ont conservé leur viabilité durant une période de 4 ans. A contrario, Marks et al. (1986), en étudiant selon la même méthodologie 15 espèces d'herbacées, ont mis en évidence une perte de viabilité de 13 d'entre elles avant 15 mois.

La longévité des graines dans la banque du sol dépend de leur taille et de leur morphologie (Schwienbacher et al., 2010). Les graines persistant à long terme sont généralement de petite taille et de forme sphérique. En revanche, les graines transitoires sont souvent plus grandes et ont des formes variables (Bekker et al., 1998). Une petite taille permet une dispersion sur de longues distances (Hammond et al., 1995; Pouvelle et al., 2009).

Par contre, elle présente deux désavantages: une moindre quantité de nutriments stockés et une plus grande difficulté à germer sous une épaisse couche de litière (Westoby et al., 1996).

2.4. Importance et rôle de la banque de graines du sol dans la conservation, la régénération et la restauration des écosystèmes naturels

Plus tolérante aux conditions défavorables que la plante elle-même, la graine dormante joue un rôle crucial dans la conservation et le maintien de la diversité génétique de l'espèce (Blaney et al., 2001). La banque de graines du sol est un élément important de restauration de biodiversité végétale. Elle forme une réserve qui peut s'exprimer lors d'une perturbation du couvert arborescent (Symonides, 1986).

L'importance de cette banque dans le recrutement forestier a été relativement peu étudiée en zone tropicale et la plupart des études ont concerné l'Amérique (Uhl, 1982 ; Young et al., 1987) et l'Asie (Putz et al., 1987; Lawton et al., 1988). Ces études concluent que la taille des trouées forestières jouerait un rôle déterminant dans l'implication de la banque de graines du sol dans les processus de recolonisation forestière. Dans les trouées de petite taille, ce sont surtout les plantules existant avant la survenue de l'ouverture (banque de plantules) qui bénéficieraient de celle-ci. La tendance serait inversée dans les grandes trouées où le recrû n'aurait que peu d'espèces communes avec la banque de plantules, mais serait davantage similaire à la banque de graines du sol (Garwood, 1989).

Les espèces pionnières des premiers stades de la succession végétale produisent beaucoup plus de graines que les espèces de forêt mature et, par conséquent, présenteraient davantage de graines dormantes que les espèces de forêt mature.

Ceci suggère que les forêts secondaires auraient un plus grand potentiel pour la restauration, tant en Amérique et en Asie (Young et al., 1987 ; Han et al., 2012 ; Chen et al., 2013) qu'en Afrique (Hall et al., 1980 ; Teketay, 1998 ; Tesfaye et al., 2004 ; Daïnou et al., 2011). Néanmoins, et bien que ne réfutant pas cette tendance générale, Garwood (1989) rappelle que la dormance n'est pas que l'apanage des graines des premiers stades de la succession et que la proportion de graines dormantes chez les espèces héliophiles longévives, voire tolérantes à l'ombre, n'est pas négligeable dans certaines forêts tropicales.

Toutefois, bien que la banque de graines du sol ait été largement utilisée comme outil de restauration de certaines communautés végétales d'Amérique et d'Asie, très peu d'informations existent sur l'utilisation d'une telle stratégie en milieu forestier tropical africain. Seuls quelques cas peu documentés de restauration de parcs à grumes sont en cours dans plusieurs sociétés forestières (Doucet, comm. pers.).

2.5. Conclusion et perspectives

La présente synthèse bibliographique a dressé un bilan des connaissances actuelles sur la banque de graines du sol des forêts tropicales africaines. Il s'agit d'une démarche comparative avec d'autres régions tropicales, en particulier d'Amérique et d'Asie, où sont menées la plupart des études. Notre revue de littérature montre que la banque de graines du sol joue un rôle important dans la conservation, la régénération et la restauration des écosystèmes et habitats naturels. Par contre, le nombre d'informations disponibles concernant les forêts tropicales africaines demeurent relativement faibles (Tableau 2.2). Il conviendrait d'approfondir les connaissances sur d'autres types de communautés végétales au nombre desquels les forêts denses humides sempervirentes et semi-décidues.

Cette synthèse bibliographique a finalement débouché sur des aspects nécessitant davantage d'investigations scientifiques. Parmi les aspects qui devraient être prioritairement abordés figurent :

- les relations entre la banque de graines du sol et la végétation environnante à une échelle compatible avec le mode de dispersion le plus répandu, à savoir la zoochorie ;
- les variations saisonnières de la banque de graines du sol, en lien avec la pluie de graines et la phénologie des espèces végétales. Étaler les collecteurs de graines pendant une année ou plus serait une procédure envisageable car les périodes de floraison et fructification diffèrent d'une espèce à l'autre ;
- la durée de vie des graines dans différents types de sols et les mécanismes permettant de lever leur dormance. Ce volet pourrait renseigner sur la durée de vie des graines dans le sol en vue de déterminer le cycle de dormance et prédire la dynamique de régénération des taxons forestiers.

Ces paramètres sont autant d'axes de recherche à approfondir pour contribuer à une meilleure appréhension du rôle de la banque de graines du sol dans la dynamique de régénération des forêts tropicales d'Afrique.

Tableau 2.2. Données de quelques aspects de la banque de graines du sol étudiés en forêt tropicale d'Afrique.

Pays	Type d'écosystème	Aspects étudiés	Référence
Cameroun	Forêt dense humide	Caractéristiques de la banque de graines du sol	Dainou et al., 2011
Nigéria	Forêt tropicale humide	Caractéristiques de la banque de graines du sol	Akobundu et al., 2002 ; Mulugeta et al., 2006 ; Dike et al., 2013
		Caractéristiques de la banque de graines du sol de la flore herbacée	Oladipo et al., 2007
		Caractéristiques de la banque de graines du sol d'une espèce cible	Oke et al., 2009
		Composition et densité de la banque de graines du sol	Akinyemi et al., 2013
		Impacts du feu sur la banque de graines du sol	Wuver et al., 2003 ; Tesfaye et al., 2004
Éthiopie	Forêt tropicale sèche	Caractéristiques de la banque de graines du sol	Alemayehu et al., 2006 ; Lemenih et al., 2006
		Composition et densité de la banque de graines du sol	Teketay et al., 1997 ; Teketay, 1998 ; Mekuria et al., 1999 ; Menassie et al., 2001 ; Mekuria et al., 2006
		Similarité entre banque de graines du sol et végétation environnante	Kebrom et al., 2006
Ghana	Forêt tropicale sèche	Caractéristiques de la banque de graines du sol d'une espèce cible	Epp, 1987 ; Honu et al., 2002
		Caractéristiques de la banque de graines du sol dans deux types d'habitat	Hall et al., 1980
	Forêt tropicale humide	Caractéristiques comparatives de la banque de graines du sol	Skoglund, 1992
	Forêt semi-décidue	Caractéristiques de la banque de graines du sol de la flore herbacée	Oppong et al., 2006

Chapitre 3

Soil seed bank characteristics in two central African forest types and implications for forest restoration

Le chapitre 3 tente de remédier aux lacunes mises en exergue dans le chapitre précédent, à savoir : le manque de connaissances sur la banque de graines du sol des forêts denses humides africaines. A cette fin, il se focalise sur deux types forestiers croissant dans des conditions climatiques proches mais sur des substrats géologiques différents du nord-Congo. Le premier est la forêt à *Celtis* se développant sur des sols relativement riches. Elle a de ce fait été régulièrement perturbée par les activités anthropiques (agriculture sur brûlis) au cours des siècles derniers. La canopée est en conséquence majoritairement dominée par des espèces héliophiles longévives. Le second est la forêt à *Manilkara*. Cette forêt davantage sempervirente que la précédente croît sur des sols pauvres et a subi moins de perturbations anthropiques. Sa canopée est dominée par des espèces moins héliophiles. Le chapitre tente de répondre à notre seconde question de recherche, à savoir : la banque de graines du sol est-elle influencée en termes de densité et de diversité par le type forestier ?

Il a été publié sous la référence :

Douh, C., Dainou, K., Loumeto, J.L., Moutsambote, J.-M., Fayolle, A., Tosso, F., Forni, E., Gourlet-Fleury, S., Doucet, J.-L., 2018. Soil seed bank characteristics in two central African forest types and implications for forest restoration. *Forest Ecology and Management*. **409**, 766-776.

Chauvelin Douh, Kasso Dainou, Jean Joël Loumeto, Jean-Marie Moutsambote, Adeline Fayolle, Tosso Félicien, Eric Forni, Sylvie Gourlet-Fleury and Jean-Louis Doucet

Abstract

This study evaluates the characteristics of soil seed bank in two types of central African rainforests: *Celtis* forest on clay soils and *Manilkara* forest on sandy soils. In each study site, 30 samples were collected per soil layers (litter, 0-5 cm, 5-10 cm and 10-20 cm depth). The species diversity and abundance of the soil seed bank were estimated after soil samples were brought to germination. We globally observed 297 seedlings of 53 species for the *Celtis* forest and 222 seedlings of 39 species for the *Manilkara* forest. The total densities of germinated seeds were 330 seedlings.m⁻² and 247 seedlings.m⁻², respectively. Herbaceous species dominated with percentages varying between 41.0 and 45.3%, respectively in the *Manilkara* forest and the *Celtis* forest. Both forest types displayed a regeneration potential through the soil seed bank. However, this potential seems higher in the *Celtis* forest. Pioneer taxa were more abundant in the soil seed bank of the *Celtis* forest (13 woody pioneer species) than the *Manilkara* forest (9 woody pioneer species). The values of Sorensen similarity index between the standing tree vegetation and the soil seed bank in each site were relatively low: 11.0 % for the *Celtis* forest and 8.8% for the *Manilkara* forest. But, these similarity values were higher when only the pioneer species were considered: 46.8% in the *Celtis* forest and 38.9% in the *Manilkara* forest. The two first soil layers (0-10 cm depth) presented the highest species richness but 21.8% and 21.4% of the species were exclusively found in the deepest layer (10-20 cm) in the *Celtis* forest and the *Manilkara* forest, respectively. Among the timber species found in the forest, only three were observed in the soil seed bank of the two sites: *Nauclea diderrichii*, *Erythrophleum suaveolens* and *Staudtia kamerunensis*. *N. diderrichii* was particularly abundant in the soil seed stock of the two sites (14.4 to 34.4 seeds.m⁻²). Results suggested that to improve the regeneration of timber species, planting in logging gaps with seedlings coming from tree nursery should be more efficient.

Key-words: soil seed bank; pioneer species; timber species; natural regeneration; central African rainforests.

3.1. Introduction

The soil seed bank which designates the stock of viable seeds in the soil (Garwood, 1989; Roberts, 1981; Savadogo et al., 2016) plays an important role in the maintenance of the ecological diversity of natural ecosystems (Brown and Venable, 1986; Houle and Phillips, 1988; Saatkamp et al., 2014; Thompson and Grime, 1979). Recruitment from transient or persistent soil seed banks has long been considered an important pathway for regeneration of tropical pioneer species (Dalling et al., 1998; Hall and Swaine, 1980). Seeds buried in the soil may be brought back to the surface either by the movements of roots or organisms living in the soil, or by anthropogenic disturbances (Saulei and Swaine, 1988; Vasquez-Yanes and Orozco-Segovia, 1993). They can then germinate and compose a seedling bank of crucial role for the forest regeneration. In particular, long-term persistent categories of seed bank can contribute to restore plant populations which were extinct from the standing vegetation (Csontos and Tamas, 2003).

Therefore for a long time now, the soil seed bank is frequently employed in restoration ecology (the use of seed bank to restore degraded sites was largely exemplified in Lamb, 2010). The majority of viable seeds in the soil is supplied by weedy species and the investigations of the soil seed bank are mostly conducted in non woody vegetation or open canopy forest types: grasslands, pastures, savannas (Clark et al., 1999; Garwood, 1989; Tessema et al., 2017; Witkowski and Garner, 2000). Even studies dealing with soil seed bank patterns in forest habitats confirmed the dominance of herbaceous taxa belonging to the pioneer group in the soil ($\geq 70\%$ of the observed species; Daïnou et al., 2011; Hall and Swaine, 1980; Martins and Engel, 2007).

Recently, Shen et al. (2014) questioned the influence of sampling effort in terms of surface area for detecting a high percentage of woody species in forest soils. They suggested that a minimum sample area of 4 m² was needed for a temperate forest, when the depth of soil collection is restricted to 10 cm. Shen et al. (2014) did not emphasize the impact of soil depth on the species richness. But more importantly and as Forcella (1984) also recommended, these authors proposed the use of a species-area curve to estimate species richness and verify the representativeness of the samples.

In central Africa, studies dealing with the soil seed bank are extremely rare (Douh et al., 2014). A few years ago, Daïnou et al. (2011) first characterized the soil seed bank of a Central African forest but the work was restricted to a single Cameroonian site and only the first 5 cm of the top soil was collected.

Our study goes beyond these limitations by investigating the soil seed bank of two types of Central African forests that differ in terms of substrates and soil conditions (clay vs. sandy soils), and stand structure.

The substrate and the forest types may play a crucial role in the soil seed bank characteristics.

They may not only influence the abundance of specific seeds in the soil, independently of plant community density (Warr et al., 1993), but also promote or not the emergence of the buried seeds.

In addition, for long-persistent taxa in the soil seed bank, the viability of seeds may increase with depth providing a higher abundance or exclusive presence of such taxa in deep soil layers. Large-seeded taxa which are pioneers and belong to the first stages of the forest succession can persist through their seeds in various soil layers over many decades (Dalling et al., 1998; Dalling and Brown, 2009) even when they are no more present in the standing vegetation (Csontos and Tamas, 2003; Grandin and Rydin, 1998; Warr et al., 1993).

We quantitatively and qualitatively evaluated the characteristics of the soil seed bank as a function of soil and forest types. We performed a soil sampling deeper than commonly realised before (20 cm vs. 5-10 cm) in order to check specificities of deep strata of forest soils. In addition, because seeds in the soil should come from the standing vegetation, we also compared the soil seed stock floristic composition to that of the standing forest.

Although previous studies consistently reported a very low similarity between the two floristic compartments (more or less 10%; Daïnou et al., 2011; Hall and Swaine, 1980; Uasuf et al., 2009), we assumed that these estimates were biased as they compared incompatible data: the forest stand in mature vegetation is not dominated by pioneer taxa in contrast to the flora of the soil seed stock.

Comparison of pioneer taxa of both compartments for instance would be more relevant. Our hypotheses were: (1) soil seed bank characteristics in terms of seed abundance and species richness are associated to forest and soil types; (2) as only long-living seeds may be represented in deep soil layers, seed abundance and species richness would decrease with soil depth; (3) the majority of the tree taxa observed in the soil seed bank may originate from the forest stands resulting in a significant similarity value, if one considers only the dominant species category in the soil bank.

3.2. Material and methods

3.2.1. Study sites and soil sampling

The study was carried out in two moist tropical forests in the north of the Republic of Congo. The first site is located in the forest management unit of Loundoungou, granted to the CIB/OLAM Company, and classified as *Celtis* forest (called Celt-F hereafter). The second site is located in the forest management unit of Mokabi-Dzanga, granted to the Rougier Company, and classified as *Manilkara* forest (called Mani-F hereafter) (Fayolle et al., 2014).

Geographical coordinates of the Celt-F and Mani-F sites were 02°18' – 02°22'N and 17°31' – 17°34'E and 03°01' – 03°37'N and 16°30' – 17°22'E, respectively (Figure 3.1). Both areas are relatively flat with average altitudes between 430 m and 530 m. They display a bimodal distribution of seasonal precipitation.

The average annual rainfall and the average temperature are respectively 1729 mm and 25°C for Celt-F and 1670 mm and 24°C for Mani-F (Bégué, 1967).

The two sites differ in terms of forest composition and geological substrate: the *Celtis* forest, Celt-F, located on clay soils is semi-deciduous and grows on alluvial deposits in the Congolese Cuvette. The *Manilkara* forest, Mani-F, is a transitional forest between the semi-deciduous and evergreen types; it is found on sandy soils overtopping the Carnot sandstones (Fayolle et al., 2014; Gond et al., 2013). The two sites have never been logged but they differ in terms of historical disturbance. The *Celtis* forest has been frequently disturbed in the past by traditional human activities (agricultural activities, hunting, etc.) (Morin-Rivat et al., 2014; Oslisly et al., 2013a) and can be qualified as old secondary forest (White, 1983) while the *Manilkara* forest has been less disturbed and is older than the *Celtis* forest (Morin-Rivat et al., 2014; Oslisly et al., 2013a). The soils in Mani-F are poorer than those in Celt-F (Boulvert, 1996; Freycon, 2014).

The *Celtis* forest is composed of numerous light-demanding tree species such as *Erythrophleum suaveolens* (Guill. & Perr.) Brenan, *Celtis* spp., *Terminalia superba* Engl. & Diels, *Petersianthus macrocarpus* (P. Beauv.) Liben and *Triplochiton scleroxylon* K. Schum. Some places of the undergrowth are invaded by lianas and giant herbaceous belonging to the Marantaceae and Zingiberaceae families (Gond et al., 2013). The *Manilkara* forest harbours more shade bearer species such as *Manilkara* spp. *Prioria oxyphylla* (Harms) Breteler, *Staudtia kamerunensis* var. *gabonensis* (Warb.) Fouilloy, *Polyalthia suaveolens* Engl. & Diels and *Autranella congolensis* (De Wild.) A. Chev. Compared to the *Celtis* forest, the *Manilkara* forest is characterized by slow growing species and a high tree population density (Fayolle et al., 2012; Gond et al., 2013).

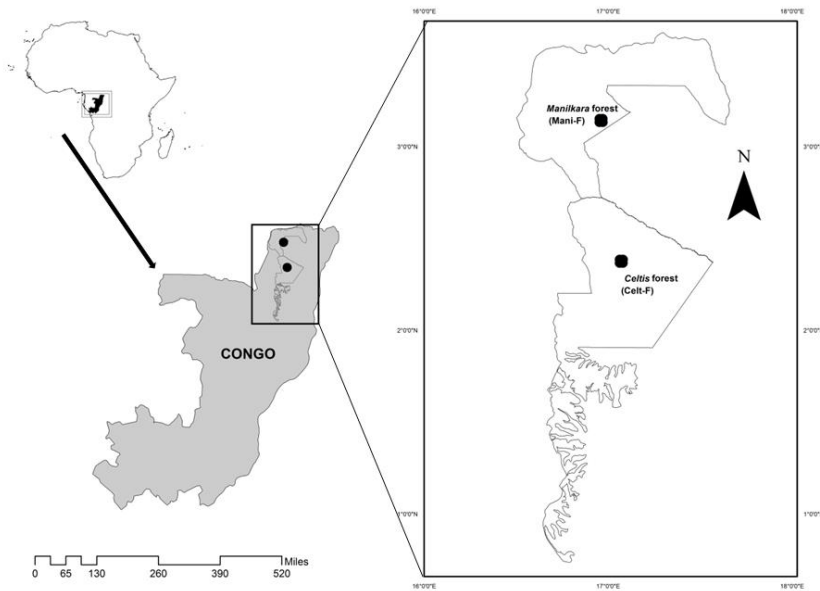


Figure 3.1. Location of the two study sites in the forest management units of Mokabi-Dzanga, Rougier Company (*Manilkara* forest = Mani-F) and Loundoungou, CIB/OLAM Company (*Celtis* forest = Celt-F).

The soil samples were collected within 4 km²-plots (400 ha) in both sites in January 2015 at the end of the main dry season. The plots were previously implemented in the framework of the DynAffFor project (<http://www.dynaffor.org/>). Within each 400-ha plot, we performed a systematic sampling. Six collection points at intervals of 300 m were set up on each trail yielding a total of 30 collection points per site. Each sample was a mix of three unitary samples gathered at the summits of an equilateral triangle of 1m side (Daïnou et al., 2011; Perera, 2005). The litter and three soil layers were sampled at each apex of the triangle: 0-5 cm, 5-10 cm and 10-20 cm, on a surface area of 100 cm² (10 x 10 cm). Pooling the three samples of each layer provided a volume per point of 1500 cm³ for the layers 0-5 and 5-10 cm (3 x 10 cm x 10 cm x 5 cm). An amount of 3000 cm³ was obtained for each sampling point for the layer 10-20 cm (3 x 10 cm x 10 cm x 10 cm). Hence, for the two sites, the total volume sampled was 270000 cm³ on a surface area of 1.8 m² (2 x 0.9 m² per forest type). Trees with a diameter at breast height (dbh) ≥ 10 cm were exhaustively monitored inside each site on 2 x 9-ha subplots by the DynAffFor project. The inventory data were used (a) to verify the similarity of the woody vegetation between sites, and (b) to compare its characteristics with those of the soil seed bank.

3.2.2. *Estimation of viable seeds*

The number of viable seeds in the soil was estimated by the germination method (Simpson et al., 1989; Sousa et al., 2017; van der Valk and Davis, 1978). The soil samples were sieved with a 2 mm mesh size item in order to eliminate crude pieces of plants and coarse mineral elements (e.g. leaves, pieces of wood and stones).

A total of 20 blank seed trays (containing only sterilized substrate) per forest type were also used to verify eventual contamination of the forest soil samples; at the end of the observation period, no germination was noted from the blank samples. In fact, the germination was carried out in a nursery at the SNR (Service National de Reboisement) site in Brazzaville in a non-forest zone in order to prevent contamination of the samples by seeds of the surrounding vegetation. The relative light intensity was about 30-40% of full sunlight. Each soil sample was spread out over a sterilized (by heat) sand substrate in a way that the average depth of the sample should not exceed 1 cm (Hall and Swaine, 1980). Watering was almost daily. The monitoring of germination was performed twice a week (every 3-4 days). When their development stage allowed it, the seedlings were removed and transplanted individually in polyethylene bags in order to favour their growth and identification. As all of the germinations took place over the course of the first 12 weeks, the experiment was stopped after 16 weeks. Voucher specimens were collected and species were identified by botanists (Jean-Marie Moutsamboté, Gilbert Nsongola, Jean-François Gillet and Jean-Louis Doucet). We followed the taxonomy of the Geneva Herbaria Catalogue (<http://www.ville-ge.ch/musinfo/bd/cjb/chg>).

3.2.3. *Data analysis*

To identify the characteristics of the species observed in the soil seed bank, we classified species in terms of light-requirements and dispersal syndrome. We used the regeneration guilds of tropical forest tree species defined by Hawthorne (1995) and the dispersal syndromes of seed defined by Armesto and Rozzi (1989) and Howe and Smallwood (1982). The herbaceous species, the liana species and the undetermined species were not taken into account. The following parameters were used to describe the abundance of seeds of both sites (forests types): the absolute density AD (seeds/m²), the relative density RD (% , number of seeds of a given species/the total number of seeds for all species), the relative frequency RF (% , proportion of samples containing the given species) and the Importance Value Index (IVI) computed as the sum of RD and RF (Borges and Engel, 1993; Butler and Chazdon, 1998; Daïnou et al., 2011; Martins and Engel, 2007; Mueller-Dombois and Ellenberg, 1974). To identify the indicator species of each study site based on seedlings from the soil bank, we computed the "Indicator value index" ($INDVAL$), using the *labdsv* package implemented in the R environment (Roberts, 2012). Significance was set at $p < 0.05$.

This index described by Dufrêne and Legendre (1997) is defined as follows:

$$INDVAL = A_{ij} \times B_{ij} \times 100$$

$$A_{ij} = N_{individuals_{ij}} / N_{individuals_i}$$

$$B_{ij} = N_{sites_{ij}} / N_{sites_j}$$

$INDVAL$ = the Indicator Value of species i in site group j .

A_{ij} is a measure of specificity (based on the abundance of species i), $N_{individuals_{ij}}$ is the mean number of individuals of species i in the sites of group j , $N_{individuals_i}$ is the number of individuals of species i in all groups. B_{ij} is a measure of fidelity (based on incidence of species i), $N_{sites_{ij}}$ is the number of sites in the group j where species i is present, N_{sites_j} is the total number of sites in that group. Here, there were two groups constituted by the two study sites, Celt-F and Mani-F. The undetermined species were excluded from the computation. In terms of species diversity, we first computed the observed species richness, S_{obs} . But as S_{obs} is very dependent on the sampling effort and is considered as an unreliable indicator of the total species richness (Walther et al., 2005), we also computed estimated species richness using two of the most recommended estimators: the bias-corrected Chao2, S_{chao2} (based on incidence) and Jackknife1, S_{jack1} (based on abundance) (Chiarucci et al., 2003; Dove and Cribb, 2006; Poulin, 1998; Walther and Morand, 1998; Walther and Martin, 2001), using the program EstimateS 9.1.0 (Colwell, 2013). Rarefaction curves were derived from the observed and estimated species richness to evaluate the representativeness of our sampling effort. Finally, within both forest types, viable seeds density per soil layer was computed cumulating the data of each point per soil layer. Significant differences of seed densities between the soil layers and the two forest types were tested using a non-parametric Kruskal-Wallis test. Hence, to compare the floristic composition of soil seed bank between the two forest types, we performed a nonmetric multidimensional scaling (NMDS) based on seed abundance data (30 collection points per site). NMDS, applied with the R package MASS (Ripley et al., 2017), makes no assumptions about the data (Faith et al., 1987) and is considered among suitable methods for graphical representation of floristic ordination (Clarke, 1993; Glèlè et al., 2016). The undetermined species were not taken into account in the ordination. Also, the samples that did not provide any germination were excluded from the analysis. The indices of Sorensen and Morisita-Horn were used to evaluate the similarity of the soil seed bank between the sites and the soil layers.

Compared to the Sorensen index, the Morisita-Horn index is more sensitive to abundant species in the communities (Chao et al., 2006). Additionally, we used the ANOSIM approach (*adonis* function of the *vegan* package) to partition dissimilarity between the two forest types, and used 999 random permutations to test the significance of the partition (Clarke, 1993). Finally, the specificity of layers in terms of species found exclusively in each layer was determined by comparing these “exclusive” species with the total number of species found in the layers ($\%S_{excl}$).

3.3. Results

3.3.1. Soil Seed bank characteristics and between-site patterns of similarity and species richness

We recorded 297 seedlings from the Celt-F soils and 222 seedlings from the Mani-F soils, with average densities of 330 seedlings.m⁻² and 247 seedlings.m⁻², respectively. There was a significant difference in the mean number of seedlings between the two sites (Kruskal-Wallis test; $H = 2.41$, $p\text{-value} < 0.001$). In Celt-F, seedlings belonged to 53 species with 16 tree and shrub species (30.2%), 24 herbaceous species (45.3%), four liana species (7.5%) and nine undetermined species (17.0%). The tree and shrub species group included only two commercial species: *Erythrophleum suaveolens* (Guill. & Perr.) Brenan and *Nauclea diderrichii* (De Wild. & T. Durand) Merr. (Table 3.1) (Appendix 3.1). In Mani-F, the seedlings belonged to 39 species with 13 tree and shrub species (33.3%), 16 herbaceous species (41.0%), six liana species (15.4%) and four undetermined taxa (10.3%). Two commercial species were also observed: *N. diderrichii* and *Staudtia kamerunensis* var. *gabonensis* (Warb.) Fouilloy.

The most abundant trees and shrubs in the Celt-F soils were *Musanga cecropioides* R. Br. (8.7%), *Macaranga spinosa* Müll. Arg. (6.1%) and *N. diderrichii* (4.4%) whereas Mani-F presented soils dominated by *N. diderrichii* (14.0%) and *Harungana madagascariensis* Lam. ex Poir. (13.1%). The vast majority of the observed tree species were pioneers and dispersed by animals (Table 4). Regarding indicator species, Celt-F and Mani-F displayed eight and three indicator species, respectively. Among these taxa, *M. cecropioides* ($IndVal = 0.500\%$) and *M. spinosa* ($IndVal = 0.402\%$) were the woody indicator species of Celt-F whereas only *H. madagascariensis* ($IndVal = 0.567\%$) was the indicator species to Mani-F. (Table 3.1). In the Celtis forest, pioneer species of first stages of the forest succession such as *M. cecropioides*, *Macaranga monandra* and *M. spinosa* were observed in all soil layers while in *Manilkara* forest (Mani-F), only the first two species were observed exclusively in the 10-20 cm soil layer.

Table 3.1. Composition and characteristics of the soil seed banks in the two sites, the *Celtis* forest and *Manilkara* forest. Dispersal syndromes: Au = autochory, An = anemochory, Z = zoochory. *AD* = absolute density, *RD* = relative density, *RF* = relative frequency, *IVI* = Importance Value Index. Temperament: SB = shade-bearer, P = pioneer and NPLD = non-pioneer light-demander. *INDVAL* = indicator value index and its p-value. The taxa are ordered according to their importance in terms of absolute density (*AD*).

Taxa	Family	Guild	Dispersal mode	AD (n/m ²)	RD (%)	RF (%)	IVI	IndVal (%)	p-value
<i>Celtis</i> forest									
Tree and shrub species (16 species)									
<i>Musanga cecropioides</i> R. Br.	Urticaceae	P	Z	28.9	8.7	2.6	11.3	0.500	0.001
<i>Macaranga spinosa</i> Müll. Arg.	Euphorbiaceae	P	Au/Z	20	6.1	1.8	7.9	0.402	0.002
<i>Nauclea diderrichii</i> (De Wild. & T. Durand) Merr.	Rubiaceae	P	Z	14.4	4.4	1.3	5.7	0.244	Ns
<i>Erythrophleum suaveolens</i> (Guill. & Perr.) Brenan	Leguminosaeae-Detarioideae	P	Au/Z	3.3	1.0	0.3	1.3	0.100	Ns
<i>Macaranga monandra</i> Müll. Arg.	Euphorbiaceae	P	Au/Z	3.3	1.0	0.3	1.3	0.060	Ns
<i>Macaranga barteri</i> Müll. Arg.	Euphorbiaceae	P	Au/Z	2.2	0.7	0.2	0.9	0.067	Ns
<i>Margaritaria discoidea</i> (Baill.) G.L. Webster	Euphorbiaceae	P	Au/Z	2.2	0.7	0.2	0.9	0.040	Ns
<i>Zanthoxylum</i> sp.	Rutaceae	P	Z	2.2	0.7	0.2	0.9	0.033	Ns
<i>Phyllocosmus africanus</i> (Hook.f.) Klotzsch	Ixonanthaceae	-	Z	2.2	0.7	0.2	0.9	0.044	Ns
<i>Leptactina</i> sp.	Rubiaceae	P	Z	2.2	0.7	0.2	0.9	0.067	Ns
<i>Pausinystalia</i> cf. <i>macroceras</i> (K.Schum.) Pierre	Rubiaceae	SB	An	2.2	0.7	0.2	0.9	0.119	Ns
<i>Alstonia boonei</i> De Wild.	Apocynaceae	P	Z	1.1	0.3	0.1	0.4	0.033	Ns
<i>Aidia micrantha</i> (K. Schum.) F. White	Rubiaceae	SB	Z	1.1	0.3	0.1	0.4	0.017	Ns
<i>Discoglypemma caloneura</i> (Pax) Prain	Euphorbiaceae	P	Au/Z	1.1	0.3	0.1	0.4	0.067	Ns
<i>Oncoba welwitschii</i> (Oliv.) Gilg	Flacourtiaceae	P	Z	1.1	0.3	0.1	0.4	0.033	Ns
<i>Tetrorchidium didymostemon</i> Baill.	Euphorbiaceae	P	Z	1.1	0.3	0.1	0.4	0.033	Ns
Herbaceous species (24 species)									
<i>Oldenlandia</i> sp.	Rubiaceae	-	-	45.5	13.8	4.2	18	0.410	Ns
<i>Vandellia diffusa</i> L.	Scrophulariaceae	-	-	34.4	10.4	3.2	13.6	0.324	Ns
<i>Palisota</i> sp.	Commelinaceae	-	-	33.3	10.1	3.1	13.2	0.500	0.001
<i>Mitracarpus hirtus</i> (L.) DC.	Rubiaceae	-	-	12.2	3.7	1.1	4.8	0.157	Ns
<i>Tristemma</i> sp.	Melastomataceae	-	-	10	3.0	0.9	3.9	0.267	0.006
<i>Euphorbia thymifolia</i> L.	Euphorbiaceae	-	-	10	3.0	0.9	3.9	0.237	0.020
<i>Mikania</i> sp.	Asteraceae	-	-	8.9	2.7	0.8	3.5	0.200	0.023
<i>Otomeria</i> sp.	Rubiaceae	-	-	6.7	2.0	0.6	2.6	0.140	Ns
<i>Commelina</i> sp.1	Commelinaceae	-	-	5.5	1.7	0.5	2.2	0.200	0.020

Chapitre 3. Soil seed bank characteristics in two central African forest types and implications for forest restoration

<i>Commelina</i> sp.2	Commelinaceae	-	-	4.4	1.3	0.4	1.7	0.067	Ns
<i>Erigeron sumatrensis</i> Retz.	Asteraceae	-	-	4.4	1.3	0.4	1.7	0.067	Ns
<i>Costus</i> sp.	Zingiberaceae	-	-	3.3	1.0	0.3	1.3	0.100	Ns
<i>Eleusine indica</i> (L.) Gaertn.	Poaceae	-	-	3.3	1.0	0.3	1.3	0.100	Ns
<i>Mollugo nudicaulis</i> Lam.	Molluginaceae	-	-	3.3	1.0	0.3	1.3	0.104	Ns
<i>Digitaria</i> sp.	Poaceae	-	-	2.2	0.7	0.2	0.9	0.033	Ns
<i>Phyllanthus</i> sp.	Phyllanthaceae	-	-	2.2	0.7	0.2	0.9	0.067	Ns
Poaceae sp.1	Poaceae	-	-	2.2	0.7	0.2	0.9	0.033	Ns
Poaceae sp.2	Poaceae	-	-	2.2	0.7	0.2	0.9	0.067	Ns
<i>Schwenkia americana</i> L.	Solanaceae	-	-	2.2	0.7	0.2	0.9	0.060	Ns
<i>Stanfieldiella imperforata</i> (C.B.Clarke) Brenan	Commelinaceae	-	-	2.2	0.7	0.2	0.9	0.067	Ns
<i>Geophila</i> sp.	Rubiaceae	-	-	1.1	0.3	0.1	0.4	0.033	Ns
<i>Haumania</i> sp.	Marantaceae	-	-	1.1	0.3	0.1	0.4	0.033	Ns
<i>Pityrogramma</i> sp.	Adiantaceae	-	-	1.1	0.3	0.1	0.4	0.033	Ns
Cyperaceae sp.1	Cyperaceae	-	-	1.1	0.3	0.1	0.4	0.017	Ns
Liana species (4 species)									
<i>Sabicea</i> sp.	Rubiaceae	-	-	14.4	4.4	1.3	5.7	0.333	0.002
<i>Ficus elasticoides</i> De Wild.	Moraceae	-	-	1.1	0.3	0.1	0.4	0.017	Ns
<i>Adenia</i> sp.	Passifloraceae	-	-	1.1	0.3	0.1	0.4	0.107	Ns
<i>Pentadiplandra brazzeana</i> Hutch. & Dalziel	Pentadiplandraceae	-	-	1.1	0.3	0.1	0.4	0.033	Ns
Undetermined (9 species)									
Rubiaceae sp.2	Rubiaceae	-	-	3.3	1.0	0.3	1.3	0.100	Ns
Rubiaceae sp.1	Rubiaceae	-	-	2.2	0.7	0.2	0.9	0.133	Ns
Rubiaceae sp.3	Rubiaceae	-	-	2.2	0.7	0.2	0.9	0.067	Ns
Rubiaceae sp.5	Rubiaceae	-	-	1.1	0.3	0.1	0.4	0.067	Ns
Rubiaceae sp.4	Rubiaceae	-	-	1.1	0.3	0.1	0.4	0.067	Ns
Rubiaceae sp.6	Rubiaceae	-	-	1.1	0.3	0.1	0.4	0.033	Ns
Undetermined sp.1	-	-	-	4.4	1.3	0.4	1.3	-	-
Undetermined sp.2	-	-	-	3.3	1.0	0.3	1.3	-	-
Undetermined sp.3	-	-	-	1.1	0.3	0.1	0.4	-	-
Total				330	100				
Manilkara forest									
Tree and shrub species (13 species)									
<i>Nauclea diderrichii</i> (De Wild. & T. Durand) Merr.	Rubiaceae	P	Z	34.4	14	5.7	19.7	0.244	Ns

Banque de graines du sol des forêts denses humides d'Afrique centrale

<i>Harungana madagascariensis</i> Lam. ex Poir.	Hypericaceae	P	Z	32.2	13.1	5.3	18.4	0.567	0.001
<i>Pausingstalia</i> cf. <i>macroceras</i> (K.Schum.) Pierre	Rubiaceae	SB	An	5.5	2.2	0.9	3.1	0.119	Ns
<i>Margaritaria discoidea</i> (Baill.) G.L. Webster	Euphorbiaceae	P	Au/Z	4.4	1.8	0.7	2.5	0.040	Ns
<i>Discoglyprena caloneura</i> (Pax) Prain	Euphorbiaceae	P	Z	4.4	1.8	0.7	2.5	0.067	Ns
<i>Macaranga monandra</i> Müll. Arg.	Euphorbiaceae	P	Au/Z	2.2	0.9	0.4	1.3	0.060	Ns
<i>Musanga cecropioides</i> R. Br.	Urticaceae	P	Z	2.2	0.9	0.4	1.3	0.067	Ns
<i>Zanthoxylum gillettii</i> (De Wild.) Waterm.	Rutaceae	P	Z	2.2	0.9	0.4	1.3	0.067	Ns
<i>Barteria</i> sp.1	Rubiaceae	P	Z	2.2	0.9	0.4	1.3	0.067	Ns
<i>Staudtia kamerunensis</i> var. <i>gabonensis</i> Warb.	Myristicaceae	SB	Z	1.1	0.4	0.2	0.6	0.033	Ns
<i>Phyllocosmus africanus</i> (Hook.f.) Klotzsch	Ixonanthaceae	-	-	1.1	0.4	0.2	0.6	0.044	Ns
<i>Aidia micrantha</i> (K. Schum.) F. White	Rubiaceae	SB	Z	1.1	0.4	0.2	0.6	0.017	Ns
<i>Barteria</i> sp.2	Rubiaceae	P	Z	1.1	0.4	0.2	0.6	0.033	Ns
Herbaceous species (16 species)									
<i>Vandellia diffusa</i> L.	Scrophulariaceae	-	-	30	12.2	4.9	17.1	0.324	Ns
<i>Oldenlandia</i> sp.	Rubiaceae	-	-	25.5	10.4	4.2	14.6	0.410	Ns
<i>Otomeria</i> sp.	Rubiaceae	-	-	16.7	6.7	2.7	9.4	0.400	0.001
<i>Mitracarpus hirtus</i> (L.) DC.	Rubiaceae	-	-	12.2	5	2.0	7	0.157	Ns
<i>Boerhavia diffusa</i> L.	Nyctaginaceae	-	-	6.7	2.7	1.1	3.8	0.200	0.022
<i>Mollugo nudicaulis</i> Lam.	Molluginaceae	-	-	5.5	2.2	0.9	3.1	0.104	Ns
<i>Celosia</i> sp.	Amaranthaceae	-	-	4.4	1.8	0.7	2.5	0.133	Ns
<i>Cyathula prostrata</i> (L.) Blume	Amarantaceae	-	-	4.4	1.8	0.7	2.5	0.100	Ns
<i>Erigeron sumatrensis</i> Retz.	Asteraceae	-	-	4.4	1.8	0.7	2.5	0.040	Ns
<i>Schwenkia americana</i> L.	Solanaceae	-	-	3.3	1.3	0.5	1.8	0.060	Ns
<i>Laurembergia</i> sp.	Haloragaceae	-	-	3.3	1.3	0.5	1.8	0.100	Ns
<i>Alysicarpus</i> sp.	Fabaceae	-	-	3.3	1.3	0.5	1.8	0.100	Ns
<i>Digitaria</i> sp.	Poaceae	-	-	2.2	0.9	0.4	1.3	0.033	Ns
<i>Euphorbia thymifolia</i> L.	Euphorbiaceae	-	-	1.1	0.4	0.2	0.6	0.017	Ns
Cyperaceae sp.1	Cyperaceae	-	-	1.1	0.4	0.2	0.6	0.017	Ns
Poaceae sp.1	Poaceae	-	-	1.1	0.4	0.2	0.6	0.067	Ns
Liana species (6 species)									
<i>Adenia</i> sp.	Passifloraceae	-	-	4.4	1.8	0.7	2.5	0.107	Ns
<i>Dioscorea</i> sp.	Dioscoreaceae	-	-	4.4	1.8	0.7	2.5	0.133	Ns
<i>Adenopodia scelerata</i> (A. Chev.) Brenan	Fabaceae-Mimosoideae	-	-	2.2	0.9	0.4	1.3	0.033	Ns
<i>Mussaenda</i> sp.	Rubiaceae	-	-	2.2	0.9	0.4	1.3	0.067	Ns
<i>Cissus</i> sp.	Vitaceae	-	-	1.1	0.4	0.2	0.6	0.033	Ns

<i>Ficus elasticoides</i> De Wild.	Moraceae	-	-	1.1	0.4	0.2	0.6	0.017	Ns
Undetermined (4 species)									
Rubiaceae sp.3	Rubiaceae	-	-	4.4	1.8	0.7	2.5	-	-
Rubiaceae sp.4	Rubiaceae	-	-	3.3	1.3	0.5	1.8	-	-
Rubiaceae sp.1	Rubiaceae	-	-	2.2	0.9	0.4	1.3	-	-
Rubiaceae sp.2	Rubiaceae	-	-	1.1	0.4	0.2	0.6	-	-
Total				247	100				

For both sites, the rarefaction curves of species richness derived from S_{chao2} and S_{jack1} estimators tended to show that our sampling may be representative of the species diversity of the forest soil: the asymptotic plateaus were almost reached in both cases (Figure 3.2) (Appendix 3.2). The estimated richness according to S_{chao2} and S_{jack1} ranged in 58-68 species for Celt-F and 43-49 species for Mani-F, confirming that species richness was substantially higher in Celt-F. Differences between sites in terms of floristic composition of the soil seed bank were also illustrated by the NMDS results (Figure 3.3). Globally, there is a spatial structuring of the samples, confirming that the soil seed bank of the two sites significantly differs. The mean dissimilarity between sites (forest types) was 0.456 and 0.569, respectively for the Sorensen and Morisita-Horn index. A total of 21 species were shared by the soils of the two sites.

The results of the ANOSIM approach showed that the partition of the soil seed bank dissimilarity between the two forest types was significant and these differences were comparable when considering presence/absence data ($R^2=0.136$ and $P=0.001$ for the Sorensen index of dissimilarity) and abundance data ($R^2=0.130$ and $P=0.001$ for the Morisita-Horn index of dissimilarity).

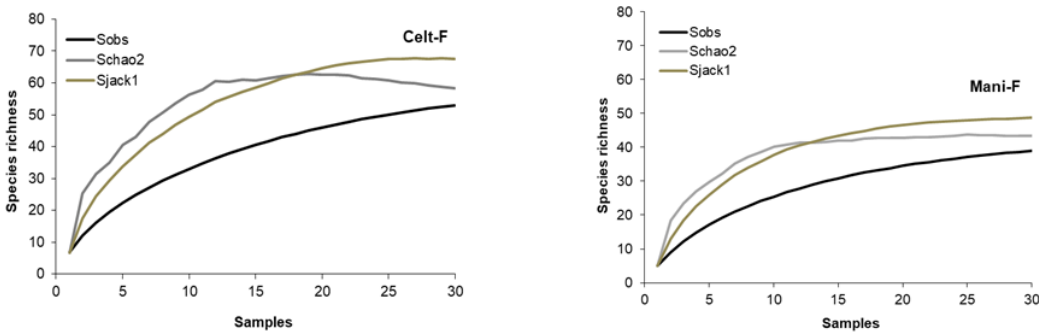


Figure 3.2. Rarefaction curves of the two sites, the *Celtis* forest (Celt-F) and the *Manilkara* forest (Mani-F).

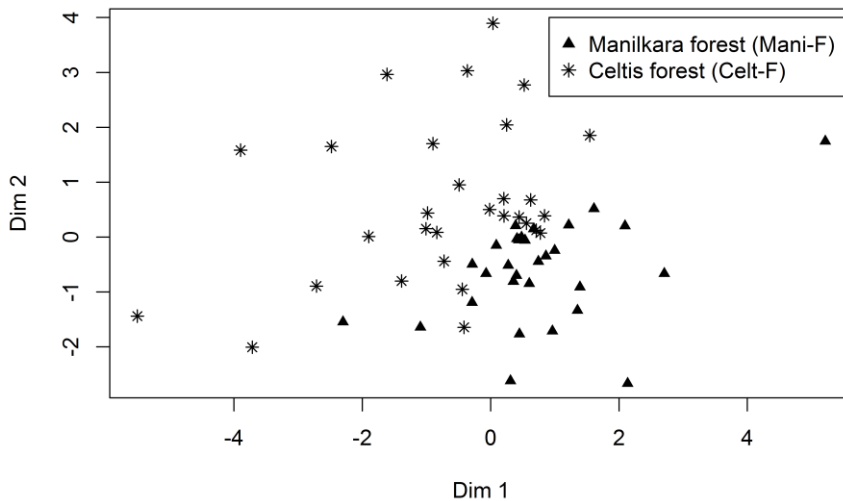


Figure 3.3. Two-dimensional nonmetric multidimensional scaling (NMDS) ordination of soil samples of the two studied forest types.

3.3.2. *Between-layer patterns of similarity and species richness in the soil seed*

All soil layers displayed an important number of seeds and taxa (Table 3.2) (Appendix 3.3). Whatever the site, the layers 0-5 cm and 5-10 cm exhibited the highest values of estimated species richness.

Interestingly, the deepest layer 10-20 cm also displayed substantial seed abundances, species richness and species exclusivity (Table 3.2). The species exclusively found in the deepest soil stratum were: *Digitaria* sp., *Haumania* sp., *E. suaveolens*, *Oncoba welwitschii* and *Pityrogramma* sp. for Celt-F, and *M. monandra*, *M. nudicaulis* and *M. cecropioides* for Mani-F. The ratio S_{obs}/S_{chao2} is an informative mean to illustrate the variation of species richness between soil layers along with the required sampling effort. Figure 3.4 showed the evolution of that ratio from the litter to the deepest sampled layer. First, the ratio S_{obs}/S_{chao2} tended to increase along soil depth in each site, suggesting that species richness was better captured at deeper soil strata for a constant sampling effort across layers.

Second, the ratio was always lower and the between-layer variation was more important for the soil of Celt-F than for Mani-F; these may indicate that species richness was higher and less captured by our sampling in the top soils of the *Celtis* forest.

Seed abundance ranged in 41-123 seeds.m⁻² in the soil layers of Celt-F with significant differences between strata (Kruskal-Wallis test; H = 15, p-value< 0.001), and in 39-73 seeds.m⁻² in Mani-F (no significant difference was returned by the Kruskal-Wallis test in this case).

Table 3.2. Soil seed bank characteristics for different soil layers in the two sites. S_{obs} = observed species richness; S_{chao2} = estimated species richness following Chao2 approach; S_{jack1} = estimated species richness following Jackknife 1 approach; % S_{excl} = percentage of exclusive species in each soil layer; Abund.= Mean (\pm SD) of the number of seeds per surface area.

Soil layers	Celt-F					Mani-F				
	S_{obs}	% S_{excl}	S_{Chao2}	S_{Jack1}	Abund. (seeds/m ² : mean \pm SD)	S_{obs}	% S_{excl}	S_{Chao2}	S_{Jack1}	Abund. (seeds/m ² : mean \pm SD)
Litter	16	31.3	27.6	24.7	41.1 \pm 9.8	18	16.7	27.6	23.8	38.9 \pm 9.4
0-5 cm	25	4.0	45.3	39.5	86.7 \pm 19.7	22	27.3	30.9	32.6	73.3 \pm 17
5-10 cm	39	28.2	63.8	60.3	123.3 \pm 25.7	20	25.0	28.7	29.7	68.9 \pm 15
10-20cm	23	21.8	30.3	32.7	78.9 \pm 16.1	14	21.4	18.8	18.8	65.6 \pm 14.7
Overall	53	/	58.3	67.5	330	39	/	43.4	48.7	247

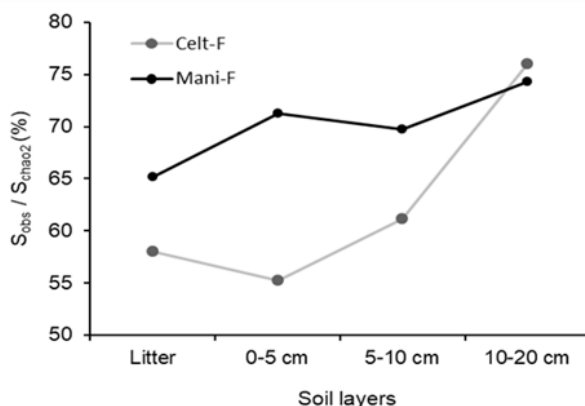


Figure 3.4. Evolution of the ratio S_{obs}/S_{Chao2} (S_{obs} = observed species richness; S_{Chao2} = estimated species richness from the bias-corrected S_{Chao2} estimator) along soil layers for the two sites: the *Celtis* forest (Celt-F) and the *Manilkara* forest (Mani-F).

The values of similarity between soil layers ranged in 0.327-0.849 for Celt-F and 0.424-0.790 for Mani-F (Table 3.3). Whatever the similarity index, there was no particular pattern between pairs of soil strata in both forest types.

Table 3.3. Similarity between soil layers in the *Celtis* forest (Celt-F) and *Manilkara* forest (Mani-F). The Sorensen index values are above the diagonal while the Morisita-Horn index values are beneath the diagonal.

Soil layers	Celt-F				Mani-F			
	Litter	0-5 cm	5-10 cm	10-20 cm	Litter	0-5 cm	5-10 cm	10-20 cm
Litter		0.488	0.327	0.500		0.600	0.513	0.424
0-5 cm	0.849		0.677	0.553	0.480		0.465	0.486
5-10 cm	0.569	0.542		0.492	0.438	0.790		0.556
10-20 cm	0.509	0.604	0.644		0.440	0.743	0.753	

3.3.3. Comparison between the soil seed bank flora and the standing tree vegetation

In the Celt-F plots, $S_{obs} = 225$ species and S_{Chao2} estimated 234.2 species. The corresponding values in Mani-F were slightly less important (Table 3.4). This low difference in species richness masks a substantially higher population density in Mani-F (Table 7; dbh ≥ 10 cm). In the *Celtis* forest, the soil seed bank and the standing tree vegetation shared 13 woody species : *Alstonia boonei* De Wild., *Discoglyprena caloneura* (Pax) Prain, *E. suaveolens*, *Macaranga barteri* Müll. Arg., *M. monandra*, *M. spinosa*, *N. diderrichii*, *O. welwitschii*, *Tetrorchidium didymostemon* (Baill.) Pax & K. Hoffm, *Zanthoxylum* sp., *Pausinystalia* cf. *macroceras* (K. Schum.) Pierre, *Phyllocosmus africanus* (Hook.f.) Klotzsch and *Leptactina* sp. In the *Manilkara* forest, 10 tree and shrub taxa were common to the two compartments: *D. caloneura*, *M. monandra*, *Margaritaria discoidea* (Baill.) G.L. Webster, *N. diderrichii*, *Harungana madagascariensis* Lam. Ex Poir., *Zanthoxylum gillettii* (De Wild.) Waterm., *Barteria* sp., *Pausinystalia* cf. *macroceras*, *P. africanus* and *Staudtia kamerunensis*.

The values of Sorensen similarity index between the standing tree vegetation and the soil seed bank in each site were relatively low: 11.0 % for Celt-F, and 8.8% for Mani-F. But interestingly, these similarity values were considerably higher when we considered only the pioneer species: 46.8% in the Celt-F and 38.9% in the Mani-F (Table 3.4).

In both sites, two woody species were observed in the soil seed stock but not in the forest stands: *Aidia micrantha* and *Musanga cecropioides*. Whereas *A. micrantha* was found in the first 10 cm of the soil in both sites, *M. cecropioides* appeared exclusively in the deepest layer (10-20 cm) in the sandy soil zone (Mani-F) although at a lesser abundance (Table 3.2).

Table 3.4. A density and diversity characteristic of the tree stands ($\text{dbh} \geq 10 \text{ cm}$) in the two sites: Celt-F and Mani-F. AD = absolute density (number of stems per hectare), S_{obs} = number of observed species, S_{chao2} = predicted number of species after Chao (1984, 2005). Cs is the Sorensen similarity index calculated for pioneer species present in both compartments (forest stand and soil seed bank).

Sites	Characteristics of the standing vegetation			Cs for pioneers taxa (%)		The most prevalent taxa per site in the forest stands
	AD (n/ha)	S_{obs}	S_{chao2}	Celt-F	Mani-F	
Celt-F	366.8	225	234.2	46.8		<i>Cleistanthus caudatus</i> – <i>Dichostemma glaucescens</i> – <i>Macaranga spinosa</i> – <i>Diospyros bipindensis</i> – <i>Gilbertiodendron dewevrei</i> – <i>Polyalthia suaveolens</i> – <i>Staudtia kamerunensis</i>
Mani-F	429.3	215	219.8		38.9	<i>Cleistanthus caudatus</i> – <i>Garcinia punctata</i> – <i>Manilkara mabokeensis</i> – <i>Pausinystalia macroceras</i> – <i>Polyalthia suaveolens</i> – <i>Pancovia laurentii</i> – <i>Staudtia kamerunensis</i>

3.4. Discussion

In this study, we demonstrated that pioneer species of the first stages of the forest succession such as *Musanga cecropioides*, *Macaranga* spp. were present in all soil layers (0-20 cm) in *Celtis* forest whereas they were exclusively found in the 10-20 cm soil layers in *Manilkara* forest. This suggests that the latter is more mature than the former one which could be considered as an old secondary forest.

The results clearly showed that both forest types (the *Celtis* forest "Celt-F" growing on clay soil and the *Manilkara* forest "Mani-F" developing on sandy soils) display a substantial regeneration potential through the soil seed bank. However, this potential seems higher in the *Celtis* forest although species richness of the standing tree vegetation was quite similar in both sites. Pioneer taxa dominated the soil seed bank of the two studied sites, with more pioneer species in the Celt-F soil (13 woody pioneer species) than in the Mani-F soil (9 woody pioneer species). In addition, we found a higher similarity between the flora of the seed bank and the standing pioneer tree vegetation in Celt-F. These results are congruent with the statement that Mani-F is older and less disturbed than Celt-F in this Congolese zone (Morin-Rivat et al., 2014; Oslisly et al., 2013). This highlighted that the Mani-F would be less resilient to disturbances than the Celt-F.

As expected, the Sorensen similarity index reached 39-47% in the present study as we considered only pioneer species, whereas it rarely exceeded 10% in previous studies which assessed it for all tree taxa (Daïnou et al., 2011; Hall and Swaine, 1980). But, in contrast with our initial hypothesis, seed abundance and species richness of the soil seed bank did not clearly decrease with soil depth.

However, this finding requires additional investigation as the deepest layer in the present study was twofold larger than samples collected above.

3.4.1. Heterogeneity in density and species composition of the soil seed bank

The spatial heterogeneity of tropical forests soil seed banks was outlined in several studies (Butler and Chazdon, 1998; Daïnou et al., 2011; Martins and Engel, 2007; Hall and Swaine, 1980; Perera, 2005; Uasuf et al., 2009). For example, Sousa et al. (2017) quantified 662 seedlings.m⁻² (old growth forest) in a Central Amazonian rainforest in Brazil, while Hall and Swaine (1980) reported 100-700 seedlings.m⁻² in the same country. Daïnou et al. (2011) reported 88 seedlings.m⁻² in Cameroon when investigating seed stock traits at a minimum depth (5 cm depth).

In the present study, the seed densities obtained were higher and ranged from 247 seedlings.m⁻² to 330 seedlings.m⁻² as we considered soil strata up to 20 cm depth. Estimates reported in the literature can reach much higher values. According to Garwood (1989), the seed abundance in tropical soils range from 25 to 3350 seedlings.m⁻².

This huge variation might also be due to diversity in methods of seed bank characterization, especially the sample size, the season of soil collection, the treatment of the soil samples and the depth of the sampled soils (Warr et al., 1993).

According to Schwienbacher et al. (2010), the longevity of seeds in the soil bank depends on their size and on their morphology. Long-term persistent seeds are generally small in size with a spherical shape.

In our study, herbaceous species dominated with percentages varying between 41.0 and 45.3% of all seeds. Previous studies also exhibited similar patterns (Borges and Engel, 1993; Daïnou et al., 2011; Grombone-Guaratini et al., 2004). This may be explained by several mechanisms: (i) herbaceous plants produce a large quantity of small seeds that escape the predation of seed predators compared to large seeds (Janzen, 1988); (ii) these seeds accumulate progressively in large quantities in the soil (Arnolds et al., 2015; Borges and Engel, 1993); (iii) seeds of pioneer and early secondary species can survive many decades in the forest soil (Hopkins and Graham, 1987). Observed tree species accounted for 30.2 and 33.3 % of all seeds. In a similar *Celtis* forest of Cameroon, Daïnou et al. (2011) reported common tree species with those revealed in the present study: *Erythrophleum suaveolens*, *Musanga cecropioides*, *Macaranga* spp., *Margaritaria discoidea*, *Tetrochidium didymostemon*, *Zanthoxylum* spp.

They also observed a shift in the soil seed bank composition, by example, the density of *M. cecropioides* decreased along a gradient of maturity. The same trend was also observed in the present study, with higher densities of *Macaranga* spp. and *M. cecropioides* in *Celtis* forest than in *Manilkara* forest.

Both pioneer species: *Macaranga spinosa* and *M. cecropioides* were indicator species of *Celtis* forest while *Harungana madagascariensis* was the only indicator species of *Manilkara* forest. In Northern Congo, Gillet (2013) observed that these species are indicators of different forest types.

Globally, we found that seed abundance and floristic diversity of the soil seed stock was higher in the old secondary *Celtis* forest than in the mature *Manilkara* forest.

Such a trend was observed elsewhere (Araújo et al., 2001; Flores and Dezzio, 2005; Roizman, 1993) and old secondary or disturbed forests should display a predominance of pioneer species in the soil bank.

Regarding the species richness of the soil flora, the observed number of species, S_{obs} found in this study ranged between 39-53 species. These values were higher than those observed in other African forest sites (11-43 species; Daïnou et al., 2011; Hall and Swaine, 1980; Keay, 1960). However, the high heterogeneity of the seed bank imposes the use of estimators of species richness instead of the highly biased S_{obs} (Walther and Moore, 2005). When analyzing values of observed and predicted species richness of tropical forest soils, Butler and Chazdon (1998) and Garcia (1995) demonstrated that the number of observed species generally represents 70-85% of the predicted species richness.

The values we obtained in our study were in this range (58-78%). Maybe the most surprising finding in the present work was the unclear decrease of seed abundance and species richness along soil depth.

Up to 10 cm depth, the expected decrease was not visible in any site. In the stratum 10-20 cm, one can still observe an important amount of viable seeds, although this should be tempered because that layer was larger than the others. Clearly, deep soil layers should not be ignored when investigating soil seed bank in tropical forests.

3.4.2. Contribution of the soil seed bank to the regeneration of timber species

Few studies addressed the abundance of timber species in the soil seed bank. In Cameroon, Daïnou et al. (2011) only observed three timber species (*E. suaveolens*, *Terminalia superba* Engl. & Diels and *Celtis adolfi-friderici* Engl.) in the soil seed bank. In West Africa, only four timber species were reported by Hall and Swaine (1980) (*N. diderrichii*, *Milicia excelsa* (Welw.) C.C. Berg, *Ricinodendron heudelotii* (Baill.) Pierre ex Heckel and *Terminalia ivorensis* A.Chev.), whereas, Keay (1960) found only *N. diderrichii* and *T. superba*.

In the present study, two of the previously reported timber species were observed (*N. diderrichii* and *E. suaveolens*) in the seed bank, and we also found *S. kamerunensis*. *N. diderrichii* is particularly abundant in the two sites (14.4 to 34.4 seeds.m⁻²).

Kouadio (2009) emphasized that *N. diderrichii* and *E. suaveolens* were the two most abundant species in the logging gaps of semi-deciduous forests of Cameroon. Logging activities positively impact their regeneration by opening the canopy and favoring their germination.

Even if it faces a hard concurrence by other fast-growing species, *N. diderrichii* can maintain substantial growth rates without any clearing (Kouadio, 2009). These findings were in line with works of Baskin and Baskin (2003) and Schmidt (2007) who reported that commercial tree species in tropical forests rarely have dormant seeds.

Hence, no efficient strategy can include the use of forest soil seed bank to improve the regeneration of timber species. For such purpose, planting in logging gaps with seedlings coming from tree nursery should be more efficient (Doucet et al., 2009).

3.4.3. Similarity between the soil seed bank and the forest stand, and lessons for forest restoration

In this study, the similarity values between the soil seed bank and the whole forest stand ($\text{dbh} \geq 10 \text{ cm}$) were low 8.8 and 11% as also observed elsewhere: 0 to 9% in Ghana for Hall and Swaine (1980) (using Jaccard's coefficient), 3.5-7.6% in Cameroon according to Daïnou et al. (2011), 5-11% in Brazil based on the work of Grombone-Guaratini et al. (2004) (see also Guevara-Sada and Gómez-Pompa, 1976; Lemenih and Teketay, 2005; Perera, 2005; Rico-Gray and García-Franco, 1992; Uasuf et al., 2009).

However, if we consider only pioneer species which dominated the soil seed bank, the similarity values were significantly higher: 39-47%. This approach would be better than the one which consist to compare the whole forest stand to the soil seed bank since the latter is highly dominated by pioneer taxa. Unfortunately, we did not find any study of soil seed bank conducted in tropical forests that proceeded as such.

Other factors can affect the similarity between the soil seed bank and the forest stand. The floristic composition of the soil seed bank slightly depends on seed rains, which vary according to the seasonal phenology. This observation could either be explained by the dispersal of the seeds over long distances (e.g. Gautier-Hion, 1985; Tsuji et al., 2010) or the short live span of the trees. Moreover, disturbance is very important for the regeneration of pioneer species, and the extent, the type and the timing of disturbance may fundamentally determine the species response, regardless of seed sources (Denslow, 1980).

Finally, we found that the vast majority of the species represented in the soil have animal-dispersed seeds. Depending on the dispersal distances generated by the involved animal species, a plant species found in the soil bank can be absent in the surroundings of the sample collection point. This assumption may be tested by gradually increasing the surveyed vegetation around the soil sample zone.

Finally, it is important to remind that the well-known pioneer tree species, rapidly growing plant, *Musanga cecropioides*, was observed in the soil seed bank of both sites whereas it was absent in the surrounding vegetation.

We cannot exclude that these seeds would have allochthonous origins but this may also indicate that the seeds of *M. cecropioides* would be long-term persistent.

The presence of these seeds in the soil would explain why *M. cecropioides* is among the first colonizing plant species of disturbed forest sites (Gourlet-Fleury et al., 2013).

Based on this similarity, using soil seed bank potential to restore degraded vegetation is a common practice in various zones, especially in the mining sector (Knowles and Parrotta, 1995). Basically, topsoils are removed and stored close to the site to be degraded, and brought back once human activities ceased. Other practices Lamb (2011) highlighted consist in (i) ploughing soils up to 15 cm depth in degraded areas still harboring substantial soil seed stock, and (ii) transporting

amounts of soils and litter from an intact forest site to the degraded habitat. Some logging companies in Central Africa already put into practice the approach of soil removal and bringing back, which evidently increases the speed of revegetation according to observers. In a view of “simple” forest restoration, such a technique should be generalized whereas it may not be recommended in the context of forest enrichment.

Enrichment or plantation of commercial tree species aims at promoting the regeneration of timber species (whose seeds are scarce in the soil bank) and requires avoiding species competition for soil resources: a poor soil seed bank or the removal of topsoils would be more advantageous for the planted seedlings.

3.5. Conclusion

Our results highlighted the role that the soil seed bank might play in the forest regeneration and resilience. We showed that the soil seed bank characteristic depend on forest types. Importantly, seed stocks were substantial up to 20 cm of soil depth, and some pioneer tree species displayed viable seeds in the soil although they were absent in the standing vegetation. Although the natural germination of deeply buried seeds is questionable, this should frequently happen in logged forests due to the heavy vehicles used for opening roads or skidding trees. The similarity between the soil seed bank and the forest stand can reach significant values if only pioneer taxa are taken into account.

Commercial tree species are not well represented in the soil seed bank, which requires silvicultural practices to improve the regeneration of timber species facing expansion of industrial logging in Central Africa (Laporte et al., 2007; Nasi et al., 2012).

Chapitre 4

Banque de graines du sol et déterminants de la germination du tali, *Erythrophleum suaveolens* (Guill. & Perr.) Brenan.

Le chapitre précédent a montré qu'un nombre réduit d'espèces commerciales, productrices de bois d'œuvre, est présent dans la banque de graines du sol. Parmi les espèces observées figure *Erythrophleum suaveolens*. Cette espèce, commercialisée sous le nom de tali, est une des espèces les plus importantes en termes de volume exporté d'Afrique centrale. Dans une optique de gestion durable de ses populations, il importe d'élucider les mécanismes intervenant dans la régénération de l'espèce. Ce chapitre compare en conséquence l'abondance de la banque de graines du sol d'*E. suaveolens* des deux types forestiers étudiés précédemment. Il examine plus particulièrement l'influence de la densité d'arbres semenciers et du sol sur l'abondance des graines et leur durée de conservation dans le sol. Il aborde également les mécanismes impliqués dans la levée de dormance.

Ce chapitre a été accepté dans la revue Bois et Forêt des Tropiques et sera publié sous la référence :

Douh, C., Gorel, A.-P., Daïnou, K., Fonteyn, D., Bustillo, E., Obsomer, L., Bourdouxhe, A., Morin-Rivat, J., Forni, E., Gourlet-Fleury, S., Loumeto, J.J., Doucet, J.-L., 2018. Banque de graines du sol et déterminants de la germination du tali, *Erythrophleum suaveolens* (Guill. & Perr.) Brenan.

Chauvelin Douh, Anaïs-Pasiphaé Gorel, Kasso Daïnou, Davy Fonteyn, Esther Bustillo, Louise Obsomer, Axel Bourdouxhe, Julie Morin-Rivat, Eric Forni, Sylvie Gourlet-Fleury, Jean Joël Loumeto et Jean-Louis Doucet

Résumé

Cette étude évalue l'abondance des graines d'*Erythrophleum suaveolens* dans la banque du sol des forêts denses humides d'Afrique centrale. Les travaux ont été menés au Nord-Congo dans deux types forestiers : la forêt à *Celtis* sur des sols argilo-sableux à sablo-argileux et la forêt à *Manilkara* sur des sols sableux. Les tiges d'*E. suaveolens* (dhp ≥ 10 cm) ont été inventoriées dans deux blocs de 400 ha, et les structures diamétriques de leurs populations ont été comparées. En outre, quatre-vingt fosses (2 x 40 fosses par type de forêt) ont été creusées aux pieds de 20 arbres (10 par forêt), sur trois couches contiguës de 10 cm chacune, soit à une profondeur totale de 30 cm et l'abondance des graines dans la banque du sol a été évaluée. La dormance des graines récoltées a été testée par des essais de germination après traitement au H₂SO₄ et cinq graines prélevées jusqu'à une profondeur de 20 cm dans la forêt à *Celtis* ont été utilisées pour estimer leur âge par Spectroscopie de Masse par Accélérateur (AMS). Dans les deux types forestiers, les structures diamétriques sont caractérisées par une distribution gaussienne, illustrant un déficit de régénération. Alors que les densités de tiges (dhp ≥ 10 cm) sont proches, avec 0,85 et 1,05 tige/ha, respectivement dans la forêt à *Celtis* et la forêt à *Manilkara*, les densités de graines sont significativement plus élevées dans la forêt à *Celtis* (8,55 graine/m²) que dans la forêt à *Manilkara* (0,15 graine/m²). Le pourcentage maximum de germination obtenu était 19,1% pour des graines n'ayant subi aucun traitement. Les lots traités à l'acide ont affiché de moindres taux de germination. Ces graines pourraient se conserver au moins une dizaine d'années dans la banque du sol. Les facteurs pouvant influencer les variations de densité des graines sont discutés et des recommandations sylvicoles sont formulées.

Mots-clés : forêt dense humide d'Afrique centrale, banque de graines du sol, densité, type de forêt, *Erythrophleum suaveolens*, germination.

4.1. Introduction

Les forêts de production d'Afrique centrale font l'objet d'un effort d'aménagement croissant, que l'on estime aujourd'hui à 40 % de la superficie totale des concessions forestières (Bayol et al., 2014). Au cœur du processus figure le plan d'aménagement qui repose notamment sur le calcul des taux de reconstitution des populations d'essences commerciales (Durrieu de Madron et Forni, 1997). Selon les normes des pays concernés, les taux de reconstitution à l'issue d'une rotation doivent atteindre une valeur minimale, à défaut le diamètre minimum d'exploitation doit être ajusté. Ces taux de reconstitution dépendent de la croissance, de la mortalité et du recrutement des populations (Picard et Gourlet-Fleury, 2008). Le faible taux de recrutement actuel des espèces héliophiles est une contrainte majeure dans le processus d'aménagement et la gestion sur le long terme de leurs populations semble compromise en l'absence d'interventions sylvicoles mûrement réfléchies (Karsenty et Gourlet-Fleury, 2006). La régénération des espèces héliophiles ne peut se faire que dans les milieux ouverts naturellement (chablis) ou artificiellement (champs, trouées d'abattage, routes abandonnées,...). Trois grands ensembles participent à la cicatrization de tels milieux : (1) le potentiel végétatif, (2) le potentiel séminal advectif, (3) le potentiel séminal édaphique (Lescure *et al.*, 1989). Le potentiel végétatif représente l'ensemble des individus ayant survécu à la perturbation. Le potentiel séminal advectif correspond aux apports postérieurs à l'ouverture du couvert forestier.

Enfin, le potentiel séminal édaphique ou banque de graines du sol est défini comme un ensemble de graines viables non germées enfouies dans le sol. La banque de graines du sol est donc une composante importante de la dynamique des populations (Warr et al., 1993), mais qui demeure très peu étudiée en Afrique centrale (Douh et al., 2014). Les rares études effectuées en la matière démontrent pourtant une importante densité de graines viables dans le sol, au moins jusqu'à 20 cm de profondeur, les horizons plus profonds n'ayant pas encore été étudiés (Douh et al., 2018).

Les graines se répartissent en deux groupes. Le premier est constitué des graines récalcitrantes qui perdent rapidement leur viabilité lorsqu'elles sont stockées, en raison d'une teneur en eau élevée. Le second comprend les graines orthodoxes qui peuvent intégrer la banque de graines du sol et y survivre plusieurs années (Swaine et Whitmore, 1998 ; Baskin et Baskin, 2003). Ces dernières graines sont généralement en dormance, laquelle peut être définie comme le processus physiologique ou mécanique empêchant leur germination immédiate (Baskin et Baskin, 2003). Ce mécanisme concerne un nombre réduit d'espèces productrices de bois d'œuvre en Afrique centrale. L'espèce *Erythrophleum suaveolens* (Guill. & Perr.) Brenan (Daïnou et al., 2011) en fait partie.

Erythrophleum suaveolens, est une espèce commerciale des forêts denses humides semi-décidues d'Afrique tropicale. Cet arbre de la famille des Leguminosae-Detarioideae connu sous le nom commercial de "Tali" (nomenclature ATIBT), est exploité pour la qualité de son bois très prisé, notamment en menuiserie et pour les travaux lourds (traverses de chemin de fer, ouvrages de ports, quais et ponts) (Okeyo, 2006).

Selon l'Organisation Internationale des Bois Tropicaux (OIBT), *E. suaveolens* fait partie des essences les plus exploitées du Bassin du Congo. Le Cameroun et le Congo en sont les principaux exportateurs (OIBT, 2012 ; de Wasseige et al., 2014). L'espèce présente une large distribution en Afrique (Aubréville, 1970 ; Hawthorne, 1995 ; Duminil et al., 2010 ; Gorel et al., 2015).

La dispersion primaire des graines est ballochore (Hawthorne, 1995 ; Doucet, 2003) et une dispersion secondaire par les rongeurs, serait possible (Guion, 2011), plus rarement par certains primates qui seraient attirés par le mucilage entourant les graines (Koné et Lambert, 2008 ; Petre et al., 2013). Les graines sont orthodoxes et la dormance des graines collectées sous les semenciers peut être levée par un traitement à l'acide sulfurique à 95% pendant 40 minutes (Delhay, 2006).

Dotée d'un tempérament héliophile (Hawthorne, 1995), *Erythrophleum suaveolens* souffre généralement d'un déficit de régénération, lequel se traduit, en forêt mature, par une distribution gaussienne des effectifs par classe diamétrique (Poorter et al., 1996 ; Durrieu De Madron et Forni, 1997). L'abondance actuelle de l'espèce dans les forêts d'Afrique centrale serait liée à une régénération importante dans des champs installés par les agriculteurs itinérants vers la fin du 19^{ème} siècle (Morin-Rivat et al., 2017).

Dans un tel contexte, l'exploitation forestière pourrait soit accélérer la régression de l'espèce en prélevant les semenciers, soit offrir des conditions propices à la germination des graines présentes dans le sol. Pour trancher la question et garantir une gestion des populations de cette espèce sur le long terme, il convient de quantifier l'abondance des graines stockées dans le sol sous différents types forestiers et de mieux comprendre les mécanismes impliqués dans la levée de la dormance.

Nos hypothèses sont : (1) les densités d'adultes étant similaires, les densités de graines d'*Erythrophleum suaveolens* présentes dans la banque du sol devraient l'être aussi, et ne sont pas influencées par le type de forêt ; (2) les densités de graines d'*E. suaveolens* varient en fonction de la profondeur dans le sol, et peuvent être présentes à plus de 20 cm ; (3) les graines d'*E. suaveolens* enfouies dans la banque du sol peuvent en conséquence demeurer viables plusieurs années.

4.2. Matériel et méthodes

4.2.1. Sites d'étude

L'étude a été menée dans deux types de forêts d'Afrique centrale, au sein des dispositifs du projet DynAffor (Dynamique des forêts d'Afrique centrale : <http://www.dynaffor.org/>), au Nord de la République du Congo.

Le premier site, dans la concession forestière attribuée à CIB/OLAM, proche de la localité de Loundoungou est situé dans une forêt à *Celtis*, tandis que le second site au sein de la concession forestière de Mokabi-Dzanga est situé dans une forêt à *Manilkara*. Les deux types de forêt diffèrent quant à leur composition floristique et leur substrat pédologique : la forêt à *Celtis* est semi-décidue, reposant sur des sols argilo-sableux à sablo-argileux typiques des alluvions, tandis que la forêt à *Manilkara*, est une forêt comprenant davantage d'espèces sempervirentes, reposant sur des sols sableux à argilo-sableux typiques des grès de Carnot (Gond et al., 2013 ;

Fayolle et al., 2014 ; Freycon, 2014) (Tableau 4.1). En termes de fertilité chimique, les sols de la forêt à *Manilkara* sont plus pauvres que ceux de la forêt à *Celtis*. La forêt à *Celtis* a été régulièrement perturbée par le passé (Oslisly et al., 2013 ; Morin-Rivat et al., 2014) par des activités humaines traditionnelles et peuvent être qualifiées de vieilles forêts secondaires (White, 1983). La forêt à *Manilkara*, est plus ancienne et moins perturbée que la forêt à *Celtis* (Oslisly et al., 2013; Morin-Rivat et al., 2014).

Tableau 4.1. Description synthétique des deux types de forêt (forêt à *Celtis* et forêt à *Manilkara*) (Verelst, 2009 ; Fayolle et al., 2012 ; Freycon, 2014). En tenant compte des précipitations relevées entre 2000 et 2008 à Ouessou, Impfondo et Mbaïki.

	Forêt à <i>Celtis</i> (F-Celt)	Forêt à <i>Manilkara</i> (F-Mani)
Coordonnées géographiques	02°18' - 02°22'N	03°01' - 03°37'N
	17°31' - 17°34'E	16°30' - 17°22'E
Altitude (m)	410 – 460	510 – 570
Pluviométrie annuelle (mm/an)	1729 mm	1670 mm
Type de sol	Acrisol-Arenosol-Greysol	Acrisol-Arenosol
Géomorphologie	Piedmont au bord de la cuvette congolaise	Plateau à grès de Carnot
Type de forêt	semi-sempervirent	semi-sempervirent et sempervirent

4.2.2. Structures des populations d'*Erythrophleum suaveolens*

Tous les semenciers d'*E. suaveolens* de diamètre à hauteur de poitrine (dhp) ≥ 10 cm ont été inventoriés et cartographiés dans deux blocs de 400 ha. Cet inventaire a permis de caractériser les structures des populations de l'espèce (distribution des effectifs par classe de diamètre).

4.2.3. Dispositif expérimental et tests de germination

En 2014 dans chaque bloc de 400 ha, un semencier d'*E. suaveolens* a été choisi aléatoirement par classe de diamètre, dans une gamme de dhp variant de 30 à 120 cm (répartis en dix classes de diamètre), procurant un total de 10 semenciers par site. Le diamètre de 30 cm correspond au diamètre minimal de reproduction de l'espèce (Doucet, 2003 ; Kouadio, 2009). Quatre fosses de surface unitaire 1 m x 1 m ont été creusées à une distance de 5 m de la base de chaque semencier dans les quatre directions cardinales (Annexe 4.1). Au total, 80 fosses ont donc été creusées pour l'ensemble des deux sites.

Le sol a été prélevé minutieusement sur trois couches contiguës de 10 cm chacune (continuellement vérifiée à l'aide d'un étalon de 10 cm de long) à l'aide d'une bêche et d'une truelle, sur une profondeur totale de 0 à 30 cm (Annexe 4.1). L'échantillon de sol prélevé par couche a été tamisé (mailles de 2 mm de largeur) et les graines d'*Erythrophleum suaveolens* trouvées ont été collectées.

Afin d'estimer l'âge des graines dans la banque du sol, cinq graines ont été prélevées dans deux couches différentes au sein de la forêt à *Celtis* : 4 graines dans la couche 0-10 cm, et une graine dans la couche 10-20 cm. La forêt à *Celtis* et les couches susmentionnées ont été retenues pour la datation car étant les plus représentatives de la majorité des graines récoltées, contrairement à la forêt à *Manilkara* où la banque de graines du sol d'*E. suaveolens* s'est avérée quasi-inexistante (voire résultats).

La datation des cinq graines a été effectuée par la méthode radiocarbone utilisant la Spectroscopie de Masse par Accélérateur (SMA) au Centre d'Innovation Bio-Science de Londres (Beta Analytics). La méthode de datation via SMA permet d'obtenir des comptages isotopiques très précis sur des échantillons individuels en n'utilisant que de très petites quantités de carbone (< 100 µg) (Donahue, 1995 ; Moriuchi et al., 2000), ce qui était adapté pour la datation des graines.

La calibration des datations obtenues a été effectuée en utilisant le programme OxCal (Bronk Ramsey, 1995 ; Hua et al., 2013 ; Reimer et al., 2013). Les graines restantes ont été conservées pendant 17 mois dans des enveloppes avant les tests de germination. Compte tenu du nombre très faible de graines récoltées dans la forêt à *Manilkara* et à plus de 10 cm de profondeur dans la forêt à *Celtis* (voire résultats), les tests de germination n'ont été effectués qu'à l'aide des semences collectées dans la couche 0-10 cm de la forêt à *Celtis*. Le lot de graines utilisé provient de cinq individus d'*E. suaveolens* de diamètres compris entre 30 et 70 cm (Tableau 4.2). Pour chaque individu, le lot de graines a été divisé en trois traitements pour tester les modalités suivantes de levée de dormance, à raison de 46 à 47 graines par traitement :

- (1) Trait.0 = aucun traitement ;
- (2) Trait.1 = graines trempées dans une solution d'acide sulfurique (H₂SO₄) diluée à 95% pendant 20 minutes ;
- (3) Trait.2 : graines trempées dans une solution d'acide sulfurique (H₂SO₄) diluée à 95% pendant 60 minutes.

Le choix de ces différentes modalités repose sur des études précédentes (Delhaye, 2006 ; Kouadio, 2009).

Après chaque immersion dans l'acide sulfurique, les graines ont été rincées dans de l'eau distillée pendant une heure, en changeant l'eau de rinçage toutes les 20 minutes (Footitt et Cohn, 1995 ; Delhaye, 2006 ; Kouadio, 2009).

Tableau 4.2. Nombre de graines pour chaque individu et modalités de levée de dormance. Traitement 0 : aucun traitement ; Traitement 1 : H₂SO₄ à 95% pendant 20 minutes ; Traitement 2 : H₂SO₄ à 95% pendant 60 minutes.

Arbres	Nombre de graines			
	Trait.0	Trait.1	Trait.2	Total
Tali n°1	10	9	9	28
Tali n°2	10	10	10	30
Tali n°3	10	10	10	30
Tali n°4	9	9	9	27
Tali n°5	8	8	8	24
	47	46	46	139

Les tests de germination ont été menés en serre à Gembloux Agro-Bio Tech (Université de Liège, Belgique), à une température moyenne de 25°C et une humidité moyenne de 60%.

Les graines ont été immédiatement semées après les traitements (mises en terre et recouvertes d'une pellicule de terreau de 3 mm d'épaisseur) le 13 novembre 2016, dans des pots individuels de 0,5 l remplis de 2/3 de terreau et d'un mélange de 1/3 de sol rouge ferralitique récolté sur le terrain. Cette terre ferralitique a été incorporée au substrat dans la mesure où il a été démontré l'influence du substrat bactérien naturel du sol sur la germination des graines de cette espèce (Diabate et al., 2005). Les graines semées étaient arrosées par un système automatique et la germination a été suivie quotidiennement. L'expérience a pris fin le 2 mars 2017, soit après 16 semaines de suivi. À la fin de l'expérimentation, le nombre de graines ayant effectivement germé, le nombre de graines non germées d'apparence saine, et le nombre de graines altérées (les graines infestées, pourries...), ont été estimées pour chaque traitement (Danthu, 1993 ; Elazazi, 2016). Le pourcentage de germination a ensuite été calculé (Maguire, 1962). Les graines d'apparence saine ont ensuite été soumises à un "test de coupe de graines" (Ensconet, 2009).

4.2.4. Analyse des données

Les différences de densités de graines entre les deux types de forêts ont été testées à l'aide du test non paramétrique de Kruskal-Wallis. Un modèle linéaire généralisé (GLM) binomial à un facteur fixe a été utilisé pour tester l'effet des trois modalités de traitements (McCullagh et Nelder, 1989 ; Hardin et Hilbe, 2007).

4.3. Résultats

4.3.1. Structures des populations et densité de la banque de graines du sol d'*E. suaveolens*

Les densités observées sont de 0,85 tige/ha ($dhp \geq 10$ cm) dans la forêt à *Celtis* et de 1,05 tige/ha dans la forêt à *Manilkara*. Le nombre d'arbres potentiellement fertiles ($dhp \geq 30$ cm), est respectivement de 0,34 et de 0,99 arbre/ha.

Globalement, les structures des populations démontrent un déficit de régénération au sein des deux types de forêts (Figure 4.1). Le nombre total de graines collectées dans le sol est de 342 graines pour la forêt à *Celtis* et 6 graines pour la forêt à *Manilkara*, avec des densités moyennes de 8,55 graines/m² et 0,15 graine/m², respectivement (Tableau 4.3). La différence de densité de la banque de graines du sol entre les deux types de forêt est significative (Test de Kruskal-Wallis ; $H = 7,5$; $p < 0,001$). La densité de graines de *E. suaveolens* est surtout concentrée dans la première couche sondée et aucune graine n'a été observée dans la troisième couche.

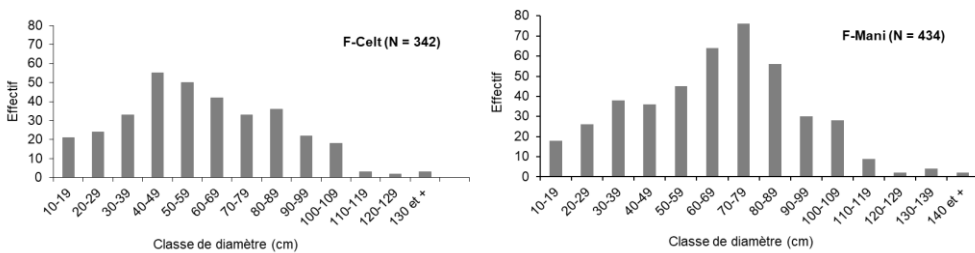


Figure 4.1. Structures des populations d'*Erythrophleum suaveolens* au sein des deux types de forêts, forêt à *Celtis* (F-Celt) et forêt à *Manilkara* (F-Mani).

Tableau 4.3. Nombre de graines collectées dans les deux types de forêts (forêt à *Celtis* et forêt à *Manilkara*) par classe de diamètre (30 = [30-40[, 40 = [40-50[, etc.) et par couche de sol. Les lots de graines utilisées pour les tests de germination proviennent des lots indiqués d'un astérisque.

Forêt à <i>Celtis</i> (vieille forêt secondaire)											Total de graines
	Tali n°1	Tali n°2	Tali n°3	Tali n°4	Tali n°5	Tali n°6	Tali n°7	Tali n°8	Tali n°9	Tali n°10	
Diamètre (cm)	30	40	50	60	70	80	90	100	110	120	
Couches de sol (cm)											
0-10	30*	115*	84*	31*	26*	14	19	3	8	6	336
10-20	0	3	0	3	0	0	0	0	0	0	6
20-30	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Total	30	118	84	34	26	14	19	3	8	6	342
Forêt à <i>Manilkara</i> (forêt ancienne)											Total de graines
	Tali n°1	Tali n°2	Tali n°3	Tali n°4	Tali n°5	Tali n°6	Tali n°7	Tali n°8	Tali n°9	Tali n°10	
Diamètre (cm)	30	40	50	60	70	80	90	100	110	120	
Couches de sol (cm)											
0-10	0	0	0	0	0	0	1	0	2	0	3
10-20	0	2	0	0	0	0	0	0	1	0	3
20-30	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Total	0	2	0	0	0	0	1	0	3	0	6

4.3.2. Influence des traitements sur le taux de germination

Au terme de l'expérience, tous traitements confondus, le pourcentage de germination observé a été faible, puisqu'il n'a atteint que 12,9% des graines semées. Les graines restantes étaient à 46,8% des graines non germées d'apparence saine, et à 40,3% ont été altérées par la pourriture. Plus précisément, les taux de germination sont respectivement de 19,1 %, 4,3 % et 15,2% pour des traitements d'intensité croissante (Trait.0, Trait.1 et Trait.2) (Figure 4.3 ; Tableau 4.4). La probabilité de germination des graines est significativement plus faible pour le traitement 1. La probabilité que les graines demeurent d'apparence saine est significativement plus faible pour le traitement 2. Enfin, c'est également ce dernier traitement qui donne la probabilité d'altération des graines la plus élevée (56%).

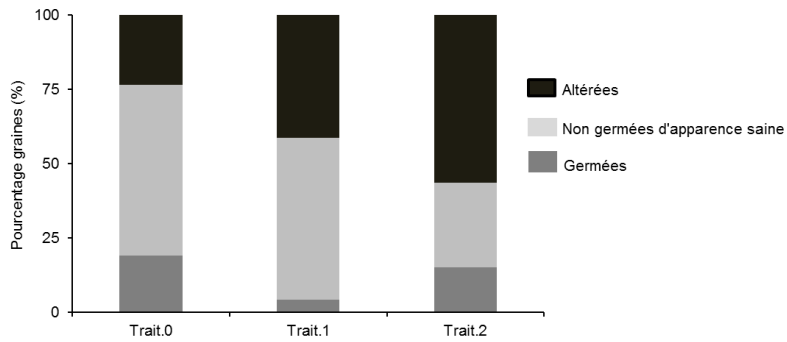


Figure 4.2. Pourcentage des graines germées (gris), des graines non germées d'apparence saine (gris perle) et des graines altérées (noir) en fonction des différents traitements. Trait.0 = aucun traitement, Trait.1= H_2SO_4 à 95% pendant 20 minutes et Trait.2 = H_2SO_4 à 95% pendant 60 minutes.

Tableau 4.4. Prédiction et paramètres des modèles linéaires généralisés utilisés, les variables expliquées (probabilités des graines germées, non germées d'apparence saine et altérées) suivant une loi binômiale. ES = Erreur Standard.

	Paramètres modèle linéaire	Traitement 0 (intercepte)	Traitement 1	Traitement 2	AIC	
					Modèle	Modèle NULL
Germées	Probabilité prédite et ES	19 % ± 6 %	4 ± 3 %	15 % ± 5%		
	Estimation	-1.44	-1.65	-0.28		
	Erreur standard	0.37	0.81	0.55	101.59	107.15
	Z-value	-3.88	-2.03	-0.50		
	P-value	<0.001	0.04	0.61		
Non germées d'apparence saine	Probabilité prédite et ES	57 ± 7 %	54 ± 7 %	28 ± 6 %		
	Estimation	0.30	-0.12	-1.23		
	Erreur standard	0.29	0.41	0.44	182.31	192.31
	Z-value	1.02	-0.30	-2.80		
	P-value	0.30	0.76	0.005		
Altérées	Probabilité prédite et ES	23 ± 6 %	41 ± 7%	56 ± 7%		
	Estimation	-1.18	0.83	1.44		
	Erreur standard	0.34	0.46	0.45	176.50	187.42
	Z-value	-3.44	1.82	3.18		
	P-value	<0.001	0.07	<0.005		

4.3.3. Datation radiocarbone par Spectrométrie de Masse par Accélérateur (SMA)

Considérant l'année de collecte des graines (2014), les datations indiquent un âge compris entre 5 et 9 ans (Annexe 4.2). En effet, les graines auraient été dispersées avec les plus fortes probabilités au cours des périodes suivantes : 2005-2009 (91,5%), 2006-2009 (88,5%), 2007-2009 (68,2%), 2007-2009 (80,5%) et 2007-2009 (85,3%), respectivement pour les graines F-Celt 01, F-Celt 02, F-Celt 03, F-Celt 04 et F-Celt 05.

4.4. Discussion

4.4.1. Variation de la banque de graines du sol d'*E. suaveolens* en fonction des types de forêt

La densité de graines d'*E. suaveolens* est significativement plus faible dans la forêt à *Manilkara* que dans la forêt à *Celtis*. Une telle différence pourrait résulter de plusieurs facteurs mutuellement non exclusifs : le degré de maturation de la forêt, le climat, l'abondance des semenciers, les communautés de prédateurs et pathogènes de graines.

Toutes espèces confondues, les densités de graines dans les sols forestiers tropicaux varient de 25 à 3350 graines/m² (Garwood, 1989). La densité de la banque de graines du sol en forêts matures est inférieure à celle des forêts secondaires (Hall et Swaine, 1980 ; Uhl et al., 1981). Cette variabilité est en partie liée à la composition spécifique des types forestiers au cours de la succession végétale. En effet, les espèces pionnières et/ou héliophiles des forêts perturbées produisent un stock plus important de graines et, par conséquent, présenteraient davantage de graines dormantes dans la banque du sol (Hopkins et Graham, 1983 ; Uhl et Clark, 1983 ; Saulei, 1984 ; Lawton et Putz, 1988) (voire tableau 4.3). Warr et al. (1993), confirment que les densités de graines diminuent progressivement au gré de la succession végétale. Nos deux types forestiers répondent à la même logique. Douh et al. (2018) ont mis en évidence des banques de graines (toutes espèces confondues) plus abondantes dans la forêt à *Celtis* que dans la forêt à *Manilkara*.

La forêt à *Manilkara* est plus âgée que la forêt à *Celtis* (Fayolle et al., 2014 ; Douh et al., 2018), ce qui est confirmé par les structures des populations d'*E. suaveolens*. En effet, le mode est situé dans la classe 70-79 cm dans les premières alors qu'il est observé dans la classe 40-49 cm dans les secondes. Morin-Rivat et al. (2016) considèrent que le mode de la population d'*E. suaveolens* est un indicateur fiable de l'ancienneté de la forêt.

Toutefois, le nombre quasi-inexistant de graines dans la banque du sol de la forêt à *Manilkara* n'est pas lié à une moindre abondance d'arbres adultes. En effet, les densités de pieds potentiellement fertiles (dhp \geq 30 cm) sont plus élevées dans cette forêt que dans la forêt à *Celtis*.

Cependant, certaines espèces pionnières et/ou héliophiles ne fructifient plus quand le stade forestier est trop évolué, notamment lorsqu'elles se retrouvent en dessous de la canopée (Mbarga et al., 1999). Cela pourrait être le cas d'*E. suaveolens*, car l'espèce atteint tout au plus 40 m de haut et est donc susceptible d'être surcimée par d'autres espèces dans les forêts très âgées. Ouédraogo et al. (2016) confirment que les diamètres de floraison et de fructification d'*E. suaveolens* sont influencés par le type de forêt et que la probabilité de fructification de l'espèce dépend de l'exposition de sa couronne à la lumière. Par ailleurs, selon les mêmes auteurs, la proportion d'*E. suaveolens* émergents varie fortement entre les sites.

Les facteurs climatiques (température, pluviométrie, humidité, etc.) peuvent aussi influencer le cycle de floraison et de fructification des espèces d'arbres (Hecketsweiler, 1992 ; Mapongmetsem et al., 1998).

Toutefois, selon la classification de Köppen, la forêt à *Celtis* est soumise au climat de type Am, tandis que la forêt à *Manilkara* est de type Aw, tout en étant à proximité de la limite avec le climat de type Am (Verelst, 2009 ; Freycon, 2014).

Un autre facteur explicatif serait une différence dans les communautés animales intervenant dans la prédation et/ou la dispersion secondaire des graines.

En forêt tropicale d'Afrique, Effiom et al. (2013) ont démontré que les rongeurs pourraient proliférer en cas de chasse intense de grands mammifères. Or, l'abondance des rongeurs peut se traduire par une plus grande prédation des graines (Evrard et al., 2017). Il existe bel et bien une importante différence entre les deux types de forêts. La zone étudiée dans la forêt à *Manilkara* est soumise à une plus forte pression de chasse (Stokes et al., 2010 ; Haurez et al., 2013 ; Mbete et al., 2014) et une possible prolifération des rongeurs.

Guion (2011) ayant confirmé que les graines d'*E. suaveolens* étaient recherchées par un rongeur (*Cricetomys emini*), une prédation importante des graines n'est donc pas à exclure. Il n'est toutefois pas impossible que ce rongeur puisse aussi participer à une dispersion secondaire des graines via la pratique du « scatter-hoarding » (Tosso et al., 2017).

Les conditions édaphiques pourraient également jouer un rôle déterminant. D'une part, la fertilité du sol pourrait influencer la reproduction des arbres (Cardoso et al., 2012). Sollins (1998) estime que la production de fruits diminue avec la diminution du pH du sol (voire aussi Proctor et al., 1983). Par conséquent, la production de graines peut grandement différer entre les deux sites compte tenu des caractéristiques différentes des sols. D'autre part, l'acidité et/ou la porosité du sol pourrait influencer la conservation des graines (Chen et al., 2013). Cette dernière hypothèse semble toutefois peu vraisemblable dans notre cas car d'autres graines dormantes et a priori moins résistantes que celles d'*E. suaveolens* (par exemple *Nauclea diderrichii*) ont été bel et bien observées dans la banque du sol de la forêt à *Manilkara* (Douh et al., 2018).

Enfin, Augspurger (1983) et Augspurger et Kelly (1984) estiment que les habitats à canopée fermée et ombragée pourraient être des zones de prédilection d'une intense activité fongique entraînant la mortalité des graines dans la banque du sol. Christensen (1989) rappelle à cet effet que les activités fongiques peuvent avoir des effets saprophytes ou pathogènes sur la banque de graines causant la mortalité des graines. Par exemple, certains champignons sont des saprophytes généralistes qui se nourrissent des graines viables avec des cellulases et d'autres enzymes dégradantes (Mills, 1983 ; Crist et Friese, 1993). Dalling et al. (1998) démontrent également que la réduction des populations fongiques augmenterait significativement la survie des graines dans la banque du sol.

4.4.2. Influence des traitements sur la germination de la banque de graines du sol

Les essais de Delhay (2006) et Kouadio (2009) ont montré que les graines récoltées directement après dispersion et qui ne sont pas traitées (Trait.0 dans notre cas) présentaient des pourcentages de germination relativement faibles (0 et 32%, respectivement) par rapport à celles traitées à l'acide sulfurique (70 et 98 %, respectivement).

respectivement). Des résultats similaires ont été obtenus pour *Acacia auriculiformis* Cunn. Ex. Benth., espèce dont les graines présentent une dormance tégumentaire comparable à celle d'*E. suaveolens* (Azad et al., 2011 ; Olatunji et al., 2012).

Dans notre étude, le traitement témoin (Trait.0) affiche au contraire une probabilité de germination plus élevée (19,14%) que les lots traités (4,34 % et 15,21%). Contrairement aux graines des études précédentes qui ont été récoltées directement sur le sol aux pieds des semenciers (Delhay, 2006 ; Kouadio, 2009 ; Azad et al., 2011 ; Olatunji et al., 2012), la probabilité de germination plus élevée du traitement témoin (Trait.0) pourrait s'expliquer par le séjour des graines dans la banque du sol qui a probablement amorcé la levée de dormance, permettant à l'eau d'atteindre l'embryon de la graine.

La présente étude nous conduit à l'hypothèse de la présence de deux types de graines dans le sol : (1) des graines encore dormantes et (2) des graines ayant achevé leur dormance. Les graines en fin de dormance auront la possibilité de germer lorsqu'elles sont mises dans des conditions favorables en termes d'hydratation, de température et d'oxygène (Augsburger et Kitajima, 1992 ; Dalling et al., 1998 ; Baraloto et al., 2005).

Pour les graines encore dormantes, un traitement à l'acide sulfurique (H_2SO_4) devrait lever leur dormance. L'intensité de ce traitement devrait toutefois être adaptée en fonction du temps de séjour dans le sol, lequel ne peut être déterminé a priori.

4.4.3. Longévité des graines dans la banque du sol

Les graines d'*E. suaveolens* survivent au moins 5 à 9 ans dans le sol. Ce cas n'est pas unique. Des graines de *Zanthoxylum ekmanii* âgées de 15-16 ans ont été trouvées dans les trois premiers centimètres de la banque du sol ; chez *Trema micrantha*, les âges varient entre 20 à 21 ans tandis que *Croton billbergianus* présente des semences pouvant rester viables dans la banque du sol pendant 38 ans (Dalling et Brown, 2009). Toutefois, le fait qu'aucune graine d'*E. suaveolens* n'ait été trouvée à plus de 20 cm de profondeur plaiderait en faveur d'une viabilité malgré tout limitée, laquelle confirmerait les résultats obtenus lors des traitements à l'acide.

4.4.4. Implications sylvicoles

L'ouverture du couvert forestier lors de l'exploitation forestière (création des parcs de chargement, routes, chablis) stimule la banque de graines du sol (Dupuy et al., 1998). Des graines autrefois enfouies dans la banque du sol se retrouvent alors en surface expliquant la régénération d'*E. suaveolens* en bordure de routes (Kouadio, 2009 ; Kleinschroth, 2016). Néanmoins, l'étendue de telles ouvertures du couvert forestier demeure limitée à 6% dans les forêts légalement exploitées (Kleinschroth, 2016), ce qui ne paraît pas suffisant pour pallier le déficit de régénération observé dans les zones d'études. Dans ce cas, des interventions sylvicoles basées sur des techniques de plantations ou d'enrichissement sont possibles pour contribuer efficacement à gérer de façon durable les forêts de production afin d'assurer leur renouvellement et leur pérennité (Favrichon et al., 1997).

Ainsi, pour pallier l'important déficit de régénération des plantules d'*E. suaveolens*, une régénération artificielle à partir des plantules produites en pépinière pourrait se faire en zone de forêt dégradée (Doucet et al., 2016). On veillera néanmoins à ne pas produire de plants à partir de graines récoltées sur des pieds isolés, du fait de la forte dépression de consanguinité observée chez cette espèce (Duminil et al., 2016).

4.5. Conclusion

Nos différentes hypothèses n'ont pu être confirmées. Nous avons effectivement montré que la densité de graines d'*E. suaveolens* était influencée par le type forestier, indépendamment de la densité de semenciers potentiels. La densité de graines diminue rapidement avec la profondeur et devient nulle à partir de 20 cm.

Une levée progressive de la dormance et une plus forte vulnérabilité des graines aux pathogènes expliquerait une survie se limitant à une dizaine d'années dans les sols tropicaux. L'exploitation forestière pourrait favoriser la germination d'une partie de ces graines. Mais, cela ne permettra probablement pas de compenser les déficits de régénération fréquemment observés pour cette espèce (Kouadio, 2009 ; Morin-Rivat et al., 2017). Si rien n'est fait pour compenser ce déficit, il est très probable que l'espèce régresse fortement au gré des rotations successives à l'instar d'autres grandes espèces héliophiles comme l'ayous, *Triplochiton scleroxylon* (Karsenty et Gourlet-Fleury, 2006).

La plantation dans les milieux ouverts avec des plantules provenant des graines récoltées sur des pieds non isolés et conduites en pépinière serait nécessaire voire essentielle.

Chapitre 5

Near Infrared Hyperspectral Imaging and chemometrics for the discrimination of soil seed bank of two central African tree species : *Erythrophleum suaveolens* and *Erythrophleum ivorense*

L'étude de la banque de graines du sol telle que réalisée dans le chapitre 3 nécessite de prélever des échantillons de sol et les mettre dans des conditions favorables de germination de graines qu'ils contiennent. Cette manipulation demande beaucoup d'espace et de temps. En outre, il convient d'éviter la contamination des échantillons par des graines allogènes. Afin de faciliter ce travail laborieux, le présent chapitre évalue la faisabilité d'utiliser l'imagerie hyperspectrale proche infrarouge pour détecter et identifier les graines présentes dans le sol. Par souci de cohérence, il garde le même modèle biologique que le chapitre précédent, à savoir, *Erythrophleum suaveolens*. Afin d'évaluer la robustesse de la technique, une espèce sœur, *E. ivorense*, complète l'expérimentation.

Le chapitre est préparé sous forme d'article en vue d'une prochaine soumission sous la référence :

Douh, C., Doucet, J.-L., Tosso, F., Daïnou, K., Gorel, A.-P., Loumeto, J.J., Mukendi Kayoka, N., Fernández Pierna, J.A., 2018. Near Infrared Hyperspectral Imaging and chemometrics for the discrimination of soil seed bank of two central African tree species : *Erythrophleum suaveolens*, and *Erythrophleum ivorense*.

Chauvelin Douh, Jean-Louis Doucet, Félicien Tosso, Kasso Dainou, Anaïs-Pasiphaé Gorel, Jean Joël Loumeto and Juan Antonio Fernández Pierna.

Abstract

The soil seed bank contains small seeds that are almost unobservable or difficult to quantify. Usually, they are identified after germination trials in nursery which are cumbersome and time-consuming. The present work explores a new approach based on near infrared hyperspectral imaging coupled with chemometric tools. This study focuses on the soil seed bank of the African moist forest which is still poorly investigated. 83 seeds of two sisters species, namely *E. suaveolens* and *E. ivorens*, collected in the soil bank (between 0 and 10 cm, in Gabon, Cameroon and Congo) were used. Using principal component analysis and partial least squares discriminant analysis, we study the capacity of near-infrared hyperspectral imaging spectroscopy to identify the seeds of both studied species. This method is fast, non-destructive and offer new perspectives to investigate the forest soil seed bank.

Key-words : soil seed bank, tree species, NIR, hyperspectral Imaging, chemometrics, identification, discrimination.

5.1. Introduction

Soil is a complex mineral and organic matrix and the fundamental links between chemical measurements and soil properties are particularly difficult to understand (Ben-Dor and Banin, 1995). The soil seed bank designates the stock of viable seeds in the soil (Lipoma et al., 2018). It is considered as a significant compartment of the natural regeneration of both temperate and tropical forests (Roberts, 1981 ; Sousa et al., 2017), and represents the memory of plant communities in an ecosystem (Plue et al., 2010 ; Skowronek et al., 2014). Studies dealing with the soil seed bank could provide informations on the structure and functioning of the forest ecosystems (Odum, 1969 ; Hille Ris Lambers et al., 2005). In the tropics, such studies have been mainly conducted in Asia and America (Martins and Engel, 2007 ; Shen et al., 2014 ; Sousa et al., 2017). However, very few studies have been done on this subject in central Africa (see Dainou et al., 2011 ; Douh et al., 2018). Classically, in order to identify the species present in the soil seed bank, germination tests are needed (Dainou et al., 2011 ; Sousa et al., 2017). These methods are generally time consuming and protocols can vary from one study to another (Plaza-Bonilla et al., 2014). Another difficulty comes from ascertaining the viability of non-germinated seeds at the end of the experiments, which it is not appropriate for the smallest dormant seeds, which are almost unobservable in the soil bank. There is, thus, an urgent need in using faster and more accurate analytical techniques to avoid underestimation in the quantification of the soil seed bank.

In the recent years, new methods based on Near InfraRed (NIR) spectroscopy technology have been developed. Thus, NIR has been linked with a microscope to create the NIR microscopy (NIRM). This hyphenated instrument includes a classical NIR spectrometer coupled with an optical microscope in which the optics has been adapted to NIR radiation. NIR microscopes allow the spectra to be collected from extremely small sample areas (typically, 50 μ m \times 50 μ m or less, depending on the instrument and the configuration) (Yang et al., 2011). Recent developments in NIR focal plane array (FPA) technology offer a solution to this problem in the form of imaging spectroscopy, which combines the advantages of spectroscopic and microscopic methods, along with much faster sample analysis since the spectral data are acquired in parallel. A NIR Hyperspectral Imaging (NIR-HSI) spectrometer gathers spectral and spatial data simultaneously by recording sequential images of a pre-defined sample (Fernández Pierna et al., 2004).

For both classical NIR and NIR-HSI, the advantages include simplicity of data acquisition, low cost per analysis, rapid inspection, nondestructive method, and accuracy (Fernández Pierna et al., 2004, 2012 ; Dale et al., 2012). Nonetheless, in NIR spectroscopy systems, the samples usually have to be ground at less than 1 mm. With NIR-HSI systems sample preparation is not necessary. The samples can be scanned without any grinding and can be subsequently used for other purposes (e.g., for germination trials) (Roggo et al., 2005).

Also, with NIR techniques, one measure gives one average spectrum, while thousands of spectra can be obtained with NIR-HSI, giving a complete picture of the distribution of chemical compounds at the pixel level (Fernández Pierna et al., 2009; Dale et al., 2013; Shahin et al., 2014). Considering the complexity of the spectrum, Chemometrics and multivariate statistical approaches are needed to progress in the exploitation of the data (Massart et al., 1998).

Recently, NIR-HSI has been used to discriminate mung bean seeds into normal and hard groups (Phuangsombut et al., 2018). This technique has also been used to identify the authenticity of maize seed varieties (Cui et al., 2018), among others. NIR-HSI has been revealed as a promising tool in the discrimination and identification of the quality of cereal grains (Fernández Pierna et al., 2010 ; Vermeulen et al., 2017 ; Caporaso et al., 2018). However, to our knowledge, this technique has never been used to discriminate or quantify the seed bank of forest soils. In this work, a complete procedure based on NIR-HSI coupled with chemometrics has been proposed in order to discriminate the soil seed bank of the two sister species exhibiting relatively similar morphological characteristics, namely *Erythrophleum suaveolens* and *Erythrophleum ivorense*.

5.2. Material and methods

5.2.1. Species study and sampling of the soil seed bank

Erythrophleum suaveolens and *Erythrophleum ivorense* are two timber species belonging to the family of Leguminosae–Detarioideae, exploited in central Africa (commonly known as "Tali"). *E. suaveolens* is found in semi-deciduous rain tropical forests, forest galleries and dry forests while *E. ivorense* is found in evergreen rain forests (Aubréville, 1970 ; Duminil et al., 2010). Both species are parapatric and their distinction in contact zones is challenging (Gorel et al., 2015 ; Duminil et al., 2016).

In this study, seeds of *E. suaveolens* were collected in June 2015 in the forests of the North of the Republic of Congo (Loundoungou) within 4 km²-plots of the DynAfFor project (Dynamique des Forêts d'Afrique Centrale/<http://www.dynaffor.org>). Seeds of *E. ivorense* were collected in June 2008, 2009 and 2015 in Ma'an (Cameroon), and Estuaire sites (Gabon) (Figure 5.1). Globally, 83 seeds were collected in the 0-10 cm layer of soil. Table 5.1 summarizes the characteristics of the collection sites (Segalen, 1967 ; Freycon, 2014).

Table 5.1. Synthetic description of the collection sites of seeds of *E. suaveolens* and *E. ivorense*

	Cameroon (Ma'an)	Congo (Loundoungou)	Gabon (Estuaire)
Geographical coordinates	02°21'-02°35'N	02°18' - 02°22'N	0°23'-0°24'N
	08°42'-09°42'E	17°31' - 17°34'E	9°15'-9°27'E
Altitude (m)	600 – 800	410 – 460	800 – 1000
Annual rainfall (mm/an)	2800	1686	2831
Soil types	Ferralsols	Acrisols-Arenosols-Greysols	Acrisols-Arenosols-Greysols
Geomorphology	sandy to sandy-clay	Alluvial deposits in the Congolese Cuvette	Shale sandstone -Shale limestone
Forest types	Evergreen	Semi-deciduous	Evergreen

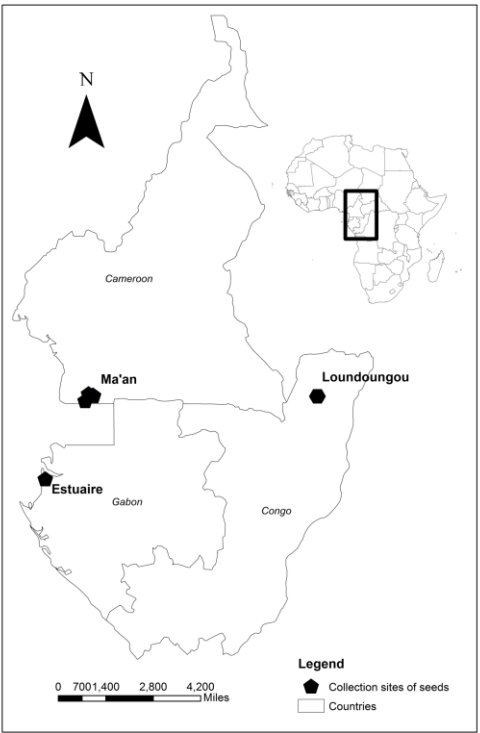


Figure 5.1. Location of the collection sites of seeds in Cameroon (Ma'an), in Congo (Loundoungou) and in Gabon (Estuaire).

Reference numbers have been assigned to each seed (68 seeds of *E. suaveolens* and 15 seeds of *E. ivorensis*). Seeds were kept at ambient temperature and humidity until posterior analysis using NIR-HSI.

5.2.2. NIR hyperspectral imaging

Near-infrared hyperspectral images were acquired with a system combining a NIR hyperspectral line scan instrument and a conveyor belt (BurgerMetrics SIA, Riga, Latvia; Figure 5.2). The camera was an SWIR XEVA CL 2.5 320 TE4 camera (SPECIM Ltd, Oulu, Finland) using an ImSpector N25E spectrograph that includes a cooled, temperature-stabilized mercury-cadmium-telluride detector (XENICS nv, Leuven, Belgium). The images were acquired in the wavelength range from 1100 nm to 2400 nm, with a 6.3-nm spectral resolution (ie, 209 wavelengths), and a width of 320 pixels using the protocol described in Fernández Pierna et al. (2006, 2012) and Vermeulen et al. (2010). 32 scans per image have been averaged and each pixel provides an absorbance spectrum at each pixel of the image.

The Near-infrared spectra acquired on both faces of each seed (lower and upper) (Figure 5.3) were extracted with HyperSee software (BurgerMetrics SIA, Riga, Latvia) and an average of 1000 pixels/spectra per seed were selected. Spectra with spikes (due to bad/death pixels) were removed from all images.



Figure 5.2. Near-infrared (NIR) hyperspectral imaging system (courtesy of the Walloon Agricultural Research Center, Belgium).

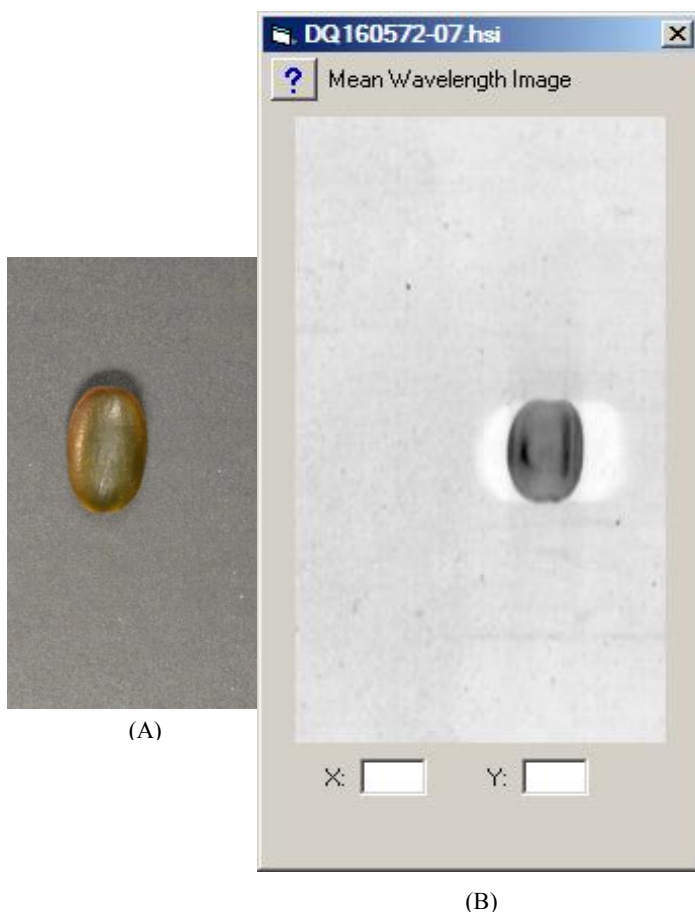


Figure 5.3. a) RBF image of a seed and b) NIR-HIS image of the same seed.

5.2.3. Analyses

5.2.3.1. Soil seed bank identification

The first step before chemometrics analysis is the building of a spectral library. This is done by selecting representative spectra of each seed variety from each acquired image. This spectral library was, then, used to assess the capacity of the NIR-HSI to distinguish seeds of *E. suaveolens* and *E. ivorensense*. Once the library has been built, different chemometric tools have been used, namely a non-supervised method, principal component analysis (PCA, Legendre and Gallagher, 2001 ; Wise et al., 2006), and a supervised technique, partial least squares discriminant analysis (PLS-DA, Barker and Rayens, 2003 ; Roggo et al., 2005 ; Naganathan et al., 2008 ; Williams et al., 2009 ; McGoverin et al., 2011).

The PCA was used as an exploratory method to investigate the possibility of distinguishing the seeds of the two species on the basis of their spectra linked to the chemical differences of the seeds constituents (Janné et al., 2001 ; Dale et al., 2012 ; Fernández Pierna et al., 2012). The PCA loadings obtained from the PCA were investigated to figure out which molecules were responsible of the separation, if any, of seeds for both species (Reeve et al., 1996 ; Silverstein et al., 2007 ; ASD Inc. 2005-2013).

When dealing with PLS-DA, a first calibration model needs to be built before being validated to check its capacity for discriminating both seed species. For this, 50 and 11 seeds of *E. suaveolens* and *E. ivorens* respectively were used for calibration and 18 and 4 seeds (respectively for *E. suaveolens* and *E. ivorens*) for validation. The accuracy of the PLS-DA classification model was determined in terms of sensitivity and specificity values. Sensitivity or true positive rate is a statistical measure of how the classification model is able to recognize a sample belonging to a given class. And, the specificity or true negative rate measures the ability of the model to reject all samples not belonging to that given class (Eylenbosch et al., 2017).

All the analyses were performed using the Matlab R2015a software (The MathWorks, Inc, Natick, MA, USA) and the computing environment R (Team, 2013).

5.3. Results and discussion

5.3.1. Spectral signatures of *E. suaveolens* and *E. ivorens* seeds

Figure 5.4 shows the spectra and the raw mean spectra NIR of *E. suaveolens* and *E. ivorens* seeds obtained with NIR-HSI. The overall level of absorbance appears to be higher for *E. ivorens* seeds than for *E. suaveolens* seeds. This trend shows that seeds of *E. suaveolens* would have significant light scattering, which would lead to a high level of reflection and therefore a relatively lower level of absorbance.

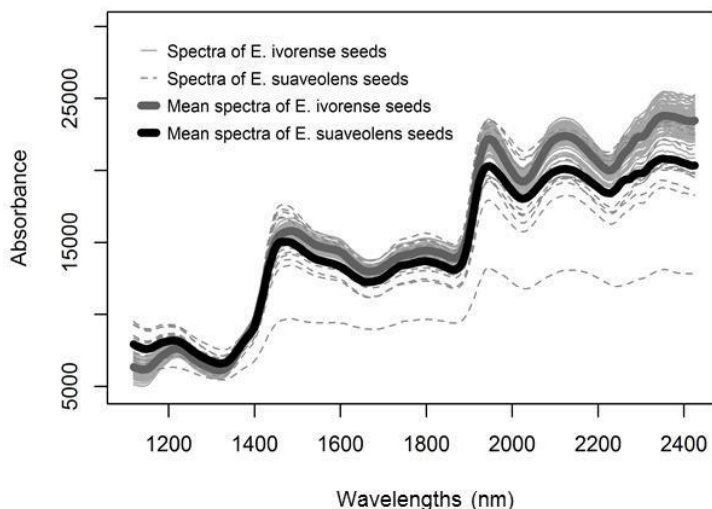


Figure 5.4. The spectra and the raw mean spectra of the 68 seeds of *E. suaveolens* and 15 seeds of *E. ivorense*.

5.3.2. Discrimination of the soil seed bank of two tree species : *E. suaveolens* and *E. ivorense*

Globally, a trend of discrimination between the two types of seeds is observed (Figure 5.5). The first two axes of the PCA analysis displayed 95.01% of the explained variance (76.64% for the PC1 and 18.37% for the PC2). An observation of the PCA loadings (not shown) allowed refusing water absorption bands as responsible for this separation pattern. When using PLS-DA on the calibration set, a specificity and sensibility of 100% were obtained (Table 5.2). The validation of discrimination of *E. suaveolens* vs. *E. ivorense* displayed a sensibility of 100% and specificity of 80%. These results confirm the ability of the PLS-DA classification method to discriminate the seeds of the two sister tree species presenting relatively close morphological characteristics.

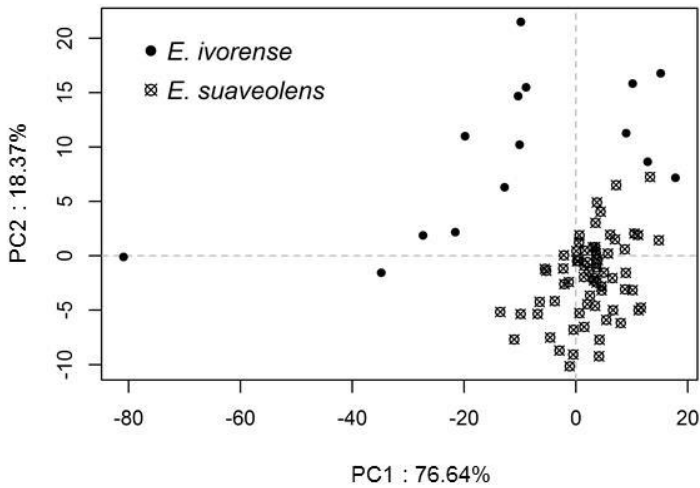


Figure 5.5. Principal component analysis of seeds of *E. ivorensis* and *E. suaveolens*

Table 5.2. Results obtained during calibration of the discrimination model constructed with partial least squares discriminant analysis (PLS-DA).

Classes	Sensitivity (%)	Specificity (%)
<i>E. ivorensis</i>	100	100
<i>E. suaveolens</i>	100	100

This difference obtained with PLS-DA can be explained by performing a study of the PLS-DA loadings. The first latent variable indicated a certain contribution of amino acids (wavelength, 1500-1600 nm) in the seeds of *E. suaveolens*. While, in the second principal component, the total absence of amino acids in the seeds of *E. ivorensis* were observed. The amino acids corresponding to the amide group (N – H) and to the seeds of *E. suaveolens*, reported in PC1 are responsible in the formation of proteins and consequently, the distinction between the two seeds types (Silverstein et al., 2007 ; ASD Inc. 2005-2013).

Gorel et al. (2015) demonstrated that the seeds of *E. suaveolens* are larger in size than the *E. ivorensis* seeds and according to Duminil et al. (2016), *E. suaveolens* typically occupies drier climates than *E. ivorensis*.

Results of the present study assumes that the tissues surrounding the embryo (integument, albumin) of *E. suaveolens* seeds will tend to accumulate more protein to ensure their survival during dry periods, and that have been detected by infrared light beams.

While, the small size of *E. ivorense* seeds, typically occupying wetter climates, could lead to the very low accumulation of proteins which have not been detected. In addition, this wet climate supposes good conservation conditions of these seeds and an important accumulation of proteins would be relatively negligible to ensure their survival.

According to Hacısalihoglu et al. (2010), the proteins have the role being a source of nitrogen, carbon, sulfur for the future nutritive needs of embryo of the seeds. Moreover, several studies demonstrated that a large amount of proteins in the seeds ensures the vigor of the embryo and consequently the germination of the seeds (Dumas and Rogowsky, 2008 ; Noguero et al., 2011 ; D'Erfurth et al., 2012). This observation assumes also that the absence of protein in *E. ivorense* seeds would the vigor of the embryo and seeds therefore would have prolonged dormancy compared to the *E. suaveolens* seeds.

5.4. Conclusions

This study demonstrated that NIR hyperspectral imaging coupled to chemometrics is an efficient tool to discriminate the seeds of two sister tree species. Difference in protein content could explain the differences observed between the two seed varieties but this should be validated in future research by the Kjeldahl method (Kjeldahl, 1883 ; Biancarosa et al., 2017 ; Sadaiah et al., 2018 ; Mæhre et al., 2018).

This exploratory work offers new perspectives in qualifying and quantifying the soil seed bank of forests. But, in order to validate the approach, additional tests should be done on the smallest seeds found in the soil of the rainforests (Douh et al., 2018), such as : *Musanga cecropioides*, *Nauclea diderrichii*, *Macaranga* spp...

Chapitre 6

Synthèse générale, conclusion et perspectives

Cette thèse portait sur la banque de graines du sol des forêts denses humides d'Afrique centrale. L'approche développée se voulait pluridisciplinaire. Le présent chapitre dresse d'abord une brève synthèse des résultats majeurs obtenus durant la recherche doctorale. Il présente ensuite les implications en termes de résilience et de gestion des forêts. Enfin, il dresse des perspectives pour des recherches futures.



© J.-L. DOUCET

6.1. Synthèse générale, conclusion et perspectives

6.1.1. Les types de végétation, en lien avec les conditions édaphiques, influencent la densité et la diversité spécifique de la banque de graines des sols forestiers d'Afrique centrale

Dans le chapitre 3, une étude de caractérisation de la banque de graines du sol a été menée dans deux types de forêts du Nord Congo. Ces types reposaient sur des sols différents et correspondaient à des stades différents du cycle sylvigénétique. Le premier type était une forêt perturbée sur des sols argilo-sableux à sablo-argileux (forêt à *Celtis*) et le second une forêt mature sur des sols sablonneux (forêt à *Manilkara*) (Fayolle et al., 2014 ; Freycon, 2014). Plusieurs enseignements ont été tirés de cette étude.

D'abord, elle a démontré que la densité de la banque de graines du sol variait en fonction du site. La densité moyenne de graines dans le sol était significativement plus élevée en forêt à *Celtis* (330 graines/m²) qu'en forêt à *Manilkara* (247 graines/m²). De plus, la richesse floristique de la banque du sol de la forêt à *Celtis* était supérieure à celle de la forêt à *Manilkara*, générant au final des banques différentes entre les deux types forestiers. Le fait que la forêt à *Celtis* ait été plus perturbée par le passé que la forêt à *Manilkara* pourrait expliquer cette différence de densité et de richesse floristique. On rappellera les travaux de Hopkins et Graham (1987) qui ont montré que la banque de graines du sol des forêts matures hébergerait des espèces à plus courte durée de vie (de 1 mois à 1 an) que celles des forêts perturbées, ces dernières renfermant davantage de taxons pionniers (Warr et al., 1993).

Parmi les taxons pionniers indicateurs des forêts à *Celtis* figurent le parasolier, *Musanga cecropioides*. Cette espèce est particulièrement abondante dans les dix premiers centimètres du sol. Young et al. (1987) observent les mêmes tendances dans les forêts du Costa Rica pour le genre vicariant *Cecropia* (Schnell, 1961). Ils démontrent que, dans les dix premiers centimètres du sol des forêts tropicales costaricaines, les espèces pionnières de ce genre comptent pour plus de 40% des graines observées. La composition de la banque de graines du sol témoigne du stade de développement des forêts à *Celtis* et à *Manilkara* puisque dans la forêt à *Manilkara*, certains taxons pionniers des premiers stades de la succession végétale tels que *Musanga cecropioides* et *Macaranga monandra* sont absents jusqu'à 10 cm de profondeur du sol. Ils ne réapparaissent que dans la couche profonde de 10 à 20 cm alors que ces espèces sont absentes dans la végétation environnante. Cette observation suppose que ces espèces ont existé auparavant et possèdent des graines dormantes de longue durée de vie dans la banque du sol.

Selon Aubreville (1947) et Luo et al. (2017), ces espèces pionnières sont caractérisées par une reproduction annuelle, voire continue. Leur croissance en hauteur est très rapide (De Ruiter, 1976). *M. cecropioides* forme un peuplement fermé de 20-25 m de hauteur en 14 ans. Leur durée de vie excède rarement vingt ans (Kahn, 1982 ; Bazzaz, 1991 ; Gourlet-Fleury et al., 2013).

Par contre, les peuplements du genre *Macaranga* disparaissent entre 10 et 15 ans (Kahn, 1982 ; Jaffré & De Namur, 1983). Selon Catinot et al. (1983), l'abondance des espèces pionnières telles que : *M. cecropioides* et *Macaranga* spp., est caractéristique des perturbations anthropiques. Ces espèces sont celles qui sont les plus susceptibles de participer à la reconstitution rapide du couvert végétal après une perturbation importante.

De ce fait, elles concourent à un recyclage rapide des éléments nutritifs du sol par l'intermédiaire d'une litière abondante (Mitja & Hladik, 1989). Puisque la forêt à *Manilkara* évolue vers le stade climacique, les espèces susmentionnées auraient disparu dans la végétation environnante au profit d'autres espèces plus longévives. Néanmoins, le taxon pionnier, *Harungana madagascariensis* est bien présent dans toutes les couches de sol de la forêt à *Manilkara*. Selon Belesi (2009), *H. madagascariensis* est un taxon résilient à la sécheresse et caractéristique de la forêt dense sempervirente se développant souvent sur des sols relativement pauvres. Il est également observé dans les endroits marécageux, les clairières des régions boisées et les savanes (White & Abernethy, 1996). Louppe et al. (1995) ont démontré que les graines de cette espèce étaient dormantes et que la dormance pouvait être levée par le passage du feu. Le fait que les genres *Musanga* et *Macaranga* soient remplacés par *Harungana* dans les forêts à *Manilkara* pourrait donc s'expliquer par : (i) des activités agricoles ancestrales moins intenses dans ce type de forêt se développant sur des sols moins favorables à l'épanouissement des cultures, (ii) une plus longue longévité des graines d'*Harungana* dans ce type de sol, (iii) un apport continu en graines de cette espèce par des agents de dispersion particulièrement efficaces.

Deux essences forestières exploitées pour leur bois d'œuvre, le bilinga *N. diderrichii* et le tali *E. suaveolens* ont été observées dans les banques de graines.

Contrairement à *E. suaveolens* qui n'apparaît uniquement que dans la banque du sol de la forêt à *Celtis*, *N. diderrichii* était abondante au sein des deux types forestiers. Selon Opuni-Frimpong et Opuni-Frimpong (2012), *N. diderrichii* est une espèce pionnière exigeante en lumière, présente aussi bien en forêt dense sempervirente qu'en forêt dense semi-décidue. Les auteurs démontrent qu'en Sierra Leone, l'espèce vit en association avec d'autres espèces exigeantes en lumière comme *Bridelia grandis*, *Terminalia ivorensis* et *Zanthoxylum* sp.

Dans la présente étude, le genre *Zanthoxylum* a aussi été observé dans les deux types de forêts. *E. suaveolens* est la quatrième essence de bois d'œuvre la plus exploitée dans les forêts du Bassin du Congo après *Aucoumea klaineana* (Okoumé), *Entandrophragma cylindricum* (Sapelli) et *Triplochiton scleroxylon* (Ayous) (ATIBT, 2016). Cette espèce héliophile souffre généralement d'un déficit de régénération en forêt mature (Hawthorne, 1995 ; Durrieu De Madron & Forni, 1997).

Ces raisons ont justifié l'intérêt tout particulier porté à cette essence, dans les chapitres 3 et 4, pour (i) : comprendre les conditions de persistance et de levée de dormance des graines présentes dans le sol et (ii) explorer la possibilité d'utiliser les approches de spectroscopie proche infrarouge pour l'identification des espèces présentes dans la banque du sol.

6.1.2. Les graines de certaines espèces héliophiles longévives peuvent persister de nombreuses années dans la banque du sol

Dans le chapitre 4, nous avons montré que la longévité des graines d'*E. suaveolens* dans la banque du sol serait de 5 à 9 ans et que la densité de graines variait très fortement en fonction du type de forêt.

Plusieurs techniques permettent d'étudier la longévité des graines dans la banque du sol. La première procède par enfouissement expérimental dans des conteneurs remplis de sols et placés en conditions défavorables de germination (faible luminosité, faible humidité, etc.) ou profondément enfouis dans des sacs poreux placés dans des sols forestiers (Darlington & Steinbauer, 1961 ; Kivilaan & Bandurski, 1981 ; Hopkins & Graham, 1987). Selon Vasquez-Yanes et Smith (1982), les expériences du premier type ne reflètent que partiellement les conditions naturelles dans la mesure où les graines ne sont pas soumises à l'action des prédateurs, pathogènes et autres facteurs susceptibles de les affecter.

La technique adaptée dans le cadre de cette thèse, s'est basée sur des tests de germination et de datation carbone à base d'un spectromètre de masse par accélérateur (AMS = accelerator mass spectrometry). Sur base de cette méthode, Dalling et al. (2009) ont montré que les graines de trois taxons pionniers longévifs, collectées dans les trois premiers centimètres du sol des forêts tropicales d'Amérique, conservaient leur viabilité bien qu'âgées de 18 à 38 ans. Nous n'avons pu dater que cinq graines d'*E. suaveolens* et des répétitions supplémentaires seraient nécessaires pour statuer définitivement sur leur longévité.

Toutefois, rappelons qu'aucune graine d'*E. suaveolens* n'a été collectée à plus de 20 cm de profondeur du sol, ce qui semble plaider en faveur d'une viabilité limitée, laquelle est confirmée par les résultats obtenus lors des tests de levée de dormance à l'acide sulfurique.

Les densités de graines d'*E. suaveolens* étaient très différentes selon les types de forêts avec respectivement 8,55 graines/m² et 0,15 graines/m² d'*E. suaveolens* dans la forêt à *Celtis* et la forêt à *Manilkara*. Plusieurs raisons peuvent expliquer cette différence.

Premièrement, elle pourrait être liée à des différences de composition et/ou de structure des types forestiers étudiés. En termes de composition, les densités de pieds potentiellement fertiles d'*E. suaveolens* (dhp \geq 30 cm) sont de 0,34 pied/ha pour la forêt à *Celtis* et 0,99 pied/ha pour la forêt à *Manilkara*. Ce constat laisse suggérer que le faible nombre de graines collecté dans le sol de la forêt à *Manilkara* n'est pas influencé par l'abondance d'arbres en âge de reproduction.

Selon Mbarga et al. (1999), la fructification de certaines espèces pionnières régresse et/ou s'estompent dans les vieilles forêts, notamment lorsqu'elles se retrouvent en dessous de la canopée. Ouédraogo et al. (2018) confirment que les diamètres de floraison et de fructification d'*E. suaveolens* seraient influencés par les types forestiers, et que le statut reproducteur de l'espèce varierait avec l'exposition de sa couronne à la lumière.

Selon Loubota Panzou et al. (2018), l'espèce atteint tout au plus 35 m de haut et serait donc susceptible d'être surcimée par d'autres espèces dans les anciennes forêts à l'instar de la forêt à *Manilkara* dont la hauteur atteint les 45 m.

Deuxièmement, les facteurs climatiques (la température, la pluviométrie, l'humidité) pourraient influencer la phénologie des espèces d'arbres, et par conséquent, la quantité de graines produites (Hecketsweiler, 1992 ; Mapongmetsem et al., 1998). Toutefois, un climat relativement similaire dans les deux zones d'études ne semble pas plaider en faveur de cette hypothèse.

Troisièmement, les conditions édaphiques pourraient jouer un rôle déterminant. D'une part, la fertilité du sol pourrait influencer la phénologie et la croissance des arbres. Par exemple, Cardoso et al. (2012) ont démontré que la phénologie et la croissance de deux espèces pionnières (*Senna multijuga* et *Citharexylum myrianthum*) différaient en fonction de l'humidité et de la fertilité du sol. D'autre part, l'acidité et/ou la porosité du sol pourrait influencer la conservation des graines dans le sol (Long et al., 2009, 2015 ; Pakeman et al., 2012). Van Schaik et Mirmanto (1985) estiment qu'en forêt mature, la floraison et la fructification diminueraient avec l'acidité du sol (pH = 4.3). Nous ne pensons pas que le pH, légèrement plus acide dans les forêts à *Manilkara* (Freycon, 2014) ait une influence dans la mesure où des graines aux téguments moins épais (par exemple *Nauclea diderrichii*, *Harungana madagascariensis*) ont été observées dans la banque du sol de la forêt à *Manilkara* (Douh et al., 2018). D'autres études plus approfondies seraient toutefois nécessaires pour évaluer l'influence du pH du sol dans la conservation des graines en forêt dense humide d'Afrique centrale.

Quatrièmement, une différence dans les communautés animales intervenant dans la prédation et/ou la dispersion secondaire des graines pourrait aussi influencer la densité de graines observée (Haurez et al., 2013 ; Dantas de Paula et al., 2018 ; Ma Hongyuan et al., 2018). En forêts tropicales, les animaux jouent un rôle crucial dans le cycle de reproduction des communautés végétales, en tant que principaux agents de la pollinisation et de dispersion des graines (Janzen, 1969 ; 1970).

Dans les forêts de la présente étude, Stokes et al. (2010) démontrent que les densités des grands mammifères, éléphants, gorilles et chimpanzés) sont plus élevées en forêt à *Celtis* de Loundoungou que dans la forêt à *Manilkara* de Mokabi.

Forget et al. (2006) et Dantas de Paula et al. (2018), considèrent que la perte des grands mammifères pourrait affecter non seulement la dispersion des graines mais aussi la prolifération des rongeurs. Evrard et al. (2017) estiment que cette prolifération des rongeurs pourrait se traduire dans certains cas par une dispersion secondaire des graines, et dans d'autres par une plus grande prédation. Guion (2011), a observé qu'une espèce de rongeur, *Cricetomys emini*, était friande de graines d'*E. suaveolens*. Toutefois, le devenir de ces graines n'a pu être précisé. Il en est de même dans l'étude de Tosso et al. (2017) sur une autre légumineuse commerciale (*Guibourtia tesmannii*).

Pour statuer sur la part relative de chacune de ces quatre hypothèses des études complémentaires s'imposent. D'une part, sur la phénologie et d'autre part sur la dispersion et/ou la prédation des graines.

Toutefois, quelle que soit l'origine de la faible abondance des graines d'*E. suaveolens* dans certains sols, des interventions sylvicoles s'imposent si on veut éviter la raréfaction de l'espèce au cours des rotations d'exploitation successives (Ruiz Pérez et al., 2005 ; Degen et al., 2006 ; Kouadio et al., 2014 ; Duminil et al., 2016).

En effet, Morin-Rivat et al. (2014) ont démontré que les arbres aujourd'hui exploités s'étaient installés dans des champs laissés vacants. Une agriculture moins mobile qu'autrefois, et défrichant toujours les mêmes parcelles ne permet plus de trouver les conditions idéales à la régénération de l'espèce. Une régénération artificielle par plantation semble donc s'imposer là où l'espèce est absente de la banque du sol. Là où elle est présente une régénération naturelle assistée tirant profit de la banque du sol pourrait être envisagée mais des expérimentations préalables seraient nécessaires afin d'en préciser les modalités.

6.1.3. Perspective d'identification de la banque de graines du sol par le système d'imagerie hyperspectrale proche infrarouge

Le chapitre 5, s'est attelé à explorer la possibilité d'utiliser l'imagerie hyperspectrale proche infrarouge dans les études relatives à la banque de graines du sol.

Plusieurs études ont déjà montré la capacité de cette technique dans la discrimination des échantillons dans le domaine agricole (Hacisalihoglu et al., 2010 ; Shrestha et al., 2017 ; Caporaso et al., 2018). A notre connaissance, il n'existerait aucune étude traitant de la distinction des graines d'espèces d'arbres de forêts tropicales avec l'imagerie hyperspectrale proche infrarouge, couplée à la chimiométrie. Nos travaux ont montré que cette technique permettait de distinguer les graines des deux espèces sœurs : *E. suaveolens* et *E. ivorens*. Il s'agit donc d'un résultat innovant qui ouvre des perspectives intéressantes pour l'identification d'autres graines d'espèces d'arbres forestiers. Ainsi, des tests supplémentaires devraient être effectués sur les espèces d'arbres dotés de petites graines et retrouvés en abondance dans la banque des sols forestiers, telles que : *Musanga cecropioides*, *Nauclea diderrichii*, *Macaranga* spp..., En effet, c'est principalement pour de telles espèces que la méthode pourrait s'avérer utile car de telles graines, à l'inverse de celles du genre *Erythrophleum*, ne sont pas facilement dénombrables. Cette nouvelle démarche devrait aussi permettre d'éviter des longs et fastidieux essais de germination en pépinière dont l'identification des espèces dépend fortement des aptitudes de l'opérateur.

6.2. Implications des résultats pour la restauration et la régénération des forêts denses humides d'Afrique centrale

Selon Gourellet-Fleury et al. (2013), un type forestier peut être considéré comme étant plus ou moins résilient sur base des critères suivants : (i) plus la diversité floristique est élevée, mieux la forêt pourrait s'adapter aux changements ; (ii) plus le nombre d'espèces d'arbres pionniers à courte durée de vie est élevé, plus la forêt pourrait résister aux perturbations anthropiques mais pas à la sécheresse (car ces espèces sont généralement plus sensibles au stress hydrique) ; (iii) plus le nombre d'espèces d'arbres à bois dense et à croissance lente est élevé, mieux la forêt résisterait au stress hydrique, mais réagirait moins vite et moins bien aux perturbations anthropiques ; (iv) la richesse des sols permettant une croissance plus

rapide favoriserait la reconstitution après une perturbation importante, mais augmenterait la dépendance en eau des sols ; (v) l'intensité des perturbations passées favoriserait des espèces adaptées à ces perturbations, rendant la forêt plus résiliente.

Noble et Slayter (1980) ont estimé que parmi les attributs de l'écosystème permettant d'évaluer la résilience d'une communauté végétale après une perturbation importante, la banque de graines du sol serait l'un des meilleurs. Globalement, nos résultats suggèrent que la forêt à *Celtis* aurait été régulièrement perturbée par le passé et qu'elle serait potentiellement plus résiliente aux perturbations anthropiques que la forêt à *Manilkara*, laquelle serait plus mature et donc hébergerait un nombre plus limité d'espèces pionnières (Gourlet-Fleury et al., 2004, 2011 ; Ouédraogo et al., 2011 ; Oslisly et al., 2013 ; Morin-Rivat et al., 2014).

Toutefois, en cas de dégradation répétée, la résilience des forêts à *Celtis* risquerait de régresser en raison de la perte de biodiversité et de l'augmentation de l'abondance des taxons pionniers à courte durée de vie, présentant une dépendance en eau élevée, et donc, plus sensibles à la sécheresse que la forêt à *Manilkara*. Ces observations convergent avec les conclusions de Martins et Engel (2007), qui ont évalué la composition floristique de la banque de graines du sol dans les fragments de forêts tropicales au Brésil avec différentes histoires de perturbations anthropiques. Les auteurs démontrent qu'une faible richesse ou densité des taxons pionniers à courte durée de vie dans la banque du sol indique que l'écosystème perd plus facilement sa résilience face aux perturbations anthropiques. Ainsi, les variations de la composition floristique de la banque de graines du sol des deux types de forêts étudiés révèlent un processus de recolonisation différent, ce qui devrait influencer les stratégies de gestion et/ou d'exploitation.

Par ailleurs, nos résultats ont démontré que la banque de graines du sol contribuait faiblement à la régénération des essences forestières exploitées. Plusieurs études le confirment (Demel Teketay & Granström, 1995 ; Daïnou et al., 2011). En forêt tropicale du Ghana, Hall et Swaine (1980) n'ont observé que trois essences de bois d'œuvre : *N. diderrichii*, *Milicia excelsa* et *Terminalia ivorensis*. Daïnou et al. (2011) en ont observé deux : *E. suaveolens* et *Terminalia superba*. En fait, les essences de bois d'œuvre ont rarement des graines dormantes, aptes à persister dans la banque du sol (Meunier et al., 2015). Pouvoir tirer parti de la banque de graines du sol pour favoriser la régénération des essences commerciales semble donc difficilement envisageable, bien que certaines nuances s'imposent entre les types forestiers que nous avons étudiés.

La forêt à *Celtis* semble a priori bien appropriée pour la production du bois d'œuvre étant donné qu'elle est installée sur des sols relativement riches pouvant garantir une croissance relativement rapide des individus (Fayolle et al., 2014).

Toutefois, une sylviculture post-exploitation serait nécessaire afin de garantir une gestion réellement durable de l'exploitation forestière (Ouédraogo et al., 2011 ; Gourlet-Fleury et al., 2013).

En effet, les grandes essences héliophiles exploitées pour le bois et typiques de cette forêt (ayous *Triplochiton scleroxylon*, limba *Terminalia superba*, tali *Erythrophleum suaveolens*, assaméla *Pericopsis elata*,...) y ont une régénération déficiente (Bourland et al., 2013 ; Morin-Rivat et al., 2017).

A l'exception d'*E. suaveolens*, ces espèces ne sont pas présentes dans la banque de graines du sol et ne peuvent en conséquence pas profiter de l'ouverture de la canopée résultant de l'exploitation forestière. Nos investigations sur *E. suaveolens*, ont montré que les graines de l'espèce sont susceptibles de perdurer pendant une dizaine d'années dans la banque du sol. L'ouverture du couvert forestier lors des travaux d'exploitation forestière pourrait donc lui être bénéfique, bien qu'elle demeure limitée à 6% en forêts légalement exploitées (Kleinschroth, 2016), ce qui paraît insuffisant pour compenser le déficit de régénération.

Kleinschroth (2016) considère que les bords de route constituent des habitats particulièrement favorables pour la régénération des espèces commerciales. L'auteur démontre que la densité des essences commerciales de moins de 15 cm de dhp y est presque trois fois supérieure qu'en forêt adjacente exploitée. Une meilleure valorisation de ces bords de route pour une future production de bois d'œuvre mérite en conséquence d'être explorée. Le bilinga *Nauclea diderrichii* pourrait aussi bénéficier de ce type de sylviculture. Pour les autres espèces, une régénération naturelle assistée (Doucet et al., 2004) ou des méthodes de régénération artificielle (Doucet et al., 2016) semblent nécessaires. Enfin, la pratique des éclaircies pourrait doper la reconstitution de certaines espèces dont la croissance des jeunes pieds serait inhibée par le manque de lumière (Gourlet-Fleury et al., 2013).

La forêt à *Manilkara* se distingue de la forêt à *Celtis* par une banque de graines ayant une plus faible densité de graines et une moindre diversité en taxons ligneux pionniers. Les *Musanga* et *Macaranga* sont remplacés par *Harungana madagascariensis* probablement plus apte à se développer sur des sols filtrants. Par mesure de précaution, étant donné la probable moindre résilience aux perturbations anthropiques, les normes d'une exploitation forestière à faible impact devraient être rigoureusement appliquées afin de limiter les ouvertures dans les peuplements (Goulet-Fleury et al., 2013). Les espèces commerciales de ce type forestier sont encore moins abondantes dans la banque de graines du sol que dans le type précédent. Nos inventaires ont notamment mis en évidence la rareté des graines d'*E. suaveolens*. Ici aussi la mise en place d'une sylviculture adaptée se justifie.

Elle pourrait reposer sur les mêmes méthodes d'appui à la régénération ou à la reconstitution que dans le type précédent, tout en se focalisant sur des essences adaptées à un développement sur un substrat pauvre et sableux, comme l'azobé *Lophira lata*, le dibétou *Lovoa trichilioides*, ... (Fayolle et al., 2014). Par ailleurs, les espèces tolérant l'ombrage étant plus abondantes dans la forêt à *Manilkara* que dans la forêt à *Celtis*, une exploitation tournée vers ces espèces (niové *Staudtia kamerunensis*, limbali *Gilbertiodendron dewevrei*, *Manilkara*,...) pourraient peut-être se justifier si le marché du bois le permettait. En effet, les plantules de ces espèces abondent généralement dans le sous-bois, ce qui permet d'assurer la reconstitution des stocks sur le long terme, pour autant que la rotation soit adaptée.

Il faudrait néanmoins vérifier au préalable la réponse de cette banque de plantules à la mise en lumière post-exploitation.

6.3. Conclusion et perspectives

La présente thèse, quoiqu'ayant posé les bases de la caractérisation de la banque de graines du sol dans les forêts d'Afrique centrale, ne saurait apporter toutes les réponses aux interrogations dans le domaine. Plusieurs pistes de recherche sur la régénération des forêts denses humides d'Afrique centrale restent méconnues ou peu explorées. Il s'agit notamment de :

6.3.1. La compréhension du rôle relatif de la pluie de graines et de la banque de graines du sol dans la régénération forestière

Démêler les contributions relatives de ces deux potentiels de régénération naturelle demeure une piste de recherche à explorer. De nombreux auteurs (Drake, 1998 ; Moles & Drake, 1999 ; Pakeman & Small, 2005) ont tenté d'exclure l'intégration de la pluie de graines récente en ne considérant pas la couche de litière, mais cette méthode ne peut être totalement satisfaisante. Elle devrait être complétée d'une quantification de la pluie de graines à partir de pièges à graines disposés de façon statistiquement rigoureuse. Par ailleurs, il faudrait aussi pouvoir mieux maîtriser les types de dormance des différentes graines observées. Des approches menées espèce par espèce s'imposent. Elles devraient combiner différents gradients environnementaux, tels l'éclairement et l'humidité (Vleeshouwers et al., 1995 ; Long et al., 2015).

Ce volet pourrait être étudié par une comparaison de la banque de graines du sol, de la pluie de graines et de la composition de la végétation environnante. La présence ou non de graines dans l'un ou l'autre compartiment par rapport à la composition de la végétation permettra de tirer des conclusions et hypothèses sur la contribution relative de chaque compartiment dans la régénération des forêts.

6.3.2. L'influence de la saisonnalité et du stade sylvigénétique sur l'abondance et la composition de la banque de graines du sol

En forêts tropicales d'Asie et d'Amérique, plusieurs auteurs ont démontré que les variations saisonnières influent sur la floraison et la fructification, et par conséquent sur l'abondance des graines dans les sols forestiers (Young et al., 1987 ; Saulei & Swaine 1988 ; Dalling et al., 1997 ; 1998). On peut supposer qu'il en est de même dans les forêts africaines. Malheureusement, à l'exception de quelques essences commerciales, les données phénologiques demeurent rares, surtout pour les espèces pionnières peu longévives. Des suivis réguliers des états de floraison et de fructification des espèces les plus abondantes dans les banques de graines du sol seraient donc utiles. Nos travaux sur *E. suaveolens* ont montré que le type de forêt pourrait influencer cette phénologie. Des études comparant la phénologie en fonction de la position dans le cycle sylvigénétique seraient en conséquence d'une grande utilité.

6.3.3. *L'évaluation des densités de graines dans la banque du sol par l'imagerie hyperspectrale proche infrarouge*

Le protocole élaboré lors de cette étude devrait être testé sur d'autres taxons comme : *Nauclea diderrichii*, *Milicia excelsa*, *Musanga cecropioides*, *Macaranga* spp. Ces tests devraient ensuite être menés en conditions « réelles », c'est-à-dire, avec des graines enfouies dans le sol.

6.3.4. *Le monitoring de la résilience des types forestiers et les interventions sylvicoles adaptés*

Dans cette thèse, nous avons formulé plusieurs hypothèses quant à différents niveaux de résilience des types forestiers étudiés. La mise en place de parcelles permanentes de suivi, notamment sur les pistes abandonnées serait nécessaire pour évaluer la vitesse de recolonisation et l'évolution de la végétation sur le long terme. De même, il serait intéressant de voir dans quelle mesure la banque de graines d'*E. suaveolens* et de *N. diderrichii* peut être mobilisée pour palier les déficits locaux de régénération de ces espèces.

Références bibliographiques

Références bibliographiques

- Akinyemi, D.S., Oke, S.O., 2013. Soil seed bank dynamics and regeneration in three different physiognomies in Shasha forest reserve in southwestern, Nigeria. *Ife Journal of Science*. **15**, 367-383.
- Akobundu, I.O., Ekeleme F., 2002. Weed seed bank characteristics of arable fields under different fallow management systems in the humid tropical zone of southeastern Nigeria. *Agroforestry Systems*. **54**, 161-170.
- Alemayehu Wassie., Demel Teketay., 2006. Soil seed banks in forests of northern Ethiopia: Implications for the conservation of woody plants. *Flora*, **201**, 32-43.
- Alexander, R.R., 1969. Seedfall and establishment of Engelmann spruce in clearcut openings: A case history. U.S.-D.A., Forest Sew., Res. Pap. RM-53. 8 p.
- Alexandre, D.Y., 1982. Aspects de la régénération naturelle en forêt dense de Côte d'Ivoire. *Candollea*. **37**, 573-588.
- Alexandre, D.Y., 1989. Dynamique de la régénération naturelle en forêt dense de Côte d'Ivoire. Etude et thèse. Editions de l'ORSTOM, Paris. 102 p.
- Alonso, D., Etienne, R.S., McKane, A.J., 2006. The merits of neutral theory. *Prends in Ecology & Evolution*. **21**, 451-457.
- Alvarez-Aquino, C., Williams-Linera, G., Newton, A.C., 2005. Disturbance effects on the seed bank of Mexican cloud forest fragments. *Biotropica*. **37**, 337-342.
- Araújo, M.M., Oliveira, F.S., Vieira, I.C.G., Barros, P.L.C., Lima, C.A.T., 2001. Densidade e composição do banco de sementes do solo de florestas sucessionais na região do Baixo Rio Guamá, Amazônia Oriental. *Scientia Forestalis*. **59**, 115-130.
- Armesto, J.J., Rozzi, R., 1989. Seed dispersal syndromes in the rain forest of Chiloé: evidence for the importance of biotic dispersal in a temperate rain forest. *Journal of Biogeography*. **16**, 219-226.
- Arnolds, J.L., Musil, C.F., Rebelo, A.G., Krüger, G.H.J., 2015. Experimental climate warming enforces seed dormancy in South African Proteaceae but seedling drought resilience exceeds summer drought periods. *Oecologia*. **177**, 1103-1116.
- Arriaga, L., Mercado, C., 2004. Seed bank dynamics and tree-fall gaps in a northwestern Mexican *Quercus-Pinus* forest. *Journal of Vegetation Science*. **15**, 661-668.
- Aubréville, A., 1970. Légumineuses-Césalpinioïdés (Leguminosae-Caesalpinioideae). Flore du Cameroun. Volume 9. Muséum National d'histoire Naturelle, Paris, France. 339 pp.
- Aubréville, A., 1947. La régénération naturelle et l'enrichissement de la forêt équatoriale. *Bois et Forêts des Tropiques*. **4**, 26-30.
- Augsburger, C.K., Kitajima K., 1992. Experimental studies of seedling recruitment from contrasting seed distributions. *Ecology*. **73**, 1270-1284.

- Augspurger, C.K., Franson, S.E., 1988. Input of wind-dispersed seeds into light-gaps and forest sites in a neotropical forest. *Journal of Tropical Ecology*. **4**, 239-252.
- Augspurger, C.K., Kelly, C.K., 1984. Pathogen mortality of tropical tree seedlings: experimental studies of the effects of dispersal distance, seedling density, and light conditions. *Oecologia*. **61**, 211-217.
- Augspurger, C.K., 1983. Seed dispersal of the tropical tree *Platypodium elegans*, and the escape of its seedlings from fungal pathogens. *Journal of Ecology*. **71**, 759-771.
- Aveling, C., 2010. Le patrimoine mondial dans le bassin du Congo. Centre du patrimoine mondial de l'UNESCO. 64 p.
- Azad, S., Manik, M.R., Hasan, S., Matin, A., 2011. Effect of different pre-sowing treatments on seed germination percentage and growth performance of *Acacia auriculiformis*. *Journal of Forestry Research*. **22**, 183-188.
- Baeten, V., Rogez, H., Fernández Pierna, J.A., Vermeulen, P., Dardenne., P. 2015. Vibrational spectroscopy methods for the rapid control of agrofood products. In: Nollet LML, Toldra F, eds. *Handbook of Food Analysis*. CRC Press. 3rd ed. **2**, 591-614.
- Bahuchet, S., Guillaume, H., 1979. Relations entre chasseurs-collecteurs Pygmées et agriculteurs de la forêt du nord-ouest du Bassin congolais. In: Bahuchet S, Guillaume H (eds.) *Pygmées de Centrafrique: études ethnologiques, historiques et linguistiques sur les « Ba.Mbenga » (aka/baka) du nord-ouest du bassin congolais*. Société des Études Linguistiques et Anthropologiques de France, Paris, France: 109-139.
- Bakker, J., Grootjans, A., Hermy, M., Poschlod, P., 2000. How to define targets for ecological restoration ? *Applied Vegetation Science*. **3**, 3-6.
- Baker, H.G., 1989. Some aspects of the natural history of seed banks. In: Leck M.A., Parker V.T. & Simpson R.L., eds. *Ecology of soil seed banks*. San Diego, CA, USA: Academic Press Inc.
- Baraloto, C., Goldberg, D.E., Bonal, D., 2005. Performance trade-offs among tropical tree seedlings in contrasting microhabitats. *Ecology*. **86**, 2461-2472.
- Baraloto, C., 2003. Régénération forestière naturelle: de la graine à la jeune tige. *Revue Forestière Française*. **55**, 179-187.
- Baraloto, C., 2001. Tradeoffs between neotropical tree seedling traits and performance in contrasting environments. Ph.D, University of Michigan.
- Barbosa, K.C., Pizo, M.A., 2006. Seed rain and seed limitation in a planted gallery forest in Brazil. *Restoration Ecology*. **14**, 504-515.
- Barker, M., Rayens, W., 2003. Partial least squares for discrimination. *Journal of chemometrics*. **17**, 166-177. <https://doi.org/10.1002/cem.785>.
- Baskin, C.C., Baskin, J.M., 2005. Underdeveloped embryos in dwarf seeds and implications for assignment to dormancy class. *Seed Science Research*. **15**, 357-360.

- Baskin, J.M., Baskin, C.C., 2004. A classification system for seed dormancy. *Seed Science Research*. **14**, 1-16.
- Baskin, J.M., Baskin, C.C., 2003. Classification, biogeography and phylogenetic relationships of seed dormancy. In 'Seed conservation: turning science into practice'. (Eds Smith, R.D., Dickie, J.B., Linington, S.H., Pritchard, H.W., Probert, R.J) pp. 518-544. (The Royal Botanic Gardens, Kew: London).
- Baskin, J.M., Baskin, C.C., 2000. Evolutionary considerations of claims for physical dormancy-break by microbial action and abrasion by soil particles. *Seed Science Research*. **10**, 409-414.
- Baskin, C.C., Baskin, J.M., 1998. Seeds: ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination. Academic Press, New York.
- Batini, C., Ferri, G., Destro-Bisol, G., Brisighelli, F., Luiselli, D., Sanchez-Diz, P., Rocha, J., Simonson, T., Brehm, A., Montano, V., Elwali, N.E., Spedini, G., D'Amato, M.E., Myres, N., Ebbesen, P., Comas, D., Capelli, C., 2011. Signatures of the preagricultural peopling processes in sub-saharan Africa as revealed by the phylogeography of early Y chromosome lineages. *Molecular Biology and Evolution*. **28**, 2603-2613.
- Bauriegel, E., Giebel, A., Geyer, M., Schmidt, U., Herppich, W.B., 2011. Early detection of Fusarium infection in wheat using hyper-spectral imaging. *Computers and Electronics in Agriculture*. **75**, 304-312.
- Baye, T.M., Pearson, T.C., Settles, A.M., 2006. Development of a calibration to predict maize seed composition using single kernel near infrared spectroscopy. *Journal of Cereal Science*. **43**, 236-243.
- Bayol, N., Anquetil, F., Bile, C., Bollen, A., Bousquet, M., Castadot, B., Cerutti, P., Kongape, J.A., Leblanc, M., Lescuyer, G., Meunier, Q., Melet, E., Pénelon, A., Robiglio, V., Tsanga, R., Vautrin, C., 2014. The logging industry and management of natural forests: Tropical timber and the forests of Central Africa in the face of market trends. In "The forests of the Congo basin – State of the forests 2013", de Wasseige C., Flynn J., Louppe D., Hiol Hiol F., Mayaux Ph (Eds). Weyrich, Belgique, pp. 47-66.
- Bayon, G., Dennielou, B., Etoubleau, J., Ponzevera, E., Toucanne, S., Bermell, S., 2012a. Intensifying weathering and land use in Iron Age Central Africa. *Science*. **335**, 1219-1222.
- Bayon, G., Dennielou, B., Etoubleau, J., Ponzevera, E., Toucanne, S., Bermell, S., 2012b. Response to comments on "Intensifying weathering and land use in Iron Age Central Africa". *Science*. **337**: 1040.
- Bazzaz, F.A., 1996. Plants in Changing Environments-Linking Physiological, Population and Community Ecology. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Bazzaz, F.A., 1991. Regeneration of tropical forests : Physiological responses of pioneer and secondary species. Paris, France, M.A.B./UNESCO. **6**, 91-118.
- 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.

- Beaune, D., Bollache, L., Bretagnolle, F., Fruth, B., 2012. Dung beetles are critical in preventing post-dispersal seed removal by rodents in Congo rain forest. *Journal of Tropical Ecology*. **28**, 507-510.
- Bégué, L., 1967. Chronique phytogéographique. Les forêts du nord de la République du Congo (Brazzaville). *Bois et Forêts des tropiques*. **111**, 63-76.
- Bekker, R.M., Bakker, J.P., Ozinga, W.A., Thompson, K., 2003. Seed traits: essential for understanding seed longevity. *Aspects of Applied Biology*. **69**, 1-9.
- Bekker, R.M., Bakker, J.P., Grandin, U., Kalamees, R., Milberg, P., Poschlod, P., Thompson, K., Willems, J.H., 1998. Seed size, shape and vertical distribution in the soil, indicators of seed longevity. *Functional Ecology*. **12**, 834-842.
- Belesi, K.K.H., 2009. Etude floristique, phytogéographique et phytosociologique de la végétation du Bas-Kasai (Bandundu) en RDC. Thèse doct. Inédit UNIKIN. 565 p.
- Ben-Dor, E., Banin, A., 1995. Near infrared analysis as a rapid method to simultaneously evaluate several soil properties. *Soil Science Society of America Journal*. **59**, 364-372.
- Bewley, J.D., 1997. Seed germination and dormancy. *Plant Cell*. **9**, 1055-1066.
- Biancarosa, I., Espe, M., Bruckner, C.G., Heesch, S., Liland, N., Waagbo, R., Torstensen, B., Lock, E.J., 2017. Amino acid composition, protein content, and nitrogen-to-protein conversion factors of 21 seaweed species from Norwegian waters. *Journal of Applied Phycology*. **29**, 1001-1009.
- Biloso, M.A., 2008. Valorisation des produits forestiers non ligneux des plateaux de Batéké en périphérie de Kinshasa (RD Congo). Thèse de Doctorat, Université Libre de Bruxelles, 167 p. + annexes.
- Biraud, J., 1959. Reconstitution naturelle et amélioration des peuplements d'okoumé du gabon. *Bois et Forêts des Tropiques*. **66**, 3-28.
- Blake, S., Strindberg, S., Boudjan, P., Makombo, C., Bila-Isia, I., Ilambu, O., Grossmann, F., Bene-Bene, L., de Semboli, B., Mbenzo, V., S'hwa, D., Bayogo, R., Williamson, L., Fay, M., Hart, J., Maisels, F., 2007. Forest Elephant Crisis in the Congo Basin. *PLoS Biology*. **5**, 945-953.
- Blaney, C.S., Kotanen, P.M., 2001. Effects of fungal pathogens on seeds of native and exotic plants: a test using congeneric pairs. *Journal of Applied Ecology*. **38**, 1104-1113.
- Bond, W.J., Midgley, J.J., 2001. Ecology of sprouting in woody plants : the persistence niche. *Trends in Ecology & Evolution*. **16**, 45-51.
- Bongers, F., Poorter, L., Hawthorne, W.D., Sheil, D., 2009. The intermediate disturbance hypothesis applies to tropical forests, but disturbance contributes little to tree diversity. *Ecology Letters*. **12**, 798-805.
- Bonn, A., Gaston, K.J., 2005. Capturing biodiversity: selecting priority areas for conservation using different criteria. *Biodiversity and Conservation*. **14**, 1083-1100.

- Borges, K.H., Engel, V.L., 1993. Influência de fragmentos de vegetação nativa na composição do banco de sementes de povoamentos implantados de eucaliptos. In: Proceedings of the Brazilian Forest Congress, vol. 7, SBS/SBEF, São Paulo, pp.434-437.
- Born, C., Hardy, O.J., Ossari, S., Attéké, C., Wickings, E.J., Chevallier, M.H., Hossaert-McKey, M., 2008. Small-scale spatial genetic structure in the Central African rainforest tree species, *Aucoumea klaineana*: a hierarchical approach to infer the impact of limited gene dispersal, population history and habitat fragmentation. *Molecular Ecology*. **17**, 2041-2050.
- Boulvert, Y., 1996. Etude géomorphologique de la République centrafricaine : carte à 1/1000 000 en deux feuilles Ouest et Est. Notice explicative n°110. ORSTOM Editions, Paris. 258p.
- Boulvert, Y., 1986. Carte phytogéographique de la République centrafricaine. Notice explicative. n°104.
- Bourland, N., 2013. Dynamique d'une espèce ligneuse héliophile longévive dans un monde changeant : le cas de *Pericopsis elata* (Harms) Meeuwen (Fabaceae) au sud est du Cameroun. Thèse de doctorat. Université de Liège - Gembloux Agro-Bio Tech, Belgique. 116 p.
- Bradshaw, S.D., Dixon, K.W., Hopper, S.D., Lambers, H., Turner, S.R., 2011. Little evidence for fire-adapted plant traits in Mediterranean climate regions. *Trends in Plant Science*. **16**, 69-76.
- Brncic, T.M., 2007. Culture or climate? The relative influences of past processes on the composition of the lowland Congo rainforest. *Philosophical Transactions B*. **362**, 229-242.
- Bronk Ramsey, C., 1995. Radiocarbon calibration and analysis of stratigraphy: the OxCal program. *Radiocarbon*. **37**, 425-430.
- Brown, J.S., Venable, D.L., 1986. Evolutionary ecology of seed-bank annuals in temporally varying environments. *American Naturalist*. **127**, 31-47.
- Budowski, G., 1961. Studies in forest succession in Costa-Rica and Panama. Thesis Yale University. USA. 169 pp.
- Burger, J., Geladi, P., 2005. Hyperspectral NIR image regression part I: Calibration and correction. *Journal of Chemometrics*. **19**, 355-363.
- Butler, B., Chazdon, R.L., 1998. Species richness, spatial variation, and abundance of the soil seed bank of a secondary tropical rain forest. *Biotropica*. **30**, 214-222.
- Caporaso, N., Whitworth, M.B., Fisk, I.D., 2018. Near-Infrared spectroscopy and hyperspectral imaging for non-destructive quality assessment of cereal grains. *Applied Spectroscopy Reviews*. p.1-21.
- Cardoso, F.C.G., Marques, R., Botosso, P.C., Marques, M.C.M., 2012. Stem growth and phenology of two tropical trees in contrasting soil conditions. *Plant Soil*. **354**, 269-281.

- Carrière, S.M., André, M., Letourmy, P., Olivier, I., McKey, D.B., 2002. Seed rain beneath remnant trees in a slash-andburn agricultural system in southern Cameroon. *Journal of Tropical Ecology*. **18**, 353-374.
- Catinot, R., Fontaine, R., Guillaumet, J.L., 1983. Ecosystèmes forestiers tropicaux d'Afrique. ORSTOM, UNESCO, pp. 198-215 (Chapter on Successions secondaires).
- Chao, A., Li, P.C., Agatha, S., Foissner, W., 2006. A statistical approach to estimate soil ciliate diversity and distribution based on data from five continents. *Oikos*. **114**, 479-493.
- Chao, A., 2005. Species richness estimation. In: Balakrishnan, N., Read, C.B., Vidakovic, B. (Eds.), *Encyclopedia of Statistical Sciences*. Wiley, New York, pp. 7907-7916.
- Chao, A., 1984. Non-parametric estimation of the number of classes in a population. *Scandinavian Journal of Statistics*. **11**, 265-270.
- Charles-Dominique, P., 2003. Description et dynamique des milieux forestiers. *Revue Forestière Française*. pp.195-205.
- Chase, J.M., Leibold, M.A., 2003. *Ecological niches: linking classical and contemporary approaches*. University of Chicago Press, Chicago, IL, US.
- Chazdon, R.L., Colwell, R.K., Denslow, J.S., Guariguata, M.R., 1998. Statistical methods for estimating species richness of woody regeneration in primary and secondary rain forests of NE Costa Rica. In: F. Dallmeier and J. Comiskey (eds), *Forest Biodiversity Research, Monitoring and Modeling: Conceptual Background and Old World Case Studies*. Parthenon Publishing, Paris, pp. 285-309.
- Cheke, A.S., Nanakorn, W., Yankoses, C., 1979. Dormancy and dispersal of seeds of secondary forest species under the canopy of a primary tropical rain forest in northern Thailand. *Biotropica*. **11**, 88-95.
- Chen, H., Cao, M., Tang, Y., 2013. Soil seed banks in plantations and tropical seasonal rainforest of Xishuangbanna, South-West China. *Journal of Tropical Forest Science*. **25**, 375-386.
- Chesson, P., Warner, P., 1981. Environmental variability promotes coexistence in lottery competitive systems. *American Naturalist*. **117**, 923-943.
- Chiarucci, A., Enright, N.J., Perry, G.L.W., Miller, B.P., Lamont, B.B., 2003. Performance of nonparametric species richness estimators in a high diversity plant community. *Diversity and Distributions*. **9**, 283-295.
- Christensen, M., 1989. A view of fungal ecology. *Mycologia*. **81**, 1-19.
- Christoffoleti, P.J., Caetano, R.S.X., 1998. Soil seed banks. *Scientia Agrícola*. **55**, 74-78.
- Clark, C.J., Poulsen, J.R., Parker, V.T., 2001. The role of arboreal seed dispersal groups on the seed rain of a lowland tropical forest. *Biotropica*. **33**, 606-620.
- Clark, J.S., Beckage, B., Camill, P., Cleveland, B., HilleRisLambers, J., Lighter, J., McLachlan, J., Mohan, J., Wyckoff, P., 1999. Interpreting recruitment limitation in forests. *American Journal of Botany*. **86**, 1-16.

- Clark, D.B., Clark, D.A., Read, J.M., 1998. Edaphic variation and the mesoscale distribution of tree species in a neotropical rain forest. *Journal of Ecology*. **86**, 101-112.
- Clark, D.B., Clark, D.A., 1985. Seedling dynamics of a tropical tree: impacts of herbivory and meristem damage. *Ecology*. **66**, 1884-1892.
- Clarke, K.R., 1993. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology*. **18**, 117-143.
- Clist, B., 2005. Des Premiers Villages aux Premiers Européens Autour de l'estuaire du Gabon : Quatre Millénaires d'Interactions entre l'Homme et Son Milieu. PhD Dissertation. Université Libre de Bruxelles, Bruxelles, Belgique.
- Colwell, R.K., 2013. *EstimateS* : Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 9.1.0. User's Guide and application published at: <http://purl.oclc.org/estimates>.
- Condit, R., Ashton, P., Balslev, H., Brokaw, N., Bunyavejchewin, S., Chuyong, G., Co, L., Dattaraja, H.S., Davies, S., Esufali, S., Ewango, C.E.N., Foster, R., Gunatilleke, N., Gunatilleke, S., Hernandez, C., Hubbell, S., John, R., Kenfack, D., Kiratiprayoon, S., Hall, P., Hart, T., Itoh, A., LaFrankie, J.V., Liengola, I., Lagunzad, D., De Lao, S.L., Losos, E., Magard, E., Makana, J.-R., Manokaran, N., Navarrete, H., Nur, S.M., Okhubo, T., Perez, R., Samper, C., Seng, L.H., Sukumar, R., Svenning, J.-C., Tan, S., Thomas, D., Thompson, J., Vallejo, M.I., Munoz, G.V., Valencia, R., Yamakura, T., Zimmerman, J.K., 2005. Tropical tree alpha-diversity: Results from a worldwide network of large plots. *Science*. **55**, 565-582.
- Condit, R., Pitman, N., Leigh, E.G., Chave, J., Terborgh, J., Foster, R.B., Nunez, P.V., Aguilar, S., Valencia, R., Villa, G., Muller-Landau, H.C., Losos, E., Hubbell, S.P., 2002. Beta-diversity in tropical forest trees. *Science*. **295**, 666-669.
- Conn, J.S., Beattie, K.L., Blanchard, A., 2006. Seed viability and dormancy of 17 weed species after 19.7 years of burial in Alaska. *Weed Science*. **54**, 464-470.
- Connell, J.H., 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. In: Boer, P.J.D., Gradwell, G.R.(eds) *Dynamics of populations*. Pudoc, Wageningen, pp. 290-310.
- Crist, T.O., Friese, C.F., 1993. The impact of fungi on soil seeds: implications for plants and granivores in semiarid shrub-steppe. *Ecology*. **74**, 2231-2239.
- Crow, T.R., 1992. Population dynamics and growth patterns for a cohort of northern red oak (*Quercus rubra*) seedlings. *Oecologia*. **91**, 192-200.
- Cruz-Rodriguez, J.A., Lopez-Mata, L., 2004. Indirect effects of timber extraction on plant recruitment and diversity via reductions in abundance of frugivorous spider monkeys. *Plant Ecology*. **172**, 227-235.
- Csontos, P., Tamas, J., 2003. Comparisons of soil seed bank classification systems. *Seed Science Research*. **13**, 101-111.

- Cui, Y., Xu, L., An, D., Liu, Z., Gu, J., Li, S., Zhang, X., Zhu, D., 2018. Identification of maize seed varieties based on near infrared reflectance spectroscopy and chemometrics. *International Journal of Agricultural and Biological Engineering*. 11, 177-183.
- Dacal-Nieto, A., Formella, A., Carrion, P., Vazquez-Fernandez, E., Fernández-Delgado, M., 2011. Non-destructive detection of hollow heart in potatoes using Hyperspectral Imaging. In Berciano, A., et al., Ed(s): CAIP'II, Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, pp. 180-187.
- Dainou, K., Bauduin, A., Bourland, N., Gillet, J.F., Fétéké, 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.
- Dalling, J.W., Hubbell, S.P., Silvera, K., 1998. Seed dispersal, seedling establishment and gap partitioning among tropical pioneer trees. *Journal of Ecology*. 86, 674-689.
- Dalling, J.W., Swaine, M.D., Garwood, N.C., 1997. Dispersal patterns and seed bank dynamics of pioneer trees in moist tropical forest. *Ecology*. 79, 564-578.
- Dalling, J., Swaine, M.D., Garwood, N.C., 1994. *Ecologie Fonctionnelle*. 9, 119-121.
- Dale, L.M., Thewis, A., Boudry, C., Rotar, I., Dardenne, P., Baeten, V., Fernández Pierna, J.A., 2013. Hyperspectral imaging applications in agriculture and agrofood product quality and safety control: a review. *Applied Spectroscopy Reviews*. 48, 142-159.
- Dale, L.M., Thewis, A., Rotar, I., Fernández Pierna, J.A., Boudry, C., Vidican, R.M., Baeten, V., 2012. Chemometric tools for NIRS and NIR hyperspectral imaging. *Bulletin of Usavm Cluj Napoca Agriculture*. 69, 70-76.
- Daneshvar, A., Tigabu, M., Karimidoost, A., Odén, P.C., 2015. Single seed near infrared spectroscopy discriminates viable and non-viable seeds of *Juniperus polycarpos*. *Silva Fennica*. 49: 14. Article ID 1334.
- Dantas de Paula, M., Groeneveld, J., Fischer, R., Taubert, F., Martins, V.F., Huth, A., 2018. Defaunation impacts on seed survival and its effect on the biomass of future tropical forests. *Oikos*. 00, 1-13.
- Danthu, P., 1993. L'inhibition tégumentaire des graines de *Faidherbia albida* et d'*Acacia raddiana*, aspect anatomique et application pratique. *Bois et Forêts des Tropiques*. 238, 24-25.
- Darlington, H.T., Steinbaur, G.P., 1961. The eighty year period for Dr. W. J. Beals seed viability experiment. *American Journal of botany*. 48, 321-325.
- de Camargos, V.L., Martins, S.V., Ribeiro, G.A., da Silva Carmo, F.M., da Silva, A.F., 2013. Influência do fogo no banco de sementes do solo em floresta estacional semidecidual. *Ciência Florestal, Santa Maria*. 23, 18-19.

- Degen, B., Blanc, L., Caron, H., Maggia, L., Kremer, A., Gourlet-Fleury, S., 2006. Impact of selective logging on genetic composition and demographic structure of four tropical tree species. *Biological Conservation*. **131**, 386-401.
- De La Mensbrughe, G., 1966. *La germination et les plantules des essences arborées de la forêt dense humide de la Côte d'Ivoire*. Nogent-sur-Seine, France: Centre Technique Forestier Tropical, 389 p.
- Delhay, N., 2006. Mise en place d'une technique de régénération assistée en forêt dense humide gabonaise. Mémoire de fin d'études. Faculté Universitaire des Sciences Agronomiques de Gembloux (Belgique). 99 p.
- Demel Teketay., 1998. The impact of clearing and conversion of dry Afromontane forests into arable land on the composition and density of soil seed banks. *Acta Ecologica*. **18**, 557-573.
- Demel Teketay., Granström, A., 1997. Seed viability of Afromontane tree species in forest soils. *Journal of Tropical Ecology*. **13**, 81-95.
- Demel, Teketay., Granström, A., 1995. Soil seed banks in dry Afromontane forests of Ethiopia. *Journal of Vegetation Science*. **6**, 777-786.
- De Namur, C., 1990. Aperçu sur la végétation de l'Afrique centrale atlantique. Pp. 60-67 in Lanfranchi, R. & Schwartz, D. (eds). *Paysages quaternaires de l'Afrique centrale atlantique*. ORSTOM, Paris.
- Denslow, J.S., Guzman, G.S., 2000. Variation in stand structure, light and seedling abundance across a tropical moist forest chronosequence, Panama. *Journal of Vegetation Science*. **11**, 201-212.
- Denslow, J.S., 1980. Gap partitioning among tropical rainforest trees. *Biotropica*. **12**, 47-55.
- D'Erfurth, I., Le Signor, C., Aubert, G., Sanchez, M., Vernoud, V., Darchy, B., Lherminier, J., Bourion, V., Bouteiller, N., Bendahmane, A., Buitink, J., Prosperi, J.M., Thompson, R., Burstin, J., Gallardo, K., 2012. A role for an endosperm-localized subtilase in the control of seed size in legumes. *New Phytologist*. **196**, 738-751.
- De Ruiter, G., 1976. Revision of the genera *Myrianthus* and *Musanga* (Moraceae). *Bulletin du Jardin Botanique National de Belgique*. **46**, 471-510.
- De Wasseige, C., Flynn, J., Louppe, D., Hiol Hiol, F., Mayaux, P., eds, 2014. *Les Forêts du Bassin du Congo - Etat des Forêts 2013*. Neufchâteau, Belgique : Weyrich.
- De Wasseige, C., Devers D., de Marcken, R., Eba'a-Atyi, R., Nasi, R., Mayaux, P (eds.), 2009. *Les forêts du bassin du Congo. Etat des forêts 2008*. Luxembourg : Office des Publications de l'Union Européenne.
- Diabate, M., Munive, A., De Faria, S.M., Ba, A., Dreyfus, B., Galiana, A., 2005. Occurrence of nodulation in unexplored leguminous trees native to the West African tropical rainforest and inoculation response of native species useful in reforestation. *New Phytologist*. **166**, 231-239.

- Dike, M.C., Nwosu, L.C., 2013. Variations in soil seed banks of abandoned farmlands of various ages in Umukabia Umuagbom, Abia State, Nigeria. *International Journal of Biological and Chemical Sciences*. **7**, 338-343.
- Donahue, D.J., 1995. Radiocarbon analysis by accelerator mass spectrometry. *International Journal of Mass Spectrometry and Ion Processes*. **143**, 235-245.
- dos Santos, D.M., da Silva, K.A., de Albuquerque, U.P., dos Santos, J.M.F.F., Lopes, C.G.R., de Lima Araújo, E., 2013. Can spatial variation and inter-annual variation in precipitation explain the seed density and species richness of the germinable soil seed bank in a tropical dry forest in north-eastern Brazil ? *Flora*. **208**, 445-452.
- Doucet, J.-L., Daïnou, K., Ligot, G., Ouédraogo, D.Y., Bourland, N., Ward, S.E., Tekam, P., Lagoute, P., Fayolle, A., 2016. Enrichment of Central African logged forests with high-value tree species: testing a new approach to regenerating degraded forests. *International Journal of Biodiversity Science, Ecosystem Services & Management*. 10.1080/21513732.2016.1168868.
- Doucet, J.-L., Kouadio, J.Y., 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.
- Doucet, J.-L., Ntchandi Otimbo, P.-A., Boubady, A.-G., 2004. Comment assister la régénération naturelle de l'Okoumé dans les concessions forestières ? *Bois Forêts Tropiques*. **279**, 59-71.
- Doucet, J.-L., 2003. L'alliance délicate de la gestion forestière et de la biodiversité dans les forêts du centre du Gabon. PhD dissertation. Faculté universitaire des Sciences agronomiques de Gembloux, Gembloux, Belgium. 323 p.
- Douh, C., Daïnou, K., Loumeto, J.J., Moutsambote, J.-M., Fayolle, A., Tosso, F., Forni, E., Gourlet-Fleury, S., Doucet, J.-L., 2018. Soil seed bank characteristics in two central African forest types and implications for forest restoration. *Forest Ecology and Management*. **409**, 766-776.
- Douh, C., Daïnou, K., Loumeto, J.J., Fayolle, A., Doucet, J.-L., 2014. Explorer la banque de graines du sol pour mieux comprendre la dynamique de régénération des forêts tropicales africaines (synthèse bibliographique). *Biotechnologie, Agronomie, Société et Environnement*. **18**, 558-565.
- Dove, A.D.M., Cribb, T.H., 2006. Species accumulation curves and their applications in parasite ecology. *Trends in Parasitology*. **22**, 568-574.
- Drake, D.R., 1998. Relationships among the seed rain seed bank and vegetation of a Hawaiian forest. *Journal of Vegetation Science*. **9**, 103-112.
- Droissart, V., 2009. Etude taxonomique et biogéographique des plantes endémiques d'Afrique centrale atlantique : le cas des Orchidaceae. Thèse de doctorat, Université Libre de Bruxelles, 247 p.
- Dufrêne, M., Legendre, P., 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs*. **67**, 345-366.

- Dumas, C., Rogowsky, P., 2008. Fertilization and early seed formation. *Comptes Rendus Biologies*. **331**, 715-725.
- Duminil, J., Daïnou, K., Kombi Kaviriri, D., Gillet, P., Loo, J., Doucet, J.-L., Hardy, O.H., 2016. Relationships between population density, fine-scale genetic structure, mating system and pollen dispersal in a timber tree from African rainforests. *Heredity (Edinb)*. **116**, 295-303.
- 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**, 5469-5483.
- Dupuy, B., 1998. Bases pour une sylviculture en forêt dense tropicale humide africaine. Cirad, Montpellier, France. Document Forafri, 4: 328 p.
- Durrieu De Madron, L., Forni, E., 1997. Aménagement forestier dans l'Est du Cameroun. *Bois et Forêts des Tropiques*. **254**, 39-50.
- Durrieu de Madron, L., 1993. Mortalité, chablis et rôle des trouées dans la sylvigénèse avant et après exploitation sur le dispositif d'étude sylvicole de Paracou, Guyane française. Thèse de doctorat, ENGREF Nancy/CIRAD-Forêt, 203 p. + annexes.
- Effiom, E.O., Nunez-Iturri, G., Smith, H.G., Ottosson, U., Olsson, O., 2013. Bushmeat hunting changes regeneration of African rainforests. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 280(1759): 20130246.
- Elazazi, E.M., 2016. Effective Methods to Improvement *Capparis spinosa* L. (Caper) Seeds Germination by Breaking Seed Dormancy in Qatar Gene Bank. Qatar Foundation Annual Research Conference Proceedings 2016: EEPP2483. <http://dx.doi.org/10.5339/qfarc>.
- ElMasry, G., Sun, D.W., 2010. Principles of Hyperspectral Imaging Technology. In *Hyperspectral Imaging for Food Quality Analysis and Control*, Edited by: Sun, D.W. 3-43. San Diego: Academic Press.
- Epp, G.A., 1987. The seed bank of *Eupatorium odoratum* along a successional gradient in a tropical rain forest in Ghana. *Journal of Tropical Ecology*. **3**, 139-149.
- Evrard, Q., Haurez, B., Doucet, J. -L., 2017. Le rôle des rongeurs dans la dispersion des diaspores en milieu forestier (synthèse bibliographique). *Biotechnologie, Agronomie, Société et Environnement*. **21**, 66-79.
- Evrard, C., 1968. Recherches écologiques sur le peuplement forestier des sols hydromorphes de la cuvette centrale Congolaise. *Publ. INEAC, Sér. Sc.* **110** : 295 p.
- Ewel, J., Berish, C., Brown, B., Price, N., Raich, J., 1981. Slash and burn impacts on a Costa Rican wet forest site. *Ecology*. **62**, 816-829.
- Eylenbosch, D., Bodson, B., Baeten, V., Fernández Pierna, J.A., 2017. NIR hyperspectral imaging spectroscopy and chemometrics for the discrimination of roots and crop residues extracted from soil samples. *Journal of Chemometrics*. **32**:e2982. <https://doi.org/10.1002/cem.2982>.

- Facelli, J.M., Chesson, P., Barnes, N., 2005. Differences in seed biology of annual plants in arid lands: a key ingredient of the storage effect. *Ecology*. **86**, 2998-3006.
- Faith, D.P., Minchin, P.R., Belbin, L., 1987. Compositional dissimilarity as a robust measure of ecological distance. *Vegetatio*. **69**, 57-68.
- Favrichon, V., 1997. Réaction de peuplements forestiers tropicaux à des interventions sylvicoles. *Bois et Forêts des Tropiques*. **254**, 5-24.
- Fay, J.M., 1997. The ecology, social organization, populations, habitat and history of the western lowland gorilla (*Gorilla gorilla gorilla* Savage and Wyman 1847). PhD dissertation, Washington University. Washington, USA.
- Fayolle, A., Picard, N., Doucet, J.-L., Swaine, M., Bayol, N., Bénédet, F., Gourlet-Fleury, S., 2014. A new insight in the structure, composition and functioning of central African moist forests. *Forest Ecology and Management*. **329**, 195-205.
- Fayolle, A., Engelbrecht, B., Freycon, V., Mortier, F., Swaine, M., Réjou-Méchain, M., Doucet, J.-L., Fauvet, N., Cornu, G., Gourlet-Fleury, S., 2012. Geological substrates shape tree species and trait distributions in African moist forests. *PLoS ONE* **7**, e42381.
- Feer, F., Ponge, J.-F., Jouard, S., Gomez, D., 2013. Monkey and dung beetle activities influence soil seed bank structure. *Ecological Research*. **28**, 93-102.
- Fenner, M., Thompson, K., 2005. The ecology of seeds. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Fernández Pierna, J.A., Vermeulen, P., Amand, O., Tossens, A., Dardenne, P., Baeten, V., 2012. NIR Hyperspectral Imaging spectroscopy and chemometrics for the detection of undesirable substances in food and feed. *Chemom. Intell. Laboratory Systems*. **117**, 233-239.
- Fernández Pierna, J.A., Vermeulen, P., Stilmant, D., Dupuis, B., Dardenne, P., Baeten, V., 2010. Characterisation of fonio millet by near infrared hyperspectral imaging, *Proceedings of the 14th International Conference on Near Infrared Spectroscopy (ICNIRS) : Breaking the Dawn*, Bangkok, Thailand, pp. 997-1002.
- Fernández Pierna, J.A., Baeten, V., Dubois, J., Burger, J., Lewis, E.N., Dardenne, P., 2009. NIR imaging-theory and applications. In: Brown S, Tauler R, Walczak B, eds. *Comprehensive Chemometrics*. Oxford: Elsevier. **4**, 173-196.
- Fernández Pierna, J.A., Baeten, V., Dardenne, P., 2006. Screening of compound feeds using NIR hyperspectral data. *Chemometr Intell Lab*. **84**, 114-118.
- Fernández Pierna, J.A., Baeten, V., Michotte Renier, A., Cogdill, R.P., Dardenne, P., 2004. Combination of support vector machines (SVM) and near-infrared (NIR) imaging spectroscopy for the detection of meat and bone meal (MBM) in compound feeds. *Journal of Chemometrics*. **18**, 341-349.

- Flores, S., Dezzio, N., 2005. Variaciones temporales en cantidad de semillas en el suelo y en lluvia de semillas en un gradiente bosque-sabana en la gran sabana, Venezuela. *Inci*. **30**, 39-43.
- Finch-Savage, W.E., Leubner-Metzger, G., 2006. Seed dormancy and the control of germination. *New Phytologist*. **171**, 501-523.
- Finkelstein, R., Reeves, W., Ariizumi, T., Steber, C., 2008. Molecular aspects of seed dormancy. *Annual Review Plant Biology*. **59**, 387-415.
- Fisher, R.A., Corbet, A.S., Williams, C.B., 1943. The Relation Between the Number of Species and the Number of Individuals in a Random Sample of an Animal Population. *Journal of Animal Ecology*. **12**, 42-58.
- Footitt, S., Cohn, M. A., 1995. Seed dormancy in red rice (*Oryza sativa*). IX. Embryo fructose-2,6 bisphosphate during dormancy breaking and subsequent germination. *Plant Physiology*. **107**, 1365-1370.
- Forcella, F., 1984. A species-area curve for buried viable seeds. *Australian Journal of Agricultural Research*. **35**, 645-652.
- Forcier, L.K., 1975. Reproductive strategies and the co-occurrence of climax tree species. *Science*. **189**, 808-810.
- Forget, P.M., Lambert, J., Hulme, P., Vander Wall, S., 2006. Seed fate: predation, dispersal and seedling establishment, vol 31. CABI, Cambridge.
- Forget, P.M., 1988. Dissémination et régénération naturelle de huit espèces d'arbres en forêt guyanaise. Thèse de Doctorat, Université Paris 6, 245 p.
- Franklin, J., 2003. Regeneration and growth of pioneer and shade-tolerant rain forest trees in Tonga. *New Zealand Journal of Botany*. **41**, 669-684.
- Freycon, V., 2014. Caractérisation des sols de Loundoungou et de Mokabi (Congo). Rapport de mission DynAfFor, 2 au 24 avril 2014. CIRAD, Montpellier.
- Gallay, A., Huysecom, E., Mayor, A., 1998. Peuples et céramiques du Delta intérieur du Niger : un bilan de cinq années de missions (1988-1993). Département d'Anthropologie et d'Ecologie de l'Université de Genève, Genève, Genève: 130 p.
- Garcia, M.A., 1995. Relationships between weed community and soil seed bank in a tropical agroecosystem. *Agriculture Ecosystems & Environment*. **55**, 139-146.
- Garwood, N.C., 1989. Tropical soil seed banks: a review. In: Leck, M.A., Parker, V.T., Simpson, R.L. (Eds.), *Ecology of Soil Seed Banks*. Academic Press, San Diego, CA, pp. 149-209.
- Gautier-Hion, A., Duplantier, J.-M., Quris, R., Feer, F., Sourd, C., Decoux, J.-P., Dubost, G., Emmons, L., Erard, C., Hecketsweiler, P., Mounqazi, 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.
- Gérard, P., 1960. Etude de la forêt dense à *Gilbertiodendron dewevrei* dans la Région de l'Uélé. *Publ. INEAC, Sér. Sc.* **87**, 1-159.

- Getachew Tesfaye, Demel Teketay, Fetene, M., Beck, E., 2010. Regeneration of seven indigenous tree species in dry Afromontane forest, southern Ethiopia. *Flora*. **205**, 135-143.
- Getachew Tesfaye., Demel Teketay., Yoseph Assefa., Masresha Fetene., 2004. The Impact of Fire on the Soil Seed Bank and Regeneration of Haremma Forest, Southeastern Ethiopia. *Mountain Research and Development*. **24**, 354-361.
- Gillet, J.-F., 2013. Les forêts à Marantaceae au sein de la mosaïque forestière du nord de la République du Congo: origines et modalités de gestion. PhD thesis, Université de Liège - Gembloux Agro-bio Tech, Belgium.
- Gillet, J.-F., Doucet, J.-L., 2012. A commented checklist of woody plants in the Northern Republic of Congo. *Plant Ecology and Evolution*. **145**, 258-271.
- Glèlè, K.R., Salako, V.K., Padonou, E.A., Lykke, A.M., 2016. Méthodes statistiques multivariées utilisées en écologie. *Annales Des Sciences Agronomiques*. **20**, 139-157.
- Gond, V., Fayolle, A., Pennec, A., Cornu, G., Mayaux, P., Camberlain, P., Doumenge, C., Fauvet, N., Gourlet-Fleury, S., 2013. Vegetation structure and greenness in Central Africa from Modis multi-temporal data. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. **368**, 20120309.
- Gorel, A.P., Fayolle, A., Doucet, J.-L., 2015. Ecologie et gestion des espèces multi-usages du genre *Erythrophleum* (Fabaceae-Caesapinioideae) en Afrique synthèse bibliographique). *Biotechnologie, Agronomie, Société et Environnement*. **19**, 415-429.
- Gourlet-Fleury, S., Beina, D., Fayolle, A., Ouédraogo, D.Y., Mortier, F., Bénédet, F., Closset-Kopp, D., Decocq, G., 2013. Silvicultural disturbance has little impact on tree species diversity in a Central African moist forest. *Forest Ecology and Management*. **304**, 322-332.
- Gourlet-Fleury, S., Rossi, V., Réjou-Méchain, M., Freycon, V., Fayolle, A., Saint-André, L., Cornu, G., Gérard, J., Sarrailh, J.M., Flores, O., Baya, F., Billand, A., Fauvet, N., Gally, M., Henry, M., Hubert, D., Pasquier, A., Picard, N., 2011. Environmental filtering of dense-wooded species controls aboveground biomass stored on nutrient-poor soils in African moist forests. *Journal of Ecology*. **99**, 981-990.
- Gourlet-Fleury, S., Favrichon, V., Schmitt, L., Petronelli, P., 2004. Consequences of silvicultural treatments on stand dynamics at Paracou. In: Gourlet-Fleury, S., Guehl, J.M., Laroussinie, O. (Eds.), *Ecology and Management of a Neotropical Rainforest. Lessons drawn from Paracou, a long-term experimental research site in French Guiana*. Elsevier, Paris, pp. 254-280.
- Grandin, U., Rydin, H., 1998. Attributes of the seed bank after a century of primary succession on islands in Lake Hjälmären, Sweden. *Journal of Ecology*. **86**, 293-303.
- Grace, J.B., 1999. The factors controlling species density in herbaceous plant communities: an assessment. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. **2**, 1-28.

- Grime, J.P., 2001. Herbaceous vegetation, Species richness. In: *Encyclopedia of Biodiversity* (ed. Levin SA), pp. 329-337. Academic Press, San Diego.
- Grime, J.P., 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *American Naturalist*. **111**, 1169-1194.
- Grime, J.E., 1979. Plant strategies and vegetation processes. John Wiley & Sons, Chichester.
- Grinnell, J., 1917. The niche-relationships of the California Thrasher. *Auk*. **34**, 427-433.
- Grombone-Guaratini, M.T., Leitão-Filho, H.F., Kageyama, P.Y., 2004. The seed bank of a gallery forest in Southeastern Brazil. *Brazilian Archives of Biology and Technology*. **47**, 793-797.
- Grombone-Guaratini, M.T., Rodrigues, R.R., 2002. Seed bank and seed rain in a seasonal semi-deciduous forest in south-eastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology*. **18**, 759-774.
- Grubb, P.J., 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Reviews*. **52**, 107-145.
- Gruslin, D., 2009. L'origine des forêts au Nord de la République du Congo : une contribution archéo-anthracologique. Master's dissertation. University of Liège - Gembloux Agro-Bio tech, Gembloux, Belgium: 111 p.
- Guariguata, M.R., Chazdon, R.L., Denslow, J.S., Dupuy, J.M., Anderson, L., 1997. Structure and floristics of secondary and old-growth forest stands in lowland Costa Rica. *Plant Ecology*. **132**, 107-120.
- Guevara Sada, S., Gómez-Pompa, A., 1976. Determinación del contenido de semillas en muestras de suelo superficial de una selva tropical de Veracruz, Mexico. In: Gómez-Pompa, A., Amo-Rodriguez, S., Vázquez-Yanes, C. and Butanda-Cervera, A. (Eds.). *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, Mexico*. Compañía Editorial Continental, Mexico, pp. 203-232.
- Guillot, B., 1981. Rendements de la cacaoculture et formations végétales. Essai d'écologie pratique des forêts de la Sangha (Congo) et du Sud-Est du Cameroun. Cahiers ORSTOM (Office de la Recherche Scientifique et Technique d'Outre-Mer). Série Sci. Humaines Bondy. **18**, 63-106.
- Guion, H., 2011. Etude de l'écologie d'*Erythrophleum suaveolens* (Guill. & Perr.) Brenan (Tali) et de l'origine de ses populations au sud-est du Cameroun. Mémoire de fin d'études, Gembloux Agro-Bio Tech, Université de Liège: 79 p.
- Hacisalihoglu, G., Larbi, B., Settles, A., 2010. Near-Infrared reflectance spectroscopy predicts protein, starch, and seed weight in intact seeds of Common Bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *Journal of Agricultural and Food Chemistry*. **58**, 702-706.
- Hagner, S., 1965. Yield of seed, choice of seed trees, and seedling establishment in experiments with natural regeneration. (In Swedish with English summary) *Stud. For. Suec.* **27**, 1-43.

- Hall, J.B., Swaine, M.D., 1980. Seed stocks in Ghanaian forest soils. *Biotropica*. **12**, 256-263.
- Hall, J.S., 2008. Seed and seedling survival of African mahogany (*Entandrophragma* spp.) in the Central African Republic: Implications for forest management. *Forest Ecology and Management*. **255**, 292-299.
- Hallé, F., Oldeman, R.A.A., Tomlinson, P.B., 1978. Tropical trees and forests: an architectural analysis. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg & New York, 441 p.
- Hamilton, M.B., 1999. Tropical tree gene flow and dispersal. *Nature*. 401: 129.
- Hammond, D.S., Brown, V.K., 1995. Seed size of woody plants in relation to disturbance, dispersal, soil type in wet neotropical forests. *Ecology*. **76**, 2544-2561.
- Han, A.R., Sohng, J.E., Barile, J.R., Lee, Y.K., Woo, S.Y., Lee, D.K., Park, P.S., 2012. Comparison of Soil Seed Banks in Canopy Gap and Closed Canopy Areas between a Secondary Natural Forest and a Big Leaf Mahogany (*Swietenia macrophylla* King) Plantation in the Mt. Makiling Forest Reserve, Philippines. *Journal of Environmental Science and Management*. **1**, 47-59.
- Hansen, M.C., Potapov, P.V., Moore, R., Hancher, M., Turubanova, S.A., Tyukavina, A., Thau, D., Stehman, S.V., Goetz, S.J., Loveland, T.R., Kommareddy, A., Egorov, A., Chini, L., Justice, C.O., Townshend, J.R.G., 2013. High-resolution global maps of 21st-century forest cover change. *Science*. **342**, 850-853.
- Hara, M., 1987. Analysis of seedling banks of a climax beech forest: ecological importance of seedling sprouts, *Vegetatio*. **71**, 67-74.
- Hardesty, B.D., Parker, V.T., 2002. Community seed rain patterns and a comparison to adult community structure in a Central African tropical forest. *Plant Ecology*. **164**, 49-64.
- Hardin J. W., Hilbe J. M., 2007. *Generalized Linear Models and Extensions*, 2nd edition. College Station: Stata Press.
- Hardy, O.J., Born, C., Budde, K., Daïnou, K., Dauby, G., Duminil, J., Ewédjé, E.E.B.K., Gomez, C., Heuertz, M., Koffi, G.K., Lowe, A.J., Micheneau, C., Ndiade-Bourobou, D., Paneiro, R., Poncet, V., 2013. Comparative phylogeography of African rain forest trees: a review of genetic signatures of vegetation history in the Guineo-Congolian region. *Comptes Rendus Geoscience*. **345**, 284-296.
- Hardy, O., Sonke, B., 2004. Spatial pattern analysis of tree species distribution in a tropical rain forest of Cameroon: assessing the role of limited dispersal and niche differentiation. *Forest Ecology and Management*. **197**, 191-202.
- Harms, K.E., Wright, S.J., Calderon, O., Hernandez, A., Herre, E.A., 2000. Pervasive density dependent recruitment enhances seedling diversity in a tropical forest. *Nature*. **404**, 493-495.
- Harper, J., 1977. Population biology of plants. Academic Press, New York.

- Hart, T.B., Hart, J.A., Dechamps, R., Fournier, M., Ataholo, M., 1996. Changes in forest composition over the last 4000 years in the Ituri basin, Zaire. In: Van der Maesen LJG, van der Burgt XM, van Medenbach de Rooy JM (eds.) The Biodiversity of African Plants. Springer, Dordrecht, The Netherlands: pp.545-560.
- Hart, T.B., 1985. The ecology of a single-species-dominant forest and a mixed forest in Zaire, Africa. Thèse de doctorat, Michigan State University, East Lansing, 215 p.
- Hartshorn, G.S., 1978. Tree falls and tropical forest dynamics. in Tomlinson & Zimmerman eds "Tropical trees as living systems", pp.617-638.
- Haurez, B., Petre, C.-A., Doucet, J.-L., 2013. Impacts of logging and hunting on western lowland gorilla (*Gorilla gorilla gorilla*) populations and consequences for forest regeneration. A review. Biotechnologie, Agronomie, Société et Environnement. **17**, 364-372.
- Hawthorne, W.D., Jongkind, C.C.H., 2006. Woody Plants of Western African Forests. A Guide to the Forest Trees, Shrubs and Lianes from Senegal to Ghana. Kew Pub.
- Hawthorne, W.D., 1995. Ecological profiles of Ghanaian forest trees. Tropical Forestry Papers no. 29. Oxford Forestry Institute, Oxford, UK.
- Hecketsweiler, P., 1992. Phénologie et saisonnalité en forêt gabonaise. L'exemple de quelques espèces ligneuses. Thèse de doctorat, Université de Montpellier II, France, 266 p.
- Hermida, M., Rodriguez, N., Rodriguez-Otero, J.L., 2006. Determination of moisture, starch, protein, and fat in common beans (*Phaseolus vulgaris* L.) by near infrared spectroscopy. Journal of AOAC International. **89**, 1039-1041.
- Hille Ris Lambers, J., Clark, J.S., Lavine, M., 2005. Implications of seed banking for recruitment of southern Appalachian woody species. Ecology. **86**, 85-95.
- Holl, K.D., 1999. Factors limiting tropical rain forest regeneration in abandoned pasture: seed rain, seed germination, microclimate, and soil. Biotropica. **31**, 229-242.
- Hölzel, N., Otte, A., 2004. Assessing soil seed bank persistence in flood-meadows: the search for reliable traits. Journal of Vegetation Science. **15**, 93-100.
- Honda, Y., 2008. Ecological correlations between the persistence of the soil seed bank and several plant traits, including seed dormancy. Plant Ecology. **196**, 301-309.
- Honu, Y.A.K., Dang, Q.L., 2002. Spatial distribution and species composition of tree seeds and seedlings under the canopy of the shrub, *Chromolaena odorata* Linn in Ghana. Forest Ecology and Management. **164**, 185-196.
- Hopfensperger, K.N., 2007. A review of similarity between seed bank and standing vegetation across ecosystems. Oikos. **116**, 1438-1448.

- Hopkins, M.S., Tracey, J.G., Graham, A.W., 1990. The size and composition of soil seed-banks in remnant patches of three structural rainforest types in North Queensland. *Australian Journal of Ecology*. **15**, 43-50.
- Hopkins, M.S., Graham, A.W., 1987. The viability of seeds of rainforest species after experimental soil burials under tropical wet lowland forest in north-eastern Australia. *Aust. J. Ecol.* **12**, 97-108.
- Hopkins, M.S., Graham, A.W., 1983. The species composition of soil seed banks beneath lowland tropical rainforests in North Queensland, Australia. *Biotropica*. **15**, 90-99.
- Hopkins, L.D., 1977. Methods for generating land suitability maps: A comparative evaluation. *Journal of the American Institute of Planners*. **43**, 386-400.
- Houle, G., Phillips, D.L., 1988. The soil seed bank of granite outcrop plant communities. *Oikos*. **52**, 87-93.
- Howe, H.F., Smallwood, J., 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics*. **13**, 201-228.
- Hua, Q., Barbetti, M., Rakowski, A.Z., 2013. Atmospheric radiocarbon for the period 1950-2010. *Radiocarbon*. **55**, 2059-2072.
- Hubbell, S.P., 2001. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton Univ. Press.
- Hubbell, S.P., 1979. Tree Dispersion, Abundance, and Diversity in a Tropical Dry Forest. *Science*. **203**, 1299-1309.
- Huston, M.A., 1994. *Biological Diversity. The Coexistence of Species on Changing Landscapes*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Huston, M.A., 1979. A general hypothesis of species diversity. *American Naturalist*. **113**, 81-101.
- Jaffré, T., De Namur, C., 1983. Evolution de la biomasse végétale épigée au cours de la succession secondaire dans le sud-ouest de la Côte d'Ivoire. *Acta Oecologia*. **4**, 259-272.
- Jankowska-Blaszczuk, M., Grubb, P.J., 2006. Changing perspectives on the role of the soil seed bank in northern temperate deciduous forests and in tropical lowland rain forests: parallels and contrasts. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. **8**, 3-21.
- Janné, K., Pettersen, J., Lindberg, N.O., Lundstedt, T., 2001. Hierarchical principal component analysis (PCA) and projection to latent structure (PLS) technique on spectroscopic data as a data pretreatment for calibration. *Journal of Chemometrics*. **15**, 203-213.
- Janzen, P.A., Zuidema, P.A., 2001. Logging, seed dispersal by vertebrates and natural regeneration of tropical timber trees. In: *The cutting Edge*, Fimbel, R., Grajal, A. and Robinson, J (Eds.). *Conserving wildlife in logged tropical forests*. Columbia University Press, New York, USA., pp.35-39.

- Janzen, D.H., Vazquez-Yanes, C., 1990. Aspects of tropical seed ecology of relevance to management of tropical forested wildlands. In: Gomez-Pompa, A., Whitmore, T.C., Hadley, M. (Eds.), *Rain Forest Regeneration and Management*. UNESCO, The Parthenon Publishing Group, Paris.
- Janzen, D.H., 1988. Ecological characterization of a Costa Rican dry forest caterpillar fauna. *Biotropica*. **20**, 120-135.
- Janzen, D.H., 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist*. **104**, 501-528.
- Janzen, D.H., 1969. Seed-eaters versus seed size, number, toxicity and dispersal. *Evolution*. **23**, 1-27.
- Jeanvons, R.A., Jarvis, B.C., 1984. The breaking of dormancy in hazel seed by pretreatment with athanol and mercucuric chloride. *New phytologist*. **96**, 551-554.
- Jensen, K., 1998. Species composition of soil seed bank and seed rain of abandoned wet meadows and their relation to aboveground vegetation. *Flora*. **193**, 345-359.
- Kahindo, J.-M., 2011. Potentiel en Produits Forestiers Autres que le Bois d'œuvre dans les formations forestières de la région de Kisangani. Cas des rotins *Eremospatha haullevilleana* De Wild et *Laccosperma secundiflorum* (P. Beauv.) Kuntze de la Réserve Forestière de Yoko (Province Orientale, RD Congo). Unpublished PhD thesis, Faculty of Science, University of Kisangani.
- Kahn, E., 1982. La reconstitution de la forêt tropicale humide du sud-ouest de la Côte d'Ivoire. *Mémoire O.R.S.T.O.M.* 97, 150 p.
- Kamdem-Toham, A., Adeleke, A.W., Burgess, N.D., Carroll, R., D'Amico, J., Dinerstein, E., Olson, D.M., Some, L., 2003. Forest Conservation in the Congo Basin. *Science*. 299: 346.
- Karsenty, A., Gourlet-Fleury, S., 2006. Assessing sustainability of logging practices in the Congo Basin's managed forests: the issue of commercial species recovery. *Ecology and Society*, 11: 26.
- Keay, R.W., 1960. Seeds in forest soil. *Nigeria Forestry Information Bulletin*. **4**, 1-12.
- Kebrom, T., Getachew Tesfaye., 2006. The Role of Soil Seed Banks in the Rehabilitation of Degraded Hillslopes in Southern Wello, Ethiopia. *Biotropica*. **32**, 23-32.
- Kjeldahl, J., 1883. Neue Methode zur Bestimmung des Stickstoffs in organischen Körpern. *Zeitschrift für Anal. Chemie*. **22**, 366-383.
- Kleinschroth, F., 2016. Roads in the rainforests: Legacy of selective logging in Central Africa (Doctoral dissertation), AgroParisTech, CIRAD, Bangor University.
- Kleinschroth, F., Gourlet-Fleury, S., Sist, P., Mortier, F., Healey, J.R., 2015. Legacy of logging roads in the Congo Basin: How persistent are the scars in forest cover? *Ecosphere*. **6**, 64.

- Klimesova, J., Klimes, L., 2007. Bud banks and their role in vegetative regeneration – A literature review and proposal for simple classification and assessment. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. **8**, 115-129.
- Knowles, O.H., Parrotta, J.A., 1995. Amazonian forest restoration : an innovative system for native species selection based on phenological data and performance indices. *Commonwealth Forestry Review*. **74**, 230-243.
- Kivilaan, A., Bandurski, R.S., 1981. The one hundred year period for Dr. W. J. Beal's seed viability experiment. *American journal of botany*. **60**, 1290-1292.
- Koné, I., Lambert, J., 2008. Primate seed dispersal and its potential role in maintaining useful tree species in the Taï region, Côte d'Ivoire: implications for the conservation of forest fragment. *Tropical Conservation Science*. **1**, 293-306.
- Kouadio, Y.L., Neuba, D.F., Koné, M., Bourland, N., Doucet, J., 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.
- Kouadio, L., 2009. Mesures sylvicoles en vue d'améliorer la gestion des populations d'essences forestières commerciales de l'Est du Cameroun. PhD Dissertation, Faculté Universitaire des Sciences Agronomiques de Gembloux, Gembloux, Belgium.
- Lamb, D., 2010. *Regreening the bare hills*. Springer, New York.
- Lamb, D., 2011. Ecological restoration. In: Lamb, D (ed) *Regreening the bare hills: tropical forest restoration in the Asia-Pacific region*. Springer, New York, pp.325-355.
- Lang, G.A., 1996. *Plant dormancy*. Oxford, UK: CAB International.
- Lanly, J.P., 1966a. Inventaire Forestier en République Centrafricaine. *Bois et Forêts des Tropiques*. **107**, 33-56.
- Lanly, J.P., 1966b. La Forêt dense Centrafricaine. *Bois et Forêts des Tropiques*. **108**, 43-55.
- Laporte, N.T., Stabach, J.A., Grosch, R., Lin, T.S., Goetz, S.J., 2007. Expansion of industrial logging in Central Africa. *Science*. **316** (5830), 1451.
- Laporte, J., 2005. Dynamique des peuplements de forêt dense humide au sein des concessions de la Compagnie Equatoriale des Bois (CEB, Gabon), recommandations pour une sylviculture appropriée. Travail de fin d'études. Faculté Universitaire des Sciences Agronomiques de Gembloux, 103 p.
- Lawton, R.O., Putz, F.E., 1988. Natural disturbance and gap-phase regeneration in a wind-exposed tropical cloud forest. *Ecology*. **69**, 764-777.
- Lebrun, J., Gilbert, G., 1954. Une Classification écologique des forêts du Congo, Série scientifique. Institut national pour l'étude agronomique du Congo Belge, Bruxelles, Belgique.
- Leck, M.A., Parker, V.T., Simpson, R.L., 2008. *Seedling ecology and evolution*. Cambridge University Press: Cambridge, UK.

- Leck, M.A., Simpson, R.L., 1994. Tidal freshwater wetland zonation: seed and seedling dynamics. *Aquatic Botany*. **47**, 61-75.
- Legendre, P., Gallagher, E.D., 2001. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia*. **129**, 271-280.
- Leibold, M.A., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chase, J.M., Hoopes, M.F., Holt, R.D., Shurin, J.B., Law, R., Tilman, D., Loreau, M., Gonzalez, A., 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters*. **7**, 601-613.
- Lemenih, M., Teketay, D., 2005. Effect of prior land use on the recolonization of native woody species under plantation forests in the highlands of Ethiopia. *Forest Ecology and Management*. **218**, 60-73.
- Lemmens, R.H.M.J., Louppe, D., Oteng-Amoaka, A.A., 2008. Ressources végétales de l'Afrique tropicales 7(2). Bois d'oeuvre 2, PROTA. Wageningen/CTA, Pays-Bas. 891 p.
- Lescure, J.P., De Foresta, H., Riéra, B., 1989. Concepts communs à l'analyse des processus de dynamique et de successions. *Bois et Forêts des Tropiques*. **219**, 57-60.
- Letouzey, R., 1985. Carte phytogéographique du Cameroun. Institut de la recherche agronomique (Herbier national) – Yaoundé – Cameroun ; Institut de la Carte internationale de la végétation – Toulouse – France.
- Lézine, A.M., McKey, D., 2013. The impact of a major environmental crisis on species, populations and communities: The fragmentation of African forests at the end of the Holocene. *Comptes Rendus Géoscience*. **345**, 263-265.
- Li, B., Wei, Y., Duan, H., Xi, L., Wu, X., 2012. Discrimination of the geographical origin of *Codonopsis pilosula* using near infrared diffuse reflection spectroscopy coupled with random forests and k-nearest neighbor methods. *Vibrational Spectroscopy*. **62**, 17-22.
- Li, Z.F., Xia, X.C., He, Z.H., Li, X., Zhang, L.J., Wang, H.Y., Meng, Q.F., Yang, W.X., Li, G.Q., Liu, D.Q., 2010. Seedling and slow rusting resistance to leaf rust in Chinese wheat cultivars. *Plant Dis*. **94**, 45-53.
- Linder, H.P., 2001. Plant diversity and endemism in sub-Saharan tropical Africa. *Journal of Biogeography*. **28**, 169-182.
- Lipoma, M.L., Funes, G., Díaz, S., 2018. Fire effects on the soil seed bank and post-fire resilience of a semi-arid shrubland in central Argentina. *Austral Ecology*. **43**, 46-55.
- Lisingo, W.J., 2015. Organisation spatiale de la diversité spécifique d'arbres en forêt tropicale dans le bassin nord-est de la Cuvette Centrale Congolaise. Thèse de doctorat, Université de Kisangani, République Démocratique du Congo. 170 p.
- Liu, J., Quiu, Y.-P., Zhang, L., Chen, J., 2005. Dormancy breaking and storage behavior of *Garcinia cowa* Rob. (Guttiferae) seeds : implications for ecological function and germplasm conservation. *Journal of integrative plant biology*. **47**, 38-49.

- Lomascolo, T., Aide, T.M., 2001. Seed and seedling bank dynamics in secondary forests following Hurricane Georges in Puerto Rico. *Caribbean Journal of Science*. **37**, 259-270.
- Long, R.L., Gorecki, M.J., Renton, M., Scott, J.K., Colville, L., Goggin, D.E., Commander, L.E., Westcott, D.A., Cherry, H., Finch-Savage, W.E., 2015. The ecophysiology of seed persistence: a mechanistic view of the journey to germination or demise. *Biological Reviews*. **90**, 31-59.
- Long, R.L., Steadman, K.J., Panetta, F.D., Adkins, S.W., 2009. Soil type does not affect seed ageing when soil water potential and temperature are controlled. *Plant and Soil*. **320**, 131-140.
- Long, R.L., Panetta, F.D., Steadman, K.J., Probert, R.J., Bekker, R.M., Brooks, S., Adkins, S.W., 2008. Seed persistence in the field may be predicted by laboratory-controlled aging. *Weed Science*. **56**, 523-528.
- Loubota Pandzou, G.J., Fayolle, A., Feldpausch, T.R., Ligot, G., Doucet, J.-L., Forni, E., Zombo, I., Mazengue, M., Loumeto, J.J., Gourlet-Fleury, S., 2018. What controls local-scale aboveground biomass variation in central Africa ? Testing structural, composition and architectural attributes. *Forest Ecology and management*. **429**, 570-578.
- Loupe, D., Outtara, N., Coulibaly, A., 1995. Effets des feux de brousse sur la végétation. *Bois et Forêts des Tropiques*. **245**, 59-69.
- Lovett, J.C., Friis, I., 1996. Some patterns of endemism in the tropical north east and eastern African. In: van der Maesen, L.J.G., van der Burgt, X.M., van Medenbach de Rooy, J.M. (Eds.) *The Biodiversity of African Plants. Proceedings XIVth AETFAT Congress, 22–27 August 1994, Wageningen, The Netherlands*, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht (1996), pp.582-601.
- Luo, X., Cao, M., Zhang, M., Song, X., Li, J., Nakamura, A., Kitching, R., 2017. Soil seed banks along elevational gradients in tropical, subtropical and subalpine forests in Yunnan Province, southwest China. *Plant diversity*. **39**, 273-286.
- MacArthur, R., Levins, R., 1967. The limiting similarity, convergence and divergence of coexisting species. *American Naturalist*. **101**, 377-385.
- Maguire, J.D., 1962. Speed of germination in selection and evaluation for seedling vigour. *Crop Science*. **2**, 176-177.
- Ma Hongyuan., Li Jingpeng., Yang Fan., Lü Xiaotao., Pan Yuepeng., Liang Zhengwei., 2018. Regenerative role of soil seed banks of different successional stages in a saline-alkaline grassland in northeast China. *Chinese Geographical Science*. **28**, 694-706.
- Maley, J., Giresse, P., Doumenge, C., Favier, C., 2012. Comment on “Intensifying Weathering and Land Use in Iron Age Central Africa”. *Science*, **337** (6098): p. 1040.

- Maley, J., 2001a. La destruction catastrophique des forêts d'Afrique centrale survecue il y a 2500 ans exerce encore une influence majeure sur la répartition actuelle des formations végétales. *Systematics and Geography of Plants*. **71**, 777-796.
- Maley, J., 1996. The African rain forest – main characteristics of changes in vegetation and climate from the Upper Cretaceous to the Quaternary. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh*. **104b**, 31-73.
- Mancini, M., Rinnan, Å., Pizzi, A., Mengarelli, C., Rossini, G., Duca, D., Toscano, G., 2018. Near infrared spectroscopy for the discrimination between different residues of the wood processing industry in the pellet sector. *Fuel*. **217**, 650-655.
- Mapongmetsem, P.-M., Duguma, B., Nkongmeneck, B.A., Puig, H., 1998. Déterminisme de la défeuillaison chez quelques essences forestières tropicales du Cameroun. Société nationale de protection de la nature et d'acclimatation de France, Paris (FRA). *Révue d'Ecologie*. **53**, 193-210.
- Markesteyn, L., Poorter, L., 2009. Seedling root morphology and biomass allocation of 62 tropical tree species in relation to drought and shade tolerance. *Journal of Ecology*. **97**, 311-325.
- Marks, M.K., Nwachuku, A.C., 1986. Seed bank characteristics in a group of tropical weeds. *Weed Research*, **26**, 151-157.
- Martinez-Ramos, M., Soto-Castro, A., 1993. Seed rain and advanced regeneration in a tropical rain forest. *Vegetatio*. **108**, 299-318.
- Martins, A.M., Engel, V.L., 2007. Soil seed banks in tropical forest fragments with different disturbance histories in southeastern Brazil. *Ecological Engineering*. **31**, 165-174.
- Massart, D.L., Vandeginste, B.G.M., Buydens, L.M.C., De Jong, S., Lewi, P.J., Smeyers-Verbeke, J., 1998. Handbook of chemometrics and qualimetrics, Part A. NIR Publications, West Sussex, UK.
- Matsuda, K., 1989. Survival and growth of Konara oak (*Quercus serrata*) seedlings in an abandoned coppice forest, *Ecological Research*. **4**, 309-321.
- Mayaux, P., Pekel, J.-F., Desclée, B., Donnay, F., Lupi, A., Achard, F., Clerici, M., Bodart, C., Brink, A., Nasi, R., Belward, 2013. State and evolution of the African rainforests between 1990 and 2010. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. **368**(1625), p.20120300.
- Mayor, A., 2011. Impressions de vanneries et technique du martelage sur forme concave: anthropologie et histoire d'une technique dans la boucle du Niger. *Azania: Archaeological Research in Africa*. **46**, 88-109.
- Mbarga, R.B., Jonker, W.B.J., Etoundi, J., 1999. Phénologie de 86 essences productrices de bois d'oeuvre de la forêt dense humide sempervirente du Sud-Cameroun – Résultats préliminaires. *In*: Nasi, R., Amsellem, I., Drouineau, S. (Eds.), *La gestion des forêts denses africaines aujourd'hui: Actes du séminaire Forafri de Libreville, Gabon*. CIRAD-Forêt, Montpellier.

- Mbete, P., Mopoundza, P., Mbete, R., Massang-Bienet., Ngokaka, C., 2014. Impact du mode de prélèvement sur la faune de l'Unité Forestière d'Aménagement (UFA) Mokabi-Dzanga au nord du Congo Brazzaville. *Journal of Applied Biosciences*. **75**, 6202-6210.
- McCullagh, P., Nelder, J.A., 1989. *Generalized Linear Models*, 2nd edition. London: Chapman & Hall.
- McGoverin, C.M., Engelbrecht, P., Geladi, P., Manley, M., 2011. Characterisation of nonviable whole barley, wheat and sorghum grains using near-infrared hyperspectral data and chemometrics. *Analytical Bioanalytical Chemistry*. **401**, 2283-2289. <https://doi.org/10.1007/s00216-011-5291-x>.
- Mæhre, H.K., Dalheim, L., Edvinsen, G.K., Elvevoll, E.O., Jensen, I.-J., 2018. Protein determination-method matters. *Foods*. **7**:5.
- Mekuria, A., Demel, T., Mats, O., 1999. Soil seed flora, germination and regeneration pattern of woody species in an Acacia woodland of the Rift Valley in Ethiopia. *Journal of Arid Environments*. **43**, 411-435.
- Melo, F.P.L., Dirzo, R., Tabarelli, M., 2006. Biased seed rain in forest edges: evidence from the Brazilian Atlantic Forest. *Biological Conservation*. **132**, 50-60.
- Menassie Gashaw., Michelsen, A., 2001. Soil seed bank dynamics and above-ground cover of a dominant grass, *Hyparrhenia confinis*, in regular burning savanna types in Gambella, Western Ethiopia. In: Kongelige Danske Videnskabelige selskabs and Biologiske Skrifter. **54**, 389-397.
- Meunier, Q., Moumbogou, C., Doucet, J.-L., 2015. *Les Arbres Utiles Du Gabon*. Les Presses agronomiques de Gembloux. Gembloux, Belgium.
- Mills, J.T., 1983. Insect-fungus associations influencing seed deterioration. *Phytopathology*. **73**, 330-335.
- Mishra, P., Herrero-Langreo, A., Barreiro, P., Roger, J.-M., Diezma, B., Gorretta, N., Lleo, L., 2015. Détection et quantification de traces d'arachides dans la farine de blé par imagerie hyperspectrale proche infrarouge et analyse en composantes principales. *Technique instrumentale. Spectra nalyse*, pp.30-36.
- Missanjo, E., Ziba, M., Munthali, C., 2017. Seed biology of *Erythrophleum suaveolens* (Guill. And Perr.) Brenan : A Threatened Medicinal Plant. *Journal of plant science*. **2**, 2573-7988.
- Mitja, D., Hladik, A., 1989. Aspects de la reconstitution de la végétation dans deux jachères en zones forestières humides (Makokou, Gabon). *Acta Oecologica*. **10**, 75-94.
- Mittelbach, G.G., Schemske, D.W., Cornell, H.V., Allen, A.P., Brown, J.M., Bush, M.B., Harrison, S.P., Hurlbert, A.H., Knowlton, N., Lessios, H.A., McCain, C.M., McCune, A.R., McDade, L.A., McPeck, M.A., Near, T.J., Price, T.D., Ricklefs, R.E., Roy, K., Sax, D.F., Schluter, D., Sobel, J.M., Turelli, M., 2007. Evolution and the latitudinal diversity gradient : speciation, extinction and biogeography. *Ecology Letters*. **10**, 315-333.

- Mladenov, M.I., Dejanov, M.P., Tsenkova, R., 2014. Complex assessment of grain quality using image and spectra analyses. *Journal of Food Measurement and Characterization*. **8**, 180-194.
- Moles, A.T., Drake, D.R., 1999. Potential contributions of the seed rain and seed bank to regeneration of native forest under plantation pine in New Zealand. *Journal of Botany*. **37**, 83-93.
- Morneau, F., 2007. Effets d'un gradient d'engorgement sur la structure et la dynamique d'une forêt tropicale humide (Paracou, Guyane française), Thèse de doctorat, Ecole de Génie Rural, des Eaux et Forêts, France, 241 p.
- Morin-Rivat, J., 2017. Of trees and men: new insights into man-environment relationships in the moist forests of central Africa during the late Holocene. PhD dissertation. Gembloux Agro Bio Tech, University of Liège, Belgium. 206 p.
- Morin-Rivat, J., Fayolle, A., Favier, C., Bremond, L., Gourlet-Fleury, S., Bayol, N., Lejeune, P., Beeckman, H., Doucet, J.-L., 2017. Present-day central African forest is a legacy of the 19th century human history. *eLife* 6:e20343.
- Morin-Rivat, J., Biwolé, A., Gorel, A.-P., Vleminckx, J., Gillet, J.-F., Bourland, N., Hardy, O.J., Smith, A.L., Daïnou, K., Dedry, L., Beeckman, H., Doucet, J.-L., 2016. High spatial resolution of late-Holocene human activities in the moist forests of central Africa using soil charcoal and charred botanical remains. *The Holocene*. **26**, 1954-1967.
- Morin-Rivat, J., Fayolle, A., Gillet, J.-F., Bourland, N., Gourlet-Fleury, S., Oslisly, R., Bremond, L., Bentaleb, I., Beeckman, H., Doucet, J.-L., 2014. New evidence of human activities during the Holocene in the Lowland Forests of the Northern Congo Basin. *Radiocarbon*. **56**, 209-220.
- Moriuchi, K.S., Venable, D.L., Pake, C.E., Lange, T., 2000. Direct measurement of the seed bank age structure of a Sonoran Desert annual plant. *Ecology*. **81**, 1133-1138.
- Moupela, C., Doucet, J.-L., Daïnou, K., Meunier, Q., Vermeulen, C., 2013. Essais de propagation par semis et marcottage aérien de *Coula edulis* Baill. et perspectives pour sa domestication. *Bois et Forêts des Tropiques*. **318**, 3-13.
- Mueller-Dombois, D., Ellenberg, H., 1974. Aims and Methods of vegetation Ecology. John Wiley., Sons, New York, USA.
- Muller-Landau, H.C., 2004. Interspecific and inter-site variation in wood specific gravity of tropical trees. *Biotropica*. **36**, 20-32.
- Mulugeta Lemeni., Demel Teketay., 2006. Changes in soil seed bank composition and density following deforestation and subsequent cultivation of a tropical dry Afromontane forest in Ethiopia, *Tropical Ecology*. **47**, 1-12.
- Myers, J.A., Kitajima, K., 2007. Carbohydrate storage enhances seedling shade and stress tolerance in a neotropical forest. *Journal of Ecology*. **95**, 383-395.
- Naganathan, G.K., Grimes, L.M., Subbiah, J., Calkins, C.R., Samal, A., Meyer, G.E., 2008. Visible/near-infrared hyperspectral imaging for beef tenderness prediction. *Computers and Electronics in Agriculture* 64, pp.225-233. <https://doi.org/10.1016/j.compag.2008.05.020>.

- Nasi, R., Billand, A., Vanvliet, N., 2012. Managing for timber and biodiversity in the Congo Basin. *Forest Ecology and Management*. **268**, 103-111.
- Nasi, R., Taber, A., Vliet, N.V., 2011. Empty forests, empty stomachs? Bushmeat and livelihoods in the Congo and Amazon Basins. *International Forestry Review*. **13**, 355-368.
- Nelson, D.C., Flematti, G.R., Ghisalberti, E.L., Dixon, K.W., Smith, S.M., 2012. Regulation of seed germination and seedling growth by chemical signals from burning vegetation. *Annual Review of Plant Biology*. **63**, 107-130.
- Newbery, D.M., Chuyong, G.B., Zimmermann, L., Praz, C., 2006b. Seedling survival and growth of three ectomycorrhizal caesalpiniaceous tree species in a Central African rain forest. *Journal of Tropical Ecology*. **22**, 499-511.
- Nikolaeva, M.G., 2004. On criteria to use in studies of seed evolution. *Seed Science Research*. **14**, 315-320.
- Nimbot Mamba, M., 2005. Etude de la germination, de la croissance et de la morphologie des plantules d'espèces ligneuses des forêts denses humides tropicales de la province Ogooué-Lolo (Gabon). Mémoire de fin d'études. Ecole Nationale Forestière d'Ingénieurs, Salé, Maroc, 81 p.
- Noble, I.R., Slayter, R.O., 1980. The use of vital attributes to predict successional changes in plant communities subject to recurrent disturbances. *Vegetatio*. **43**, 5-22.
- Noguero, M., Le Signor, C., Verdier, J., Aubert, G., Udvardi, M.K., Buitink, J., Gouzy, J., Prosperi, J.-M., Gallardo Guerrero, K., Thompson, R., 2011. Rôle de l'albumen dans le développement de la graine chez les légumineuses. In: Graine 2011 (p. S4). Presented at Graine 2011, 3. Colloque national du Réseau Français de Biologie des Graines, Nantes, FRA (2011-10-27-2011-10-28). <https://prodinra.inra.fr/record/48575>.
- Nshimba, S.M., 2005. Etude floristique, écologique et phytosociologique des forêts inondées de l'île Mbiye à Kisangani, (R.D. Congo), Mémoire DEA, Université Libre de Bruxelles, 101 p.
- Odum, E.P., 1969. The strategy of ecosystem development. *Science*. **164**, 262-270.
- Ohadi, S., Mashhadi, R.H., Tavakol-Afshari, R., 2009. Seasonal changes in germination responses of seeds of the winter annual weed littleseed canarygrass (*Phalaris minor*) to light. *Weed Science*. **57**, 613-619.
- OIBT., 2012. Examen annuel et évaluation de la situation mondiale des bois. Yokohama, Japon : Organisation Internationale des Bois Tropicaux.
- Oke, S., Oladipo, O., Ndiribe, C., Akinyemi, D., Ojo, O., 2009. Soil Seed Bank Dynamics in *Tithonia diversifolia* Dominated Fallowland Vegetation in Ile-Ife Area of Southwestern Nigeria. *International Journal of Biological and Chemical Sciences*. **3**, 899-911.
- Okeyo, J.M., 2006. *Erythrophleum suaveolens* (Guill. & Perr.) Brenan. In: Schmelzer, G.H. & Gurib-Fakim, A. (Editors). PROTA (Plant Resources of Tropical Africa / Ressources végétales de l'Afrique tropicale), Wageningen, Netherlands. Consulté le 1^{er} mai 2018.

- Oladipo, O.T., Oke, S.O., 2007. Seed bank dynamics, seedling emergence and survival of herbaceous species in successional plots in Ile-Ife, Southwestern Nigeria. *Research Journal of Botany*. **2**, 76-85.
- Olatunji, D., Maku, J.O., Odumefun, O.P., 2012. Effect of pre-treatments on the germination and early seedlings growth of *Acacia auriculiformis* Cunn. Ex. Benth. *African Journal of Plant Science*. **6**, 364-369.
- Oldeman, R.A.A., Van Dijk, J., 1991. Diagnosis of the temperament of tropical rain forest trees. (W.T. Gomez-Pompa, A., Éd.). *Rain Forest Regeneration and Management*. **6**, 21-65.
- Oldeman, R.A.A., 1990. *Forests: elements of silvology*. Springer-verlag Berlin, Heidelberg, Germany, 624 p.
- Oldeman, R.A.A., 1978. Architecture and energy exchange of dicotyledonous trees in the forest, pp. 535-560. *In* : R.B. Tomlinson, M.H. Zimmermann (eds), *Tropical trees as living systems*. University Press, Cambridge.
- Oliver, C.D., Larson, B.C., 1990. *Forest Stand Dynamics*. McGraw-Hill, New York.
- Onyekwelu, J.C., 2007. Growth, biomass yield and biomass functions for plantation-grown *Nauclea diderrichii* (de wild) in the humid tropical rainforest zone of south-western Nigeria. *Bioresource technology*. **98**, 2679-2687.
- Ooi, M.K.J., Denham, A.J., Santana, V.M., Auld, T.D., 2014. Temperature thresholds of physically dormant seeds and plant functional response to fire: variation among species and relative impact of climate change. *Ecology and Evolution*. **4**, 656-671.
- Oppong, F.K., Osei-Bonsu, K., Amoah, F.M., 2006. The seed bank of weed species in three ecosystems in a semi-deciduous forest zone in Ghana. *Tropical Science*. **43**, 80-85.
- Opuni-Frimpong, N.Y., Opuni-Frimpong, E., 2012. *Nauclea diderrichii* (De Wild. & T.Durand) Merr. *In*: Lemmens, R.H.M.J., Louppe, D. & Oteng-Amoako, A.A. (Editeurs). *PROTA (Plant Resources of Tropical Africa / Ressources végétales de l'Afrique tropicale)*, Wageningen, Pays Bas. Consulté le 8 juin 2018.
- Oslisly, R., White, L., Bentaleb, I., Favier, C., Fontugne, M., Gillet, J.-F., Sebag, D., 2013a. Climatic and cultural changes in the west Congo Basin forests over the past 5000 years. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* **368**: 20120304.
- Oslisly, R., Bentaleb, I., Favier, C., Fontugne, M., Gillet, J.-F., Morin-Rivat, R., 2013b. West Central African peoples: survey of radiocarbon dates over the past 5000 years. *Radiocarbon*. **55**, 1377-1382.
- Oslisly, R., Doutrelepon, H., Fontugne, M., Giresse, P., Hatté, C., White, L., 2006. Premiers résultats d'une stratigraphie vieille de plus de 40.000 ans du site de Maboué 5 dans la réserve de la Lopé. *In*: *Actes du XIV^e Congrès de l'UISPP*. Liège 2-8 September 2001, Préhistoire en Afrique. *British Archaeological Reports, International Series 1522*. Oxford: Archaeopress. p.189-198.

- Oslisly, R., White, L.J.T., 2003. Étude des traces de l'impact de l'homme sur l'environnement au cours de l'Holocène dans deux régions d'Afrique centrale forestière: la réserve de la Lopé (Gabon central) et le sanctuaire du Banyang Mbo (Ouest-Cameroun). In: Froment A, Guffroy J (eds.) *Peuplements anciens et actuels des forêts tropicales*. IRD, Montpellier, France: 77-87.
- Ouédraogo, D.-Y., Doucet, J.-L., Daïnou, K., Baya, F., Biwolé, A.B., Bourland, N., Fétéké, F., Gillet, J.-F., Kouadio, Y.L., Fayolle, A., 2018. The size at reproduction of canopy tree species in central Africa. *Biotropica*. **50**, 465-476.
- Ouédraogo, D.Y., Fayolle, A., Gourlet-Fleury, S., Mortier, F., Freycon, V., Fauvet, N., Rabaud, S., Cornu, G., Bénédet, F., Gillet, J.-F., Oslisly, R., Doucet, J.-L., Lejeune, P., Favier, C., 2016. The determinants of tropical forest deciduousness: disentangling the effects of rainfall and geology in central Africa. *Journal of Ecology*. **104**, 924-935.
- Ouédraogo, D.-Y., Beina, D., Picard, N., Mortier, F., Baya, F., Gourlet-Fleury, S., 2011. Thinning after selective logging facilitates floristic composition recovery in a tropical rain forest of Central Africa. *Forest Ecology and Management*. **262**, 2176-2186.
- Oyen, L.P.A., Louppe, D., 2012. *Staudtia kamerunensis* Warb. In : Lemmens, R.H.M.J., Louppe, D., Oteng-Amoako, A.A., 2008. Ressources végétales de l'Afrique tropicale. Prota 7(2) : bois d'oeuvre 2. Wageningen, Pays Bas : PROTA, pp.678-682. (consulté le 16 juillet 2018).
- Pakeman, R.J., Small, J.L., Torvell, L., 2012. Edaphic factors influence the longevity of seeds in the soil. *Plant Ecology*. **213**, 57-65.
- Pakeman, R.J., Small, J.L., 2005. The role of the seed bank, seed rain and the timing of disturbance in gap regeneration. *Journal of Vegetation Science*. **16**, 121-130.
- Park, C.C., 2002. Tropical rainforests. Routledge, London.
- Parrotta, J., Turnbull, J.M., Jones, N., 1997. Catalysing native forest regeneration on degraded tropical lands. *Forest Ecology and Management*. **99**, 1-7.
- Pascal, J.P., 2003. Notions sur la structure et dynamique des forêts tropicales humides. *Revue Forestière Française*, LV – numéro spécial, pp.120-128.
- Paschoal, M.E.S., 2004. Avaliação da capacidade de regeneração da vegetação natural em áreas de reflorestamento com espécies de *Pinus* e *Eucalyptus*, no município de Agudos (SP). PhD Thesis in Botany. Sao Paulo State University-UNESP, Botucatu.
- Patin, E., Laval, G., Barreiro, L.B., Salas, A., Semino, O., Santachiara-Benerecetti, S., Kidd, K.K., Kidd, J.R., Van der Veen, L., Hombert, J.-M., Gessain, A., Froment, A., Bahuchet, S., Heyer, E., Quintana-Murci, L., 2009. Inferring the demographic history of African farmers and Pygmy hunter-gatherers using a multilocus resequencing data set. *PLoS Genetics*. **5**(4): e1000448.
- Peguero, G., Espelta, J.M., 2014. Endozoochory and fire as germination triggers in neotropical dry forests: an experimental test. *Biotropica*. **46**, 83-89.

- Pélissier, R., Dray, S., Sabatier, D., 2002. Within-plot relationships between tree species occurrences and hydrological soil constraints: an example in French Guiana investigated through canonical correlation analysis. *Plant Ecology*. **162**, 142-156.
- Perera, G.A.D., 2005. Spatial heterogeneity of the soil seed bank in the tropical semideciduous forest at Wasgomuwa National Park, Sri Lanka. *Tropical Ecology*. **46**, 79-89.
- Petre, C.-A., Tagg, N., Haurez, B., Beudels-Jamar, R., Huynen, M.-C., Doucet, J.-L., 2013. Role of the western lowland gorilla (*Gorilla gorilla gorilla*) in seed dispersal in tropical forests and implications of its decline. *Biotechnology Agronomy Society and Environment*. **17**, 517-526.
- Phuangsoambut, K., Ma, T., Inagaki, T., Tsuchikawa, S., Terdwongworakul, A., 2018. Near-infrared hyperspectral imaging for classification of mung bean seeds. *International Journal of Food Properties*. **21**, 799-807.
- Picard, N., Gourlet-Fleury, S., 2008. Manuel de référence pour l'installation des dispositifs permanents en forêts de production dans le bassin du Congo. CIRAD, Rapport COMIFAC, 265p.
- Pickett, S.T.A., McDonnell, M.J., 1989. Seed bank dynamics in temperate deciduous forest. In: Leck M.A., Parker V.L et Simpson R.L. eds. *Ecology of soil seed banks*. Academic Press, San Diego, California, pp.123-147.
- Piqueras, S., Burger, J., Tauler, R., de Juan, A., 2012. Relevant aspects of quantification and sample heterogeneity in hyperspectral image resolution. *Chemometrics and Intelligent Laboratory Systems*. **117**, 169-182.
- Pitman, N.C.A., Terborgh, J.W., Silman, M.R., Nunez, P., Neill, D.A., Ceron, C.E., Palacios, W.A., Aulestia, M., 2001. Dominance and distribution of tree species in upper Amazonian terra firme forests. *Ecology*. **82**, 2101-2117.
- Plaza-Bonilla, D., Álvaro-Fuentes, J., Hansen, N.C., Lampurlanés, J., Cantero-Martínez, C., 2014. Winter cereal root growth and aboveground-belowground biomass ratios as affected by site and tillage system in dryland Mediterranean conditions. *Plant and soil*. **374**, 925-939.
- Plue, J., Hermy, M., 2012. Consistent seed bank spatial structure across semi-natural habitats determines plot sampling. *Journal of Vegetation Science*. **23**, 505-516.
- Plue, J., Verheyen, K., Calster, H.V., Marage, D., Thompson, K., Kalamees, R., Jankowska-Blaszczuk, M., Bossuyt, B., Hermy, M., 2010. Seed banks of temperate deciduous forests during secondary succession. *Journal of Vegetation Science*. **21**, 965-978.
- Poorter, L., Wright, S.J., Paz, H., Ackerly, D.D., Condit, R., Ibarra-Manriquez, G., Harms, K.E., Licona, J.C., Martinez-Ramos, M., Mazer, S.J., Muller-Landau, H.C., PenaClaros, M., Webb, C.O., Wright, I.J., 2008. Are functional traits good predictors of demographic rates ? Evidence from five neotropical forests. *Ecology*, **89**, 1908-1920.

- Poorter, L., Bongers, F., Van Rompaey, R., De Klerk, M., 1996. Regeneration of canopy tree species at five sites in West African moist forest. *Forest Ecology and Management*. **84**, 61-69.
- Poulin, R., 1998. Comparison of three estimators of species richness in parasite component communities. *Journal of Parasitology*. **84**, 485-490.
- Pouvelle, S., Jouard, S., Feer, F., Tully, T., Ponge, J.-F., 2009. The latrine effect: impact of howler monkeys on the distribution of small seeds in a tropical rain-forest soil. *Journal Tropical Ecology*. **25**, 239-248.
- Proctor, J., Anderson, J.M., Chai, P., Vallack, H.W., 1983. Ecological studies in four contrasting lowland rain forests in Gunung Mulu National Park, Sarawak. I. Forest environment, structure, and floristics. *Journal of Ecology*. **71**, 237-260.
- Puig, H., 2001. *La forêt tropicale humide*, ed. Belin, 448 p.
- Putz, F.E., Appanah, B., 1987. Buried seeds, newly dispersed seeds, and the dynamics of a lowland forest in Malaysia. *Biotropica*. **19**, 326-339.
- Putz, F.E., 1983. Treefall pits and mounds, buried seeds, and the importance of soil disturbance to pioneer tree species in the tropics. *Ecology*. **64**, 1069-1074.
- Quintana-Ascencio, P.F., Gonzáles, M., Ramirez-Marcial, N., Domínguez-Vázquez, G., Martínez-Icó, M., 1996. Soil seed banks and regeneration of tropical rain forest from milpa fields at the Selva Lacandona, Chiapas, Mexico. *Biotropica*. **28**, 192-209.
- Reeve, A.S., Siegel, D., Glaser, P.H., 1996. Geochemical controls on peatland pore water from the Hudson bay lowland: a multivariate statistical approach. *Journal of Hydrology*. **181**, 285-304.
- Reimer, P.J., Bard, E., Bayliss, A., Beck, J.W., Blackwell, P.G., Ramsey, C.B., Buck, C.E., Cheng, H., Edwards, R.L., Friedrich, M., Grootes, P.M., Guilderson, T.P., Haflidason, H., Hajdas, I., Hatté, C., Heaton, T.J., Hoffmann, D.L., Hogg, A.G., Hughen, K.A., Kaiser, K.F., Kromer, B., Manning, S.W., Niu, M., Reimer, R.W., Richards, D.A., Scott, E.M., Southon, J.R., Staff, R.A., Turney, C.S.M., van der Plicht, J., 2013. IntCal13 and Marine13 radiocarbon age calibration curves 0–50,000 years cal BP. *Radiocarbon*: 1869-1887.
- Réjou-Méchain, M., 2009. *Origines de la structuration spatiale des communautés d'arbres en forêt tropicale. Approches multi-échelles en Afrique centrale*. Thèse de doctorat, Université Montpellier II, 214 p.
- Ricklefs, R.E., 2004. A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. *Ecology Letters*. **7**, 1-15.
- Ricklefs, R.E., 1987. Community diversity : relative roles of local and regional processes. *Science*. **235**, 167-171.
- Rico-Gray, V., García-Franco, J.G., 1992. Vegetation and soil seed bank of successional stages in tropical lowland deciduous forest. *Journal of Vegetation Science*. **3**, 617-624.

- Riéra, B., 1995. Rôle des perturbations actuelles et passées dans la dynamique et la mosaïque forestière. *Revue d'Ecologie (Terre & Vie)*. **5**, 209-222.
- Riéra, B., Alexandre, D.Y., 1988. Surface des chablis et temps de renouvellement en forêt dense tropicale. *Acta Oecologia*. **9**, 211-220.
- Ripley, B., Venables, B., Hornik, K., Gebjardt, A., Firth, D., 2017. Support Functions and Datasets for VenablesandRipley'sMASS. *PackageMASS*.<http://cran.r-project>.
- Roberts, D.W., 2012. *labdsv: Ordination and Multivariate Analysis for Ecology*. R package version 1.5-0. Available at <http://cran.r-project.org/package=l>.
- Roberts, H.A., 1981. Seed banks in soils. In Coaker, T.H. (ed.): *Advances in Applied Biology*. Academic Press, London. **6**, 1-55.
- Rodrigues-Junior, A.G., Mello, A.C.M., Baskin, C.C., Baskin, J.M., Oliveira, D.M., Garcia, Q.S., 2018. Why large seeds with physical dormancy become nondormant earlier than small ones. *PloS one*, **13**(8), e0202038.
- Roggo, Y., Edmond, A., Chalus, P., Ulmschneider, M., 2005. Infrared Hyperspectral Imaging for qualitative analysis of pharmaceutical solid forms. *Analytica Chimica Acta*. **535**, 79-87.
- Roizman, L.G., 1993. *Fitossociologia e dinâmica do banco de sementes de populações arbóreas de floresta secundária em São Paulo, SP*. MSc Dissertation in Ecology. University of São Paulo-USP, São Paulo.
- Rollet, B., 1981. La régénération naturelle dans les trouées, un processus général de la dynamique des forêts tropicales humides : 1re partie. *Bois et Forêts des Tropiques*. **201**, 3-34
- Rollet, B., 1974. *L'architecture des forêts denses humides sempervirentes de plaines. Nogent sur marne, France: Centre Technique Forestier Tropical*, 298 p.
- Ruiz Pérez, M., Ezzine de Blas, D., Nasi, R., Sayer, J.A., Sassen, M., Angoué, C., Gami, N., Ndoeye, O., Ngono, G., Nguinguiri J.-C., Nzala, D., Toirambe, B., Yalibanda, Y., 2005. Logging in the Congo Basin: a multi-country characterization of timber companies. *Forest Ecology and Management*. **214**, 221-236.
- Russ, A., Fiserova, M., 2011. Estimation of hardwood species in mixture by near infrared spectroscopy. *Wood Research*. **56**, 93-103.
- Saatkamp, A., Poschlod, P., Venable, D.L., 2014. The functional role of soil seed banks in natural communities. In: Gallagher, R.S. (ed.). *The ecology of regeneration in plant communities*. CAB International. Wallingford UK, pp. 263-295.
- Sadaiah, K., Veronica, N., Nagendra, V., Niharika, G., Neeraja, C. N., Surekha, K., 2018. Methods of Protein Estimation and the Influence of Heat Stress on Rice Grain Protein. *International Journal of Pure & Applied Bioscience*. **6**, 159-168.

- Sabatier, D., Grimaldi, M., Prévost, M.-F., Guillaume, J., Godron, M., Dosso, M., Curmi, P., 1997. The influence of soil cover organization on the floristic and structural heterogeneity of a Guianan rain forest. *Plant Ecology*. **131**, 81-108.
- Sandak, A., Sandak, J., Negri, M., 2011. Relationship between near-infrared (NIR) spectra and the geographical provenance of timber. *Wood Science and Technology*. **45**, 35-48.
- Saulei, S.M., Swaine, M.D., 1988. Rain forest seed dynamics during succession at Gogol, Papua New Guinea. *Journal of Ecology*. **76**, 1133-1152.
- Saulei, S.M., 1984. Natural regeneration following clear-fell logging operations in the Gogol Valley, Papua New Guinea. *Ambio*. **13**, 351-354.
- Savadogo, P., Sanou, L., Djibril Dayamba, S., Bognounou, F., Thiombiano, A., 2016. Relationships between soil seed banks and above-ground vegetation along a disturbance gradient in the W National Park trans-boundary biosphere reserve, West Africa. *Journal of Plant Ecology*. **10**, 349-363.
- Schmidt, L., 2007. *Tropical Forest Seed*. Springer, Berlin.
- Schnell, R., 1961. Le problème des homologues phytogéographiques entre l'Afrique et l'Amérique tropicale. *Mémoires Muséum Paris, Bât.* **11**, 137-242.
- Schupp, E.W., 1992. The Janzen-Connell model for tropical tree diversity: population implications and the importance of spatial scale. *American Naturalist*. **140**, 526-530.
- Schweinbacher, E., Marcante, S., Erschbamer, B., 2010. Alpine species seed longevity in the soil in relation to seed size and shape—A 5-year burial experiment in the Central Alps. *Flora*. **205**, 19-25.
- Segalen, P., 1967. Les sols et la géomorphologie du Cameroun. *Cah. ORSTOM, Série Pédol.*, 5(2), pp.137-188.
- Senterre, B., 2005. *Recherches méthodologiques pour la typologie de la végétation et la phytogéographie des forêts denses d'Afrique tropicale*. Thèse de doctorat, Université Libre de Bruxelles, Belgique. 345 p.
- Shahin, M.A., Symons, S.J., Hatcher, D.W., 2014. Quantification of Mildew Damage in Soft Red Winter Wheat Based on Spectral Characteristics of Bulk Samples: A Comparison of Visible-Near-Infrared Imaging and Near-Infrared Spectroscopy. *Food and Bioprocess Technology*. **7**, 224-234.
- Shen, Y.X., Liu, W.L., Li, Y.H., Guan, H.L., 2014. Large sample area and size are needed for forest soil seed bank studies to ensure low discrepancy with standing vegetation. *PLoS ONE* **9**(8), e105235.
- Silverstein, R.M., Webster, F.X., Kiemle, D.J., 2007. *Spectrometric identification of organic compounds*. Seventh edition. State University of New York. College of Environmental Science & Forestry. 502 p.
- Simpson, R.L., Leck, M.A., Parker, V.T., 1985. The comparative ecology of *Impatiens capensis* in central New Jersey. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*. **112**, 295-311.

- Simpson, R.L., Leck, M.A., Parker, V.T., 1989. Seed banks: General concepts and methodological issues. In: Leck, M. A., Parker, V. T., Simpson, R.L. (Eds.). *Ecology of Soil Seed Banks*, pp. 3-8. Academic Press, Inc., San Diego, California.
- Skoglund, J., 1992. The role of seed banks in vegetation dynamics and restoration of dry tropical rainforest systems. *Journal Vegetation Sciences*. **3**, 357-360.
- Skowronek, S., Terwei, A., Zerbe, S., Mölder, I., Annighöfer, P., Kawaletz, H., Ammer, C., Heilmeyer, H., 2014. Regeneration potential of floodplain forests under the influence of nonnative tree species: soil seed bank analysis in Northern Italy. *Restoration Ecology*. **22**, 22-30.
- Sollins, F., 1998. Factors influencing species composition in tropical lowland rain forest : does soil matter ? *Ecology*. **79**, 23-30.
- Soriano, D., Huante, P., Gamboa-DeBuen, A., Orosco-Segovia, A., 2014. Effects of burial and storage on germination and seed reserves of 18 tree species in a tropical deciduous forest in Mexico. *Physiological Ecology-Original Research*. **1007**, 13-27.
- Sosef, M.S.M., Dauby, G., Blach-Overgaard, A., van der Burgt, X., Catarino, L., Damen, T., Deblauwe, V., Dessein, S., Dransfield, J., Droissart, V., Duarte, M.C., Engledow, H., Fadeur, G., Figueira, R., Gereau, R.E., Hardy, O.J., Harris, D.J., de Heij, J., Janssens, S., Klomberg, Y., Ley, A.C., Mackinder, B.A., Meerts, P., de Poel, J.L.V., Sonke, B., Stevart, T., Stoffelen, P., Svenning, J.C., Sepulchre, P., Zaiss, R., Wieringa, J.J., Couvreur, T., 2017. Exploring the floristic diversity of tropical Africa. *BMC Biology*. **15**, 1741-7007.
- Sousa, T.R., Costa, F.R.C., Bentos, T.V., Leal Filho, N., Mesquita, R.C.G., Ribeiro, I.O., 2017. The effect of forest fragmentation on the soil seed bank of Central Amazonia. *Forest Ecology and Management*. **393**, 105-112.
- Spielbauer, G., Armstrong, P., Baier, J.W., Allen, W.B., Richardson, K., Shen, B., Settles, A.M., 2009. High-throughput near infrared reflectance spectroscopy measures quantitative and qualitative composition phenotypes of individual maize kernels. *Cereal Chemistry*. **86**, 556-564.
- Stokes, E.J., Strindberg, S., Bakabana, P.C., Elkan, P.W., Iyenguet, F.C., Madzoké, B., Malanda, G.A.F., Mowawa, B.S., Moukoubou, C., Ouakabadio, F.K., Rainey, H.J., 2010. Monitoring great ape and elephant abundance at large spatial scales: measuring effectiveness of a conservation landscape, *PLoS ONE* **5**, e10294.
- Sugiyama, Y., Koman, J., 1992. The flora of Bossou: its utilization by chimpanzees and humans. *African study monographs*. **13**, 127-169.
- Swaine, M., 2001. Protocol for assay of soil seed banks. In: *Proceedings of the Euroworkshop on Functional Groups in Tropical Forest Trees*. Available at http://www.nbu.ac.uk/tropical/SSBprotocol_Swaine.doc (accessed April 10, 2008).
- Swaine, M.D., Whitmore, T.C., 1998. On the definition of ecological species groups in tropical rainforest. *Vegetatio*. **75**, 81-86.

- Symington, C.F., 1933. The study of secondary growth on rain forest sites in Malaya. *Malaya Forest*. **2**, 107-117.
- Symonides, E., 1986. Seed bank in old-field successional ecosystems. *Ekologia Polska*. **34**, 3-29.
- Taylor, N., 2014. Central and West African Middle Stone Age: geography and culture. *Encyclopedia of global archaeology*. Springer, New York, USA: 1208-1227.
- Tchouto, M.G.P., de Wilde, J.J.F.E., de Boer, W.F., van der Maesen, L.J.G., Cleef, A.M., 2009. Bio-indicator species and Central African rain forest refuges in the Campo Ma'an area, Cameroon. *Systematics and Biodiversity*. **7**, 21-31.
- Team, R.C., 2013. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. 2013.
- Tessema, Z.K., Ejigu, B., Nigatu, L., 2017. Tree species determine soil seed bank composition and its similarity with understory vegetation in a semi-arid African savanna. *Ecological Processes*. **6**:9.
- Thompson, K., 2000. "The functional ecology of soil seed banks," in *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities*, 2nd Edn, ed. M. Fenner (Wallingford: CAB International), 215-235.
- Thompson, K., Bakker, J.P., Bekker, R.M., Hodgson, J.G., 1998. Ecological correlates of seed persistence in soil in the north-west European flora. *Journal of Ecology*. **86**, 163-169.
- Thompson, K., Grime, J.P., 1979. Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. *Journal of Ecology*. **67**, 893-921.
- Toole, E.H., Brown, E., 1946. Final results of the Duvel buried seed experiment. *Journal agricultural research*. **72**, 201-210.
- Tosso, F., 2018. Evolution et adaptation fonctionnelle des arbres tropicaux : le cas du genre *Guibourtia* Benn. Thèse de doctorat. Université de Liège – Gembloux Agro-Bio Tech, Belgique. 273 p. + annexes.
- Tsuji, Y., Yangozene, K., Sakamaki, T., 2010. Estimation of seed dispersal distance by the bonobo, *Pan paniscus*, in a tropical forest in Democratic Republic of Congo. *Journal of Tropical Ecology*. **26**, 115-118.
- Uasuf, A., Tigabu, M., Odèn, P.C., 2009. Soil seed banks and regeneration of neotropical dry deciduous and gallery forests in Nicaragua. *Bois et Forêts des Tropiques*. **299**, 49-62.
- Uhl, C., Clark, K., 1983. Seed ecology of selected Amazon Basin successional species. *Botanical Gazette*. **144**, 419-425.
- Uhl, C., 1982. Recovery following disturbances of different intensities in the Amazon rain forest of Venezuela. *Interciencia*. **73**, 53-58.
- Uhl, C., Clark, K., Clark, H., Murphy, P., 1981. Early plant succession after cutting and burning in the upper Rio Negro region of the Amazon Basin. *Journal of Ecology*. **69**, 631-649.

- Van Der Burgt, X.M., 1997. Explosive Seed Dispersal of the Rainforest Tree *Tetraberlinia moreliana* (Leguminosae-Caesalpinioideae) in Gabon. *Journal of Tropical Ecology*. **13**, 145-151.
- Van der Meijden, E., Wijn, M., Verkaar, H.J., 1988. Defence and regrowth, alternative plant strategies in the struggle against herbivores. *Oikos*. **51**, 355-363.
- van der Valk, A.G., Davis, C.B., 1978. The role of seed banks in the vegetation dynamics of prairie glacial marshes. *Ecology*. **59**, 322-335.
- Van Gernerden, B.S., Olff, H., Parren, M.P.E., Bongers, F., 2003. The pristine rain forest ? Remnants of historical human impacts on current tree species composition and diversity. *Journal of Biogeography*. **30**, 1381-1390.
- Van Schaik, C.P., Mirmanto, E., 1985. Spatial variation in the structure and litterfall of a Sumatran rain forest. *Biotropica*. **17**, 196-205.
- Vansina, J., 1990. Paths in the rainforests. Toward a history of political tradition in equatorial Africa. The University of Wisconsin Press, Madison, USA.
- Vazquez-Yanes, C., Orozco-Segovia, A., 1993. Patterns of seed longevity and germination in the tropical rainforest. *Annual Review of Ecology and Systematics*. **24**, 69-87.
- Vazquez-Yanes, C., Smith, H., 1982. Phytochrome control of seed germination in the tropical rain forest pioneer trees *Cecropia obtusifolia* and *Piper auritum* and its ecological significance. *New Phytologist*. **92**, 477-485.
- Verdu, P., Destro-Bisol, G., 2012. Invited editorial: African Pygmies, what's behind a name ? *Human Biology*. **84**, 1-10.
- Verdu, P., Austerlitz, F., Estoup, A., Vitalis, R., Georges, M., Théry, S., Froment, A., Le Bomin, S., Gessain, A., Hombert, J.-L., Van der Veen, L., Quintana-Murci, L., Bahuchet, S., Heyer, E., 2009. Origins and genetic diversity of Pygmy hunter-gatherers from western Central Africa. *Current Biology*. **19**, 312-318.
- Verelst, L., 2009. Harmonized World Soil Database Viewer. FAO, CAS, IIASA, ISRIC, JRC.
- Vermeulen, P., Ebene, M., Orlando, B., Fernández Pierna, J.A., Baeten, V., 2017. Online detection and quantification of particles of ergot bodies in cereal flour using near infrared hyperspectral imaging. *Food Addit Contamin: Part A* **34** : 1312-1319.
- Vermeulen, P., Abbas, O., Dardenne, P., Baeten, V., Fernández Pierna, J. A., 2010. Authentication and traceability of agricultural and food products using vibrational spectroscopy. In E. C. Y. Li-Chan, P. R. Griffiths, & J. M. Chalmers (Eds.), *Applications of vibrational spectroscopy in food science* (pp. 609-630). Oxford, UK: John Wiley & Sons.
- Vivien, J., Faure, J.J., 1985. Trees in dense forests of Central Africa. Agency for Cultural and Technical Cooperation, Paris. 565p.
- Vleeshouwers, L.M., Bouwmeester, H.J., Karssen, C.M., 1995. Redefining seed dormancy: an attempt to integrate physiology and ecology. *Journal of Ecology*. **83**, 1031-1037.

- Walsh, P.D., Abernethy, K.A., Bermejo, M., Beyers, R., Wachter, P.D., Akou Ella, M., Huijbregts, B., Mambounga, D.I., Kandem-Toham, A., Kilbourn, A.M., Lahm, S.A., Latour, S., Maisels, F., Mbina, C., Mihindou, Y., Ndong Obiang, S., Effa, E.N., Starkey, M.P., Telfer, P., Thibault, M., Tutin, C.E.G., White, L.J.T., Wilkie, D.S., 2003. Catastrophic ape decline in Western Equatorial Africa. *Nature*. **422**, 611-614.
- Walther, B.A., Moore, J.L., 2005. The concepts of bias, precision and accuracy, and their use in testing the performance of species richness estimators, with a literature review of estimator performance. *Ecography*. **28**, 815-829.
- Walther, P., Resch, K.J., Rudolph, T., Schenck, E., Weinfurter, H., Vedral, V., Aspelmeyer, M., Zeilinger, A., 2005. Experimental one-way quantum computing. *Nature*. **434**, 169-176.
- Walther, B.A., Martin, J.L., 2001. Species richness estimation of bird communities: how to control for sampling effort ? *Ibis*. **143**, 413-419.
- Walther, B.A., Morand, S., 1998. Comparative performance of species richness estimation methods. *Parasitology*. **116**, 395-405.
- Wang, N., ElMasry, G., 2010. Bruise detection of apples using hyperspectral imaging. D.-W. Sun (Ed.), *Hyperspectral Imaging for Food Quality Analysis and Control*, Academic Press, London, UK pp.295-320.
- Wang, B.C., Smith, T.B., 2002. Closing the seed dispersal loop. *Trends in Ecology & Evolution*. **17**, 379-385.
- Warr, S., Thompson, K., Kent, M., 1993. Seed banks as a neglected area of biogeographic research: a review of literature and sampling techniques. *Progress in Physical Geography*. **17**, 329-347.
- Webb, C.O., 2008. Spatial variation in tree species composition across tropical forests: pattern and process. In *Tropical forest community ecology* (eds S.A. Schnitzer & W.P. Carson), pp. 11-30. Wiley-Blackwell.
- Westoby, M., Leishman, M., Lord, J., 1996. Comparative ecology of seed size and dispersal. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*. **351**, 1309-1318.
- White, F., 1986. La végétation de l'Afrique. Mémoire accompagnant la carte de végétation de l'Afrique. Unesco/AETFAT/UNSO. Paris, Orstom and Unesco.
- White, F., 1983. The vegetation of Africa: A descriptive memoir to accompany the UNESCO/AETFAT/UNSO, vegetation map of Africa, United Nations, UNESCO, Switzerland, 356pp.
- White, F., 1979. The Guineo-Congolian region and its relationships to other phytochoria. *Bulletin du Jardin Botanique National de Belgique*. **49**, 11-55.
- White, L., Abernethy, K., 1996. Guide de la végétation de la réserve de la Lopé. Ecofac-Gabon. 224 p.
- Whitmore, T.C., 1998. *Tropical Rain Forests*, second ed. Oxford University Press, Oxford.

- Whitmore, T.C., 1984. Tropical rain forests of the Far East (2nd ed.). Clarendon Press, Oxford.
- Whitmore, T.C., 1975. Tropical rainforest of the Far East. Oxford University Press, London.
- Whittaker, R.J., Willis, K.J., Field, R., 2001. Scale and species richness: towards a general, hierarchical theory of species diversity. *Journal of Biogeography*. **28**, 453-470.
- Willan, R.L., 1992. Guide de manipulation des semences forestières. Rome: FAO, 444p.
- Williams, P., Geladi, P., Fox, G., Manley, M., 2009. Maize kernel hardness classification by Near Infrared (NIR) Hyperspectral Imaging and multivariate data analysis. *Analytica Chimica Acta*. **653**, 121-130.
- Williams, P.C., Norris, K.H., 2002. Near-Infrared Technology in the Agricultural and Food Industries, 2 ed.; American Association of Cereal Chemists: St. Paul, MN.
- Wise, B.M., Shaver, J.M., Gallagher, N.B., Windig, W., Bro, R., Koch, R.S., 2006. PLSJToolbox Version 4.0 for use with MatlabTM. Wenatchee, WA, USA: Eigenvector Research Inc. 420p.
- Witkowski, E.T.F., Garner, R.D., 2000. Spatial distribution of soil seed banks of three African savanna woody species at contrasting sites. *Plant Ecology*. **149**, 91-106.
- Wuwer, A.M., Attuquayefio, D.K., Kwesi-Enu, L., 2003. A Study of Bushfires in a Ghanaian Coastal Wetland. II. Impact on Floral Diversity and Soil Seed Bank. *West African Journal of Applied Ecology*. **4**, 13-26.
- Yang, Z., Hana, L., Fernandez Pierna, J.A., Dardenne, P., and Baeten, V., 2011. Review: The potential of near infrared microscopy to detect, identify and quantify processed animal by-products. *Journal of Near Infrared Spectroscopy*. **19**, 211-231.
- Young, K.R., Ewel, J.J., Brown, B.J., 1987. Seed dynamics during forest succession in Costa Rica. *Vegetatio*. **71**, 157-173.
- Zebaze Dongmo, D., 2014. Etude de la banque de graines de quelques parcelles permanentes de la localité de Mindourou (Région de l'Est-Cameroun). Mémoire de Master. Département de biologie et physiologie végétales. Faculté des Sciences. Université Yaoundé I (Cameroun), 54p.

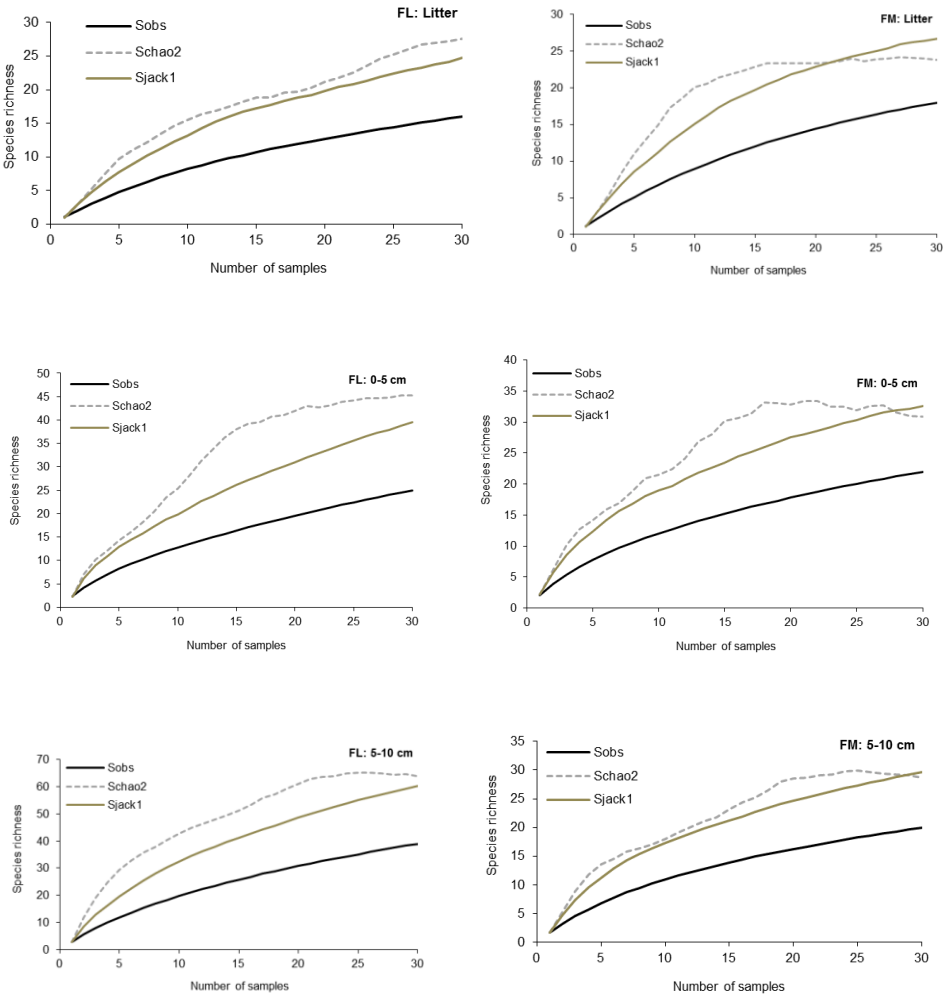
Annexes

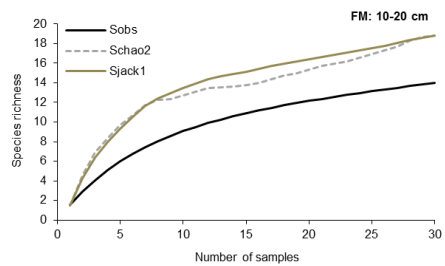
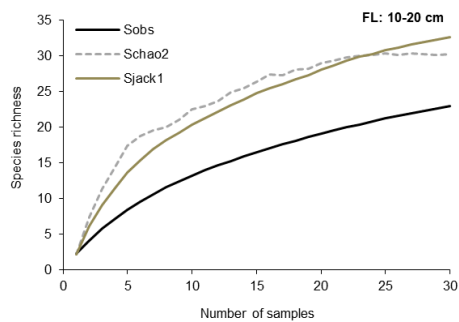
Appendix 3.1. Summary of the different life-forms of seedlings which germinated from the forest soils by forest types and soil layer.

Celtis forest						
Soil layers	Tree and shrub			Graminoids	Forbs	Climbers
	P	SB	NPLD			
Litter	M. cecropioides - M. spinosa				Phyllanthus sp - V. diffusa	F. elasticoides
	M. discoidea - N. diderrichii	-	-	-	Oldenlandia sp	
	Zanthoxylum sp - A. boonei				Palisota sp. - S. americana	
	D. caloneura					
Seeds/m ²	14.4	-	-	-	18.9	1.1
0-5 cm	M. cecropioides - M. spinosa	P. cf. macroceras		Poaceae sp.1	V. diffusa - Oldenlandia sp	Sabicea sp
	M. monandra - M. barteri			Poaceae sp.2	Palisota sp. - Tristemma sp	
	Zanthoxylum sp. - N. diderrichii		-		C. diffusa - Mikania sp	
	Leptactina sp. - E. suaveolens					
	Tetrorchidium didymostemon					
Seeds/m ²	27.8	1.1	-	2.2	51.1	1.1
5-10 cm	M. cecropioides - N. diderrichii	P. cf. macroceras		Poaceae sp.1	M. hirtus - Oldenlandia sp	Sabicea sp
	M. spinosa - M. monandra	A. micrantha	-	Poaceae sp.2	V. diffusa - Palisota sp	Adenia sp
	D. caloneura - M. barteri			Cyperaceae sp.1	S. imperforata - Otomeria sp	
	E. suaveolens			E. indica	M. nudicaulis - E. sumatrensis	
					C. diffusa - E. thymifolia -	
					Costus sp - Commelina sp	
Seeds/m ²	25.5	2.2	-	4.4	76.7	2.2
10-20 cm	M. cecropioides - M. spinosa			Digitaria sp	Oldenlandia sp - Tristemma sp	Sabicea sp
	N. diderrichii - O. welwitschii			E. indica	V. diffusa - Mikania sp	
		-	-		E. thymifolia - Palisota sp	
					C. diffusa - Pityrogramma sp	
					Haumania sp - Commelina sp	
Seeds/m ²	21.1	-	-	2.2	45.5	1.1
Manilkara forest						
Litter	H. madagascariensis	S. kamerunensis			V. diffusa - M. hirtus	Dioscorea sp
	D. caloneura - Zanthoxylum sp	P. cf. macroceras	-	-	Oldenlandia sp - S. americana	Adenia sp
	Barteria sp.2 - M. discoidea				C. prostrata	F. elasticoides
	Barteria sp.1					
Seeds/m ²	10	2.2	-		18.9	6.7
0-5 cm	N. diderrichii - Barteria sp.1	P. cf. macroceras		Digitaria sp	Oldenlandia sp - V. diffusa	A. scelerata
	H. madagascariensis	A. micrantha	-		Otomeria sp - E. sumatrensis	Cissus sp
	M. discoidea				S. americana - M. hirtus	Adenia sp
						Dioscorea sp
						Mussaenda sp

Seeds/m ²	13.9	2.2	-	1.1	27.8	7.8
	<i>H. madagascariensis</i>			Poaceae sp.1	<i>Otomeria</i> sp - <i>Oldenlandia</i> sp	
5-10 cm	<i>N. diderrichii</i> - <i>D. caloneura</i>	-	-		<i>C. prostrata</i> - <i>B. diffusa</i>	-
	<i>Z. gillettii</i> - <i>M. discoidea</i>				<i>M. hirtus</i> - <i>Laurembergia</i> sp	
					<i>V. diffusa</i> - <i>Alysicarpus</i> sp	
Seeds/m ²	21.7	-	-	1.1	32.2	-
	<i>N. diderrichii</i> - <i>M. cecropioides</i>	<i>P. cf. macroceras</i>		<i>Digitaria</i> sp	<i>Celosia</i> sp - <i>V. diffusa</i> - <i>M. hirtus</i>	
10-20 cm	<i>M. monandra</i> - <i>D. caloneura</i>		-		<i>Otomeria</i> sp - <i>Oldenlandia</i> sp	-
	<i>H. madagascariensis</i>				<i>M. nudicaulis</i> - <i>Laurembergia</i> sp	
Seeds/m ²	20	1.1		1.1	30.9	-

Appendix 3.2. Rarefaction curves for each soil layer of the two studies forest types: FL = *Celtis* forest; FM = *Manilkara* forest.





Appendix 3.3. Abundance of species per soil layer in both forest types

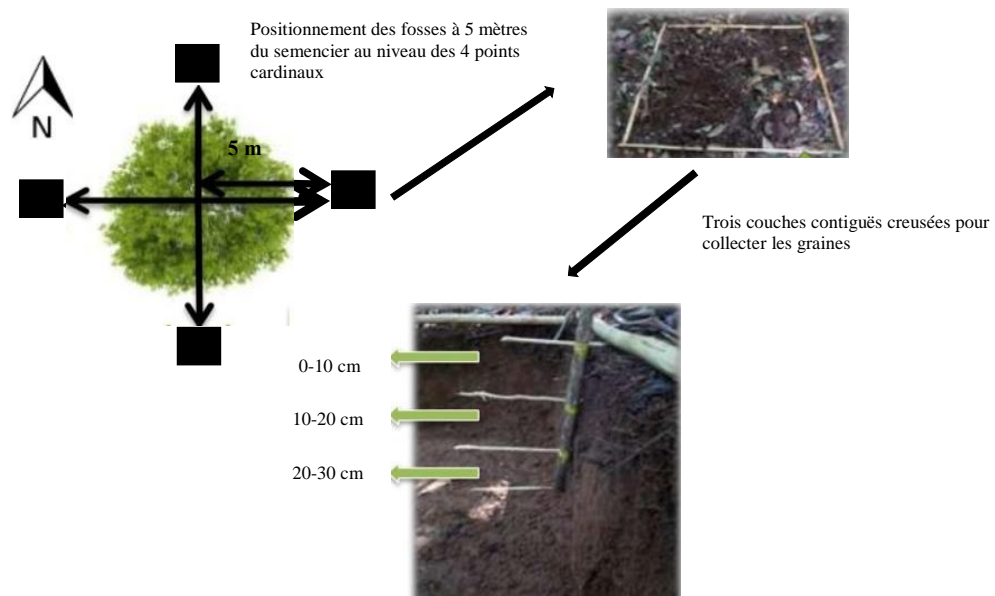
Celtis forest	Soil layers				Family	Type
	Litter	0-5 cm	5-10 cm	10-20 cm		
<i>Adenia</i> sp	0	0	1	0	Passifloraceae	Liane
<i>Aidia micrantha</i>	0	0	1	0	Rubiaceae	Arbuste
<i>Alstonia boonei</i>	1	0	0	0	Apocynaceae	Arbre
<i>Phyllocosmus africanus</i>	0	2	0	0	Rubiaceae	Arbuste
<i>Commelina</i> sp.1	0	2	1	2	Commelinaceae	Herbaceae
<i>Commelina</i> sp.2	0	0	3	1	Commelinaceae	Herbaceae
<i>Costus</i> sp	0	0	3	0	Zingiberaceae	Herbaceae
Cyperaceae sp.1	0	0	1	0	Cyperaceae	Herbaceae
<i>Digitaria</i> sp	0	0	0	2	Poaceae	Herbaceae
<i>Discoglypemma caloneura</i>	1	0	0	0	Euphorbiaceae	Arbuste
<i>Eleusine indica</i>	0	0	1	2	Poaceae	Herbaceae
<i>Erigeron sumatrensis</i>	0	0	4	0	Asteraceae	Herbaceae
<i>Erythrophleum suaveolens</i>	0	1	2	0	Fabaceae-Detarioideae	Arbre
<i>Euphorbia thymipholia</i>	0	0	7	2	Euphorbiaceae	Herbaceae
<i>Ficus elasticoides</i>	1	0	0	0	Moraceae	Liane
<i>Geophyla</i> sp	0	0	1	0	Rubiaceae	Herbaceae
<i>Haumania</i> sp	0	0	0	1	Marantaceae	Herbaceae
<i>Leptactina</i> sp	0	0	0	1	Rubiaceae	Arbre
Undetermined sp.1	0	1	1	0	Undetermined	Undetermined
Undetermined sp.2	0	0	1	0	Undetermined	Undetermined
Undetermined sp.3	0	0	1	0	Undetermined	Undetermined
Rubiaceae sp.6	0	0	1	0	Indéterminé	Arbuste
<i>Macaranga barteri</i>	0	1	1	0	Euphorbiaceae	Arbre
<i>Macaranga monandra</i>	0	1	2	0	Euphorbiaceae	Arbre
<i>Macaranga spinosa</i>	5	12	1	0	Euphorbiaceae	Arbre
<i>Margaritaria discoidea</i>	2	0	0	0	Euphorbiaceae	Arbre
<i>Mikania</i> sp	0	3	0	5	Asteraceae	Herbaceae
<i>Mitracarpus hirtus</i>	0	0	11	0	Rubiaceae	Herbaceae
<i>Mollugo nudicaulis</i>	0	0	2	1	Moluginaceae	Herbaceae
<i>Musanga cecropioides</i>	1	4	8	13	Urticaceae	Arbre
<i>Nauclea diderrichii</i>	2	1	8	3	Rubiaceae	Arbre
<i>Oldenlandia</i> sp	5	10	18	8	Rubiaceae	Herbaceae
<i>Oncoba welwitschii</i>	0	0	0	1	Flacourtiaceae	Arbuste

<i>Otomeria</i> sp	0	0	2	0	Rubiaceae	Herbaceae
<i>Palisota</i> sp	5	17	4	4	Commelinaceae	Herbaceae
<i>Pausinystalia</i> cf. <i>macroceras</i>	0	1	1	0	Rubiaceae	Arbre
<i>Pentadiplandra brazzeana</i>	0	0	1	0	Pentadiplandraceae	Liane
<i>Phyllanthus</i> sp	2	0	0	0	Phyllanthaceae	Herbaceae
<i>Pityrogramma</i> sp	0	0	0	1	Adiantaceae	Herbaceae
Poaceae sp.1	0	1	1	0	Poaceae	Herbaceae
Poaceae sp.2	0	1	1	0	Poaceae	Herbaceae
Rubiaceae sp.1	1	1	1	1	Rubiaceae	Undetermined
Rubiaceae sp.2	1	1	1	1	Rubiaceae	Undetermined
Rubiaceae sp.3	1	1	1	1	Rubiaceae	Undetermined
Rubiaceae sp.4	0	1	1	0	Rubiaceae	Undetermined
Rubiaceae sp.5	0	1	1	0	Rubiaceae	Undetermined
<i>Sabicea</i> sp	0	3	3	7	Rubiaceae	Liane
<i>Schweinckia americana</i>	1	0	0	1	Solanaceae	Herbaceae
<i>Stanfieldiella imperforata</i>	0	0	2	0	Commelinaceae	Herbaceae
<i>Tetrorchidium didymostemon</i>	0	1	1	0	Euphorbiaceae	Arbre
<i>Tristemma</i> sp	0	1	0	8	Melastomataceae	Herbaceae
<i>Vandellia diffusa</i>	4	11	9	7	Scrophulariaceae	Herbaceae
<i>Zanthoxylum</i> sp	1	1	0	0	Rutaceae	Arbre
Total	34	80	110	73		
<i>Manilkara forest</i>						
<i>Adenopodia scelerata</i>	1	1	0	0	Fabaceae-mimosoïdea	Liane
<i>Adenia</i> sp	2	2	0	0	Passifloraceae	Liane
<i>Aidia micrantha</i>	0	1	0	0	Rubiaceae	Arbuste
<i>Alysicarpus</i> sp	0	0	3	0	Fabaceae	Herbaceae
<i>Barteria</i> sp.1	2	0	0	0	Rubiaceae	Arbuste
<i>Barteria</i> sp.2	0	1	0	0	Rubiaceae	Arbuste
<i>Boerhavia diffusa</i>	0	0	6	0	Nyctaginaceae	Herbaceae
<i>Celosia</i> sp	0	0	0	4	Amarantaceae	Herbaceae
<i>Cissus</i> sp	0	1	0	0	Vitaceae	Liane
<i>Cyathula prostrata</i>	3	0	1	0	Amarantaceae	Herbaceae
Cyperaceae sp.1	0	0	0	1	Cyperaceae	Herbaceae
<i>Digitaria</i> sp	0	1	0	1	Poaceae	Herbaceae
<i>Dioscorea</i> sp	3	1	0	0	Dioscoreaceae	Liane
<i>Discoglyprena caloneura</i>	2	0	1	1	Euphorbiaceae	Arbre
<i>Erigeron sumatrensis</i>	0	4	0	0	Asteraceae	Herbaceae

Banque de graines du sol des forêts denses humides d'Afrique centrale

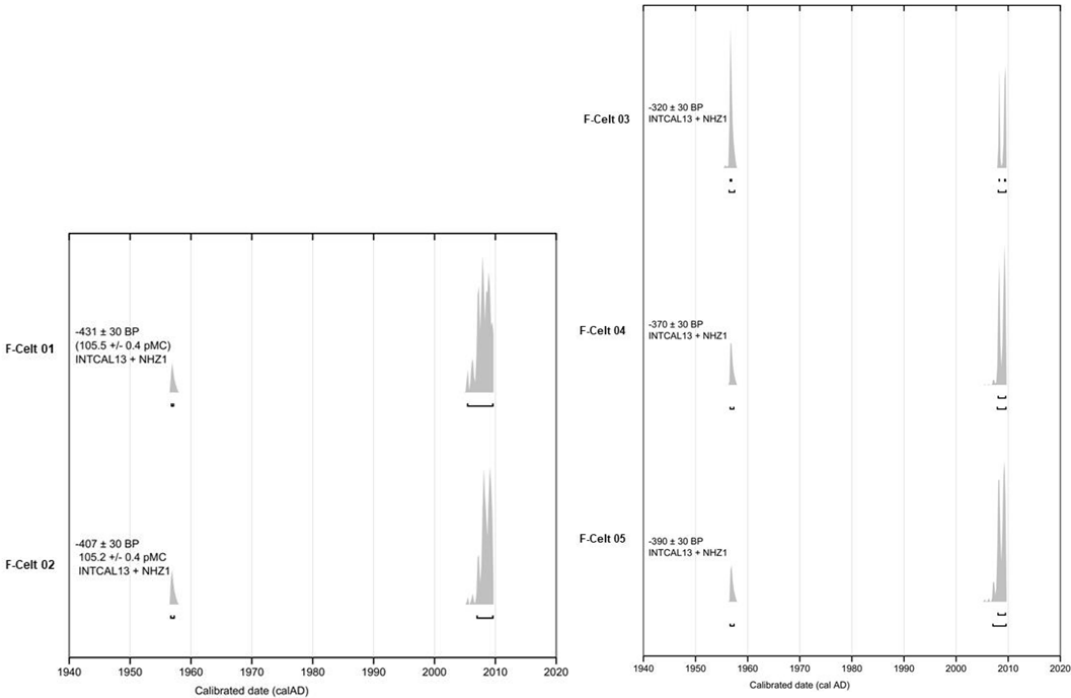
<i>Ficus elasticoides</i>	1	0	0	0	Moraceae	Liane
<i>Harungana madagascariensis</i>	3	14	8	4	Hypericaceae	Arbuste
<i>Laurembergia</i> sp	0	0	2	1	Haloragaceae	Herbaceae
<i>Macaranga monandra</i>	0	0	2	0	Euphorbiaceae	Arbuste
<i>Margaritaria discoidea</i>	1	2	1	0	Euphorbiaceae	Arbuste
<i>Mitracarpus hirtus</i>	6	1	2	2	Rubiaceae	Herbaceae
<i>Mollugo nudicaulis</i>	0	0	0	5	Molluginaceae	Herbaceae
<i>Musaenda</i> sp	0	2	0	0	Rubiaceae	Liane
<i>Musanga cecropioides</i>	0	0	1	1	Urticaceae	Arbre
<i>Nauclea diderrichii</i>	0	9	13	9	Rubiaceae	Arbre
<i>Oldenlandia</i> sp	4	5	7	7	Rubiaceae	Herbaceae
<i>Otomeria</i> sp	0	6	2	7	Rubiaceae	Herbaceae
<i>Pausinystalia</i> cf. <i>macroceras</i>	1	2	0	2	Rubiaceae	Arbre
Poaceae sp.1	0	0	1	0	Poaceae	Herbaceae
Rubiaceae sp.1	1	1	1	1	Rubiaceae	Arbuste
Rubiaceae sp.2	1	1	1	0	Rubiaceae	Arbuste
Rubiaceae sp.3	0	1	1	0	Rubiaceae	Herbaceae
Rubiaceae sp.4	0	0	1	0	Rubiaceae	Liane
Rubiaceae sp.5	0	0	1	0	Rubiaceae	Liane
<i>Schweinckia americana</i>	1	2	0	0	Solanaceae	Herbaceae
<i>Staudtia kamerunensis</i> var. <i>gabonensis</i>	1	0	0	0	Myristicaceae	Arbre
<i>Phyllocosmus africanus</i>	0	1	0	0	Ixonanthaceae	Arbre
<i>Vandellia diffusa</i>	3	7	6	11	Scrophulariaceae	Herbaceae
<i>Zanthoxylum gillettii</i>	1	0	1	0	Rutaceae	Arbre
<i>Total</i>	37	66	62	57		

Annexe 4.1. Dispositif de collecte de la banque de graines du sol d'*Erythrophleum suaveolens* (les fosses à 5 mètres de chaque semencier mesurent 1 m x 1 m).

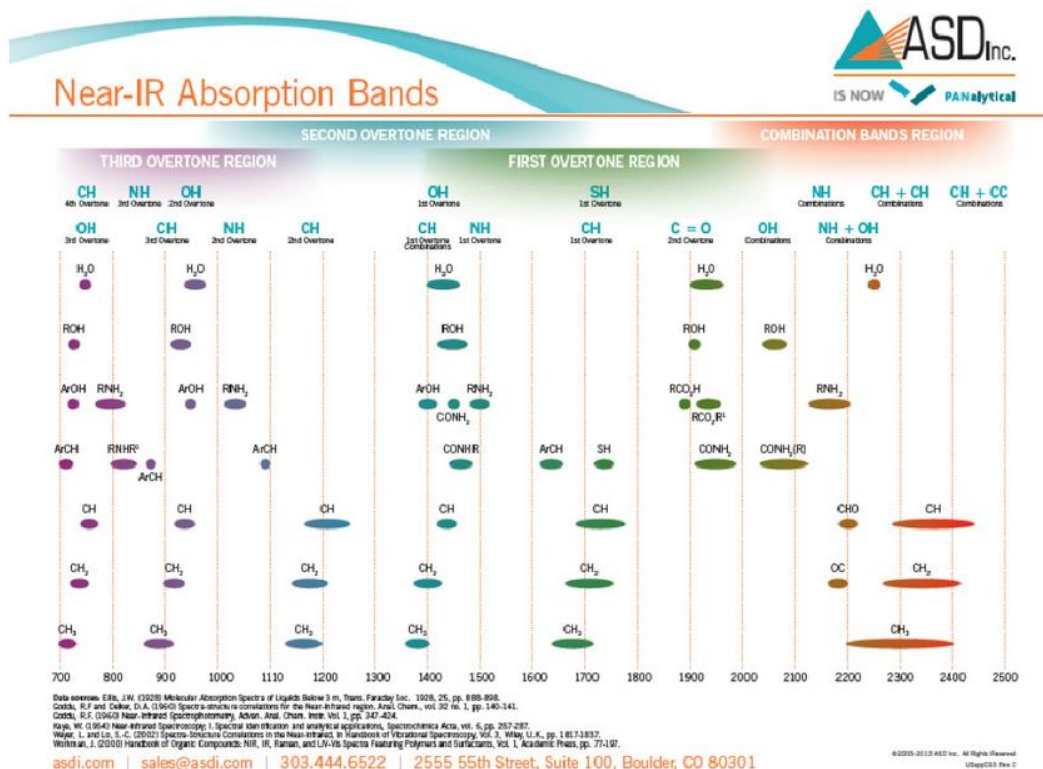


Annexe 4.2. Probabilités associées aux cinq graines analysées.

La datation radiocarbone effectuée sur les cinq graines indique que les graines datent, soit vers 1957, mais avec une faible probabilité, soit vers 2005-2009, avec une plus grande probabilité. Considérant l'année de collecte des graines, 2014, les graines seraient ainsi âgées d'au moins 5-9 ans.



Appendix 5.1. Bandes d'analyse majeure et positions relatives des pics pour les absorptions proche infrarouge importants (ASD Inc. 2005-2013).



Appendix 5.2. Matrice de confusion PLSDA des deux types de graines

