

Autécologie de *Cylicodiscus gabunensis* Harms au Gabon



Romarc NDONDA MAKEMBA

COMMUNAUTÉ FRANÇAISE DE BELGIQUE
UNIVERSITÉ DE LIÈGE – GEMBLoux AGRO-BIO TECH

**AUTÉCOLOGIE DE *CYLICODISCUS GABUNENSIS* HARMS
AU GABON**

Romaric NDONDA MAKEMBA

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

Promoteurs : Pr Jean-Louis DOUCET, Pr Christian MOUPELA
Année civile : 2023

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 père Makemba Fidèle, à ma mère Ntsame Odile

L'okan, *Cylicodiscus gabunensis* Harms, est un grand arbre caractéristique des forêts denses humides sempervirentes et semi-décidues d'Afrique centrale. Il est très utilisé en médecine traditionnelle et occupe une place de choix dans le commerce international des bois tropicaux. Malheureusement, les populations de l'espèce régressent, suite à un déficit de régénération en forêts denses humides sempervirentes, ce qui met en péril le maintien de l'espèce dans une partie de son aire de distribution. L'objectif de cette thèse est d'améliorer les connaissances sur l'écologie de *C. gabunensis* afin de proposer des modalités de gestion durable. Plus particulièrement, elle vise à : (i) faire un état des connaissances écologiques et sylvicoles de l'espèce ; (ii) étudier, à l'échelle locale, la contribution relative des facteurs historiques humains et édaphiques sur l'occurrence de *C. gabunensis* ; (iii) examiner le rôle relatif des autres facteurs biotiques et abiotiques sur la régénération naturelle de l'espèce ; et (iv) tester une technique de régénération.

Après l'introduction (**chapitre 1**) et la synthèse bibliographique des connaissances relatives à l'espèce étudiée (**chapitre 2**), le **chapitre 3** tente d'élucider les facteurs à l'origine de l'installation d'une population de *C. gabunensis* dans une forêt sempervirente du sud-est du Gabon. En datant les charbons de bois présents dans le sol et en estimant l'âge de la population à partir de mesures périodiques de diamètre, il s'est avéré que *C. gabunensis* se serait régénéré suite à l'abandon des terres agricoles vers l'année 1.900. En outre, les facteurs édaphiques auraient joué un rôle complémentaire dans la répartition spatiale des individus puisque ceux-ci sont comparativement plus abondants là où les teneurs en azote, phosphore, potassium et matière organique sont plus élevées. Le **chapitre 4** tente de préciser les besoins en lumière de *C. gabunensis* en lien avec les perturbations anthropiques du milieu. Pour cela, la régénération a été comparée entre zone exploitée pour le bois d'œuvre et zone non exploitée. Le rôle bénéfique de l'ouverture de la canopée a été confirmé puisque la régénération est plus abondante dans les sites perturbés (505 plantules/ha) que dans les sites non perturbés (10 plantules/ha). Les besoins en lumière ont ensuite été précisés grâce à une expérience en milieu contrôlé. Sept groupes de 30 plants âgés de 12 mois ont été soumis à des gammes d'éclaircement allant de 1 à 100 % d'éclaircement relatif. La croissance et la survie ont été optimales entre 10 et 40 %. L'espèce peut donc être considérée comme une héliophile modérée avec une préférence pour les grandes trouées. Enfin, ce chapitre a examiné si d'autres facteurs pourraient expliquer les déficits locaux de régénération. Bien que la fructification soit régulière et annuelle, le parasitisme par un microlépidoptère pourrait aussi avoir un impact important sur la régénération de l'espèce. Le **chapitre 5** capitalise l'ensemble de ces informations en étudiant le comportement de plants introduits dans des trouées d'abattage selon plusieurs modalités de fertilisation (témoin, engrais, engrais et charbon de bois). Il examine aussi l'impact de la prédation par les mammifères sur la survie des plants. Il a été démontré que l'apport d'engrais et de

charbon de bois a modérément amélioré la croissance diamétrique et la survie des plants comparativement aux plants témoins. En outre, comparativement à d'autres essences commerciales, les éléphants recherchent préférentiellement les plants de *C. gabunensis* et peuvent occasionner jusqu'à 35% de perte au bout de 18 mois. Finalement, le **chapitre 6** discute l'ensemble de ces résultats et propose des perspectives de recherche. Il plaide notamment pour que des études complémentaires soient menées en forêt semi-décidue et que d'autres techniques d'appui à la régénération soient testées.

Okan, *Cylicodiscus gabunensis* Harms, is a large tree characteristic of the evergreen and semi-deciduous rainforests of Central Africa. It is frequently used in traditional medicine and plays a major role in the international tropical timber trade. However, populations of the species are declining as a result of a regeneration deficit in evergreen rainforests, which is threatening the survival of the species in part of its range. The aim of this thesis is to improve our knowledge of the ecology of *C. gabunensis* in order to propose sustainable management methods. More specifically, it aims to: (i) review the ecological and silvicultural knowledge of the species; (ii) study, on a local scale, the relative contribution of historical human and edaphic factors on the occurrence of *C. gabunensis*; (iii) examine the relative role of other biotic and abiotic factors on the natural regeneration of the species; and (iv) test a regeneration technique.

Following the introduction (**Chapter 1**) and a bibliographical summary of knowledge about the species (**Chapter 2**), **Chapter 3** aims to elucidate the factors behind the establishment of a population of *C. gabunensis* in an evergreen forest in south-east Gabon. By dating charcoal in the soil and estimating the age of the population from periodic diameter measurements, it was found that *C. gabunensis* regenerated following the abandonment of agricultural land around 1.900. In addition, edaphic factors may have played a complementary role in the spatial distribution of individuals, since okan are comparatively more abundant where nitrogen, phosphorus, potassium and organic matter levels are higher. The **Chapter 4** examines the light requirements of *C. gabunensis* in relation to human disturbance of the environment. To this end, regeneration was compared between logged and unlogged areas. The beneficial role of opening canopy was confirmed, as regeneration was more abundant in disturbed sites (505 seedlings/ha) than in undisturbed sites (10 seedlings/ha). Light requirements were then clarified using an experiment in a controlled environment. Seven groups of 30 12-month-old seedlings were exposed to relative light levels ranging from 1 to 100%. Growth and survival were optimal between 10 and 40%. Okan is thus a moderate light-demanding species with a preference for large openings. Finally, this chapter looked at other factors that might explain local regeneration deficits. Although fruiting is regular and annual, parasitism by a microlepidopteran could also have a significant impact on the species' regeneration. **Chapter 5** capitalises on all this information by studying the behaviour of seedlings introduced into felling gaps using several fertilization methods (control, fertilizer, fertilizer and charcoal). It also examined the impact of mammalian predation on plant survival. It was shown that fertilizer and charcoal moderately improved the diametric growth and survival of seedlings compared with control seedlings. Moreover, in comparison to other timber species, elephants preferentially seek out *C. gabunensis* plants and can cause up to 35% loss after 18 months. Finally, the **Chapter 6** discusses all these results and suggests future

research. It pleads for further studies to be carried out in semi-deciduous forest and for other regeneration support techniques to be tested.

Remerciements

Au terme de ce parcours académique passionnant, je souhaite exprimer ma profonde gratitude envers toutes les personnes qui ont contribué de près ou de loin à la réalisation de ce travail. Leur soutien indéfectible, leurs encouragements et leurs précieux conseils ont été les piliers de cette réussite et je tiens à les remercier du fond du cœur.

Je tiens avant tout à remercier le Professeur **Jean-Louis Doucet**, promoteur de cette thèse, pour avoir suscité en moi une passion pour l'écologie forestière dès notre première rencontre au cours de foresterie tropicale à l'Université des Sciences et Techniques de Masuku au Gabon.

Je me souviens encore de ce jour où le Professeur **Jean-Louis Doucet** a annoncé lors d'un cours que : *les trois meilleurs étudiants à l'issue de la formation auraient la possibilité de réaliser un travail de fin d'études dans une entreprise forestière certifiée FSC sous sa direction, avec la perspective d'une thèse de doctorat par la suite, pour la thématique abordant l'écologie forestière.* Cette simple annonce a déclenché une fascination profonde pour le monde des forêts tropicales et un désir ardent de m'investir dans ce domaine. De là, a commencé en réalité le chemin vers cette thèse.

Cette proposition de stage en entreprise, qui a débouché sur cette thèse de doctorat a été pour moi une extraordinaire opportunité d'acquérir une expérience pratique et d'approfondir mes connaissances dans le domaine de l'écologie forestière. Je tiens à exprimer ma gratitude envers toi **Jean-Louis**, ta contribution a été un facteur déterminant dans la réalisation de cette thèse. Ton soutien, ton amitié et tes précieux conseils ont joué un rôle essentiel dans son aboutissement. Aussi, je te remercie, pour ton enseignement exceptionnel, ton dévouement inébranlable envers tes étudiants. Nos marches en forêt durant nos missions au Gabon étaient des cours grandeur nature dont j'étais l'étudiant privilégié. Ta compétence scientifique, ta rigueur, ta vision novatrice, ta simplicité et ta capacité à transmettre ton savoir ont été pour moi, une source d'inspiration constante tout au long de cette thèse. Tu as su trouver l'équilibre et assumé le rôle d'ami et collègue lors des nombreux moments que nous avons partagés tant à l'intérieur qu'à l'extérieur du laboratoire de foresterie tropicale de Gembloux Agro-Bio Tech. Ça été un immense plaisir et un honneur de travailler avec toi. Grand merci pour la confiance placée en ma modeste personne.

Je tiens également à exprimer ma gratitude à deux Professeurs : le Pr. **Christian Moupela** co-promoteur de cette recherche et le Pr. **Adeline Fayolle**. Vos contributions précieuses ont été d'une valeur inestimable. Votre sympathie, vos conseils éclairés et vos orientations avisées ont été d'une grande aide dans l'avancement de ce travail. Vous avez été des amis, des collègues lorsque cela était nécessaire. Ce fut un grand plaisir de travailler avec vous.

Je voudrais également remercier le reste des membres du comité de thèse et du jury qui ont suivi pour certains, mon évolution tout au long de ces années. Il s'agit du Pr. **Arnaud Monty**, du Pr. **Yves Brostaux**, du Pr. **Thomas Drouet**, du Pr. **Philippe Lejeune**, et du Pr. **Alain Souza**. Vos expertises respectives et vos commentaires éclairés ont grandement enrichi ce travail. Vos questions pertinentes et vos suggestions constructives ont permis de développer une vision plus globale de ma recherche.

Mes remerciements vont également à l'endroit des dirigeants passés et actuels de *Precious Woods*, grâce à qui tout cela a été rendu possible en acceptant d'accueillir cette thèse. J'ai pu réaliser ma collecte de données et m'épanouir professionnellement dans un contexte autre que celui de Gembloux Agro-Bio Tech. Je suis reconnaissant pour la confiance que vous avez témoignée à mon égard ainsi que pour les responsabilités qui m'ont été confiées. Je pense plus particulièrement à **Frédéric Ober**, **Jean MOUNGUENGUI**, **Markus Pfannkuch**, **David Zakamdi**, **Philippe Jeanmart**, **Jeanne Ehrensperger**.

J'aimerais exprimer ma profonde reconnaissance envers les organismes qui ont soutenu financièrement cette thèse : *Precious Woods CEB* ; *Precious Forests Foundation* ; le Fonds Français pour l'Environnement Mondial, au titre des conventions N°CZZ1636.01D et N°CZZ1636.02D, administré par l'Agence Française de Développement dans le cadre du projet DynAfFor, mis en œuvre par le consortium ATIBT/ CIRAD/Nature+/Gembloux Agro-Bio Tech ; l'ASBL Nature+ ; l'Agence Nationale des Bourses du Gabon.

Cette thèse aura aussi été l'occasion de côtoyer de nombreuses institutions que je tiens à remercier. Merci au CENAREST d'avoir autorisé cette recherche. Nous remercions également, le Ministère des Eaux, des Forêts, de la Mer, de l'Environnement ; l'Agence National des Parcs Nationaux et l'Herbier National du Gabon pour les autorisations de sorties de nos échantillons.

Mes sincères remerciements s'adressent également à mes collègues de la *CARE Forest is life* et de *Precious Woods CEB*. Leurs discussions animées, leurs échanges d'idées et leur camaraderie ont créé un environnement de travail stimulant et bienveillant. Leur soutien moral et leurs conseils précieux ont été inestimables tout au long de ce parcours doctoral. Merci à : **Félicien Tosso**, **Kasso Daïnou**, **Cédric Vermeulen**, **Jean-Yves De Vleeschouwer**, **Cecilia Julve Larrubia**, **Marie-Alice Noizet**, **Charles Bracke**, **Adrien Peroches**, **Jean-François Gillet**, **Marie Fombona**, **Alain Monseur**, **Steeve Ngama**, **Donatien Zébazé**, **Davy Fonteyn**, **Morgane Scalbert**, **Barbara Haurez**, **Anaïs Pasiphae Gorel**, **Jérôme Perin**, **Edwin Autome**, **Simon Lhoest**, **Alexandre Delplanque**, **Quentin Evrard**, **Quentin Guidosse**, **Chloé Dupuis**, **Franck Monthé**, **Gauthier Ligot**, **Grâce Loubota Panzou**, **Robin Doucet**, **Gaël Bibang Bengono**, **Sarah Tossens**, **Corsini Ngoye**, **Lucie Maus**, **Jeannine Bortels**, **Leslie Wilmet**, **Chauvelin Douh**, **Samuel Quevauvillers**, **Nils Bourland**, **Géraud Mankou**, **Fructueux Hounbégnon**, **Pedro Luiz Silva de Miranda**, **Dakis-Yaoba Ouédraogo**, **Thierry Thissen**, **Justin**

Holvoet, Lisette Mangaza, Modestine Kompanyi, Crispin Ilunga-Mulala Mushagalusa, Mady Madingou, Marjane Kaddouri, Sophie Jeanmart, Guillaume Baltus, Edouard Coenraets, Violette Van Keymeulen, Tom De Mil, Rémi Duval, Eddy Axel Mangoumbou Bouchedi, Thibaud Lugon, Vincent Monnet, Nicolas Zurcher, Stévy Ekome Nna, Belphégor Ngali, Paulin Nso Nka, Roméo Yaba, Ghislain Mvong Aboghe, Stéphane Mapangou, Isaac Youb, Handy Bounda, Luis Teixeira, Hilaire Bingoulou, Léon Lola, Nicolas Deflandre, Léo Mboumba, Georges Koumou Mabicka, Toussaint Ogombet, Jean-Bosco Bokomba, Augustin Assam, Blanchard Mombo Ngoulou, Jean Arnice Mboulamab, Jean-Louis Nziengui.

Enfin, je voudrais adresser un remerciement spécial à ma famille et mes amis, votre soutien a été indéfectible. Votre présence, vos sourires réconfortants et votre compréhension même lors des périodes de stress ont été un véritable baume pour mon esprit. Vos distractions bienvenues et les moments de détente passés avec vous, ont été essentiels pour garder un équilibre dans ma vie de doctorant.

Chapitre 1 : Introduction générale

1.1. Des forêts africaines impactées par des activités humaines ancestrales	3
1.2. L'exploitation forestière : un impact anthropique récent.....	10
1.3. Le rôle des sols sur la composition floristique des forêts denses humides africaines.....	13
1.4. Influence de la lumière dans les écosystèmes forestiers tropicaux.....	14
1.5. Les interactions biotiques en forêts tropicales.....	17
1.6. Une sylviculture nécessaire pour les espèces d'arbres exploités.....	17
1.7. Justifications, objectifs de la thèse	19

Chapitre 2 : *Cylicodiscus gabunensis* Harms : une espèce prisée dans le commerce international (synthèse bibliographique)

Résumé	23
2.1. Introduction	24
2.2. Historique et taxonomie	25
2.3. Description générale.....	25
2.3.1. Distribution géographique	25
2.3.2. Description botanique.....	26
2.4. Ecologie et dynamique des populations de <i>C. gabunensis</i>	29
2.4.1. Tempérament, densités et structures de population.....	29
2.4.2. Reproduction de <i>C. gabunensis</i>	32
2.5. Sylviculture et aménagement.....	34
2.5.1. Sylviculture.....	34
2.5.2. Aménagement forestier.....	36
2.6. Commerce du bois.....	37
2.7. Usages.....	39
2.7.1. Le bois	39
2.7.2. Usages traditionnels et composés chimiques de <i>C. gabunensis</i>	40
2.8. Conclusion et perspectives	42

Chapitre 3: New evidence on the role of past human activities and edaphic factors on the fine-scale distribution of an important timber species: *Cylicodiscus gabunensis* Harms

Abstract	45
3.1. Introduction	46
3.2. Materials and methods.....	47
3.2.1. Species studied	47
3.2.2. Study site and population characterization of <i>C. gabunensis</i>	47

3.2.3. Anthraco-archaeological excavations.....	48
3.2.3.1. Radiocarbon dating of charcoal.....	48
3.2.4. Average age of the <i>C. gabunensis</i> population studied.....	49
3.2.5. Soil sampling and analysis	49
3.2.6. Data analysis.....	51
3.3. Results	52
3.3.1. Charred plant remains and pottery sherds	52
3.3.2. Temporal distribution of radiocarbon ages of wood charcoal	54
3.3.3. Growth and age of the <i>C. gabunensis</i> population studied	55
3.3.4. Influence of edaphic factors on the distribution of <i>C. gabunensis</i> stems.....	56
3.4. Discussion	58
3.4.1. <i>C. gabunensis</i> occurs in formerly cultivated areas	58
3.4.2. <i>C. gabunensis</i> , a species that regenerates in fallow land.....	60
3.4.3. <i>C. gabunensis</i> prefers soils rich in Fe, K, P and N	60
3.5. Conclusion.....	61
Chapitre 4 : Phénologie, parasitisme des graines et besoins en lumière de <i>Cylicodiscus gabunensis</i> Harms	
Résumé	65
4.1. Introduction	66
4.2. Matériel et méthodes	67
4.2.1. Site d'études	67
4.2.2. Espèce étudiée	67
4.2.3. Collecte et analyse des données	68
4.3. Résultats	73
4.4. Discussion	83
4.5. Conclusions et perspectives.....	85
Chapitre 5: Enrichment of Logging Gaps with High-Value Timber Species: How Far Fertilizer, Biochar and Mammal Predation Affect Performances of <i>Cylicodiscus gabunensis</i> Harms Seedlings	
Abstract	89
5.1. Introduction	90
5.2. Materials and methods.....	91
5.2.1. Study area.....	91
5.2.2. Study species	91
5.2.3. Silviculture experiments.....	93

5.2.3.1. Performance of <i>C. gabunensis</i> in logging gaps and effects of fertilizers.....	93
5.2.3.2. Wildlife damage in planted logging gaps.....	94
5.2.4. Data analysis.....	96
5.2.4.1. Assessing effect of fertility on seedling growth.....	96
5.2.4.2. Identification of consumers of <i>C. gabunensis</i> seedlings in logging gaps.....	97
5.3. Results.....	97
5.3.1. Performance of <i>C. gabunensis</i> in logging gaps and impact of fertilizer.....	97
5.3.2. Survival of <i>C. gabunensis</i> seedlings in logging gaps.....	98
5.3.3. Predation of <i>C. gabunensis</i> in logging gaps.....	99
5.4. Discussion.....	102
5.4.1. Growth and mortality of <i>C. gabunensis</i> Seedlings in logging gaps	102
5.4.2. Predators of <i>C. gabunensis</i> seedlings in logging gaps.....	104
5.5. Conclusions.....	105
Chapitre 6 : Discussion générale et perspectives	
6.1. Cycle de vie de <i>C. gabunensis</i> et optimum écologique.....	111
6.2. Comment expliquer une meilleure régénération en forêt dense humide semi-décidue ?.....	113
6.3. Quelle sylviculture pour <i>C. gabunensis</i> ?.....	116
6.4. Conclusions et perspectives.....	118

Chapitre 1 : Introduction générale

Figure 1.1. Distribution des forêts tropicales du monde (en vert) d'après Allaby (2006).

Figure 1.2. Carte de la répartition des forêts tropicales humides du centre d'endémisme Guinéo-Congolais (en vert) adaptée de Droissart et al. (2018).

Figure 1.3. Principaux types de forêts en Afrique centrale sur la base de leur composition fonctionnelle selon Réjou-Méchain et al. (2021). Noms des types de forêts : (1) sempervirente des hauts plateaux atlantiques, (2) sempervirente côtière atlantique (3) sempervirente intérieure atlantique, (4) semi-décidue marginale, (5) sempervirente ou semi-décidue sur grès, (6) semi-décidue, (7) sempervirente centrale, (8) sempervirente mixte, (9) semi-décidue dégradée, (10) transition semi-décidue-sempervirente. Les frontières des pays sont représentées en noir et les forêts en dehors du domaine de calibration sont en gris (adapté de Réjou-Méchain et al., 2021).

Figure 1.4. Carte des dispersions humaines du Pléistocène tardif montrant les dates d'arrivée les plus précoces suggérées dans les forêts tropicales au monde. L'ombrage vert montre une approximation de la répartition actuelle des forêts tropicales (Scerri et al., 2022).

Figure 1.5. Représentation des itinéraires empruntés par les populations humaines lors de la colonisation de l'Afrique centrale entre 4.000 et 2.000 ans BP. L'expansion a été marquée par deux mouvements migratoires : l'un en provenance de l'ouest (représenté en brun) et l'autre en provenance de l'est (représenté en rouge) (Vande weghe, 2004).

Figure 1.6. Relation entre l'âge des formations forestières et la fraction de lumière solaire mesurée à la surface du sol. Cette fraction est maximale au tout début de la sylvigénèse, puis décroît fortement et rapidement avant de croître à nouveau lentement au fil de la maturité du peuplement (Rebetez et al., 2004).

Chapitre 2 : *Cylicodiscus gabunensis* Harms : une espèce prisée dans le commerce international (synthèse bibliographique)

Figure 2.1. Carte de distribution de *Cylicodiscus gabunensis*. Les points d'occurrence en rouge proviennent des bases de données du Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève (CJBG, 2018), de South African National Biodiversity Institute (SANBI), du Catalogue of Life Partnership via Global Biodiversity Information Facility (GBIF, 2019) et de la base de données RAINBIO (Dauby et al., 2016). Ia et Ib : région guinéo-congolaise, III : région soudanienne, XI : zone de transition (White, 1983). Les localisations douteuses ont été enlevées (voir texte)

Figure 2.2. Cime de *C. gabunensis* portant des fruits en cours de maturation © R. Ndonda Makemba.

Figure 2.3. *Cylicodiscus gabunensis* © J.-L. Doucet. a : fût d'un individu adulte ; b : tronc d'un jeune individu ; c : tranche ; d : feuilles d'un jeune individu ; e : rameau en fleurs ; f : fruit et graines matures.

Figure 2.4. Représentation schématique sur base de données réelles des structures diamétriques de *Cylicodiscus gabunensis* au sud du Cameroun (a : 42 810 ha), à l'est du Cameroun (b : 67 500 ha, c : 48 042 ha et d : 47 170 ha), au nord-est du Gabon (e : 154 456 ha et f : 273 545 ha) et au sud-est du Gabon (g : 198 653 ha). Pour chaque structure diamétrique : (i) l'axe des abscisses présente 14 classes de diamètre ([20-30[, [30-40[, ..., [140-150[et ≥ 150 cm), (ii) l'axe des ordonnées représente les proportions (%) des effectifs par classe de diamètre.

Figure 2.5. Plantule de *C. gabunensis* © JL. Doucet.

Figure 2.6. Évolution des productions annuelles de grumes par essence dans le bassin du Congo (hors Guinée Equatoriale) (FRM, 2018).

Chapitre 3: New evidence on the role of past human activities and edaphic factors on the fine-scale distribution of an important timber species: *Cylicodiscus gabunensis* Harms

Figure 3.1. a. Representation of Precious Woods CEB's three FMUs and associated diameter-class distribution; location of the DynAfFor plot (in pink); b. DynAfFor plot and control sampling sites, without *C. gabunensis* (squares in black; T1 to T20, continuous numbering) and with *C. gabunensis* (green circles; C.g2 to C.g45, noncontinuous numbering). Yellow circles represent unsampled *C. gabunensis* trees. The base map corresponds to the topography over a high (white) to low (grey) relief spectrum (data from Alaska Satellite Facility at 10 m resolution; ASF, 2018).

Figure 3.2. Artefacts and fragments of reddened soil found in the study area: a. Pottery sherds found between 0 and 20 cm depth in the control sites; b. From top to bottom, the first three lines represent fragments of reddened soil, the last two lines represent lumps of soil associated with charcoal, found between 20 and 40 cm and 30–40 cm depth respectively in sites with *C. gabunensis*.

Figure 3.3. a. Diameter distribution of *Cylicodiscus gabunensis* stems obtained from the inventory of the study site and fitted with a curve for mode determination: (i) the x-axis shows 7 diameter classes ([40–60[, [60–80[, ..., [160–180[cm), (ii) the y-axis represents the probabilities of the normal distribution for each diameter class; b. Distribution of *C. gabunensis* stem numbers by diameter class in the DynAfFor plot. Diameter class (1 = 10 to 19.9 cm; 2 = 20 to 29.9 cm; ...; 17 = 170 to 179.9 cm).

Figure 3.4. Representation in the first factorial plane of the principal component analysis carried out on the environmental variables of the sites with (in green) and without (in orange) *C. gabunensis*. a. The correlation circle resulting from the PCA on quantitative variables with coefficients of charcoal added as supplementary variable (in blue). b. Score projections are colored according to areas with and without *C. gabunensis*. Confidence ellipses describing the differentiation pattern of

the two zones. See Appendix 1 for the meaning of the codes of the explanatory variables.

Figure 3.5. Graphical representation of the separation of sites with and without *C. gabunensis*. The x-axis represents the discriminant axis (LD1), and the y-axis represents the scores of the sample sites.

Figure 3.6. Timeline based on uncalibrated ages of the two recent periods of human expansion, adapted from, Vleminckx et al. (2014), Morin-Rivat et al. (2014), Biwolé et al. (2015a) and the tree ages of *C. gabunensis* (in red). Letters in brackets represent countries: C = Cameroon; RC = Republic of Congo and G = Gabon.

Chapitre 4 : Phénologie, parasitisme des graines et besoins en lumière de *Cylicodiscus gabunensis* Harms

Figure 4.1. Illustration du dispositif d'échantillonnage autour des semenciers suivant les huit directions cardinales (N, N-E, E, S-E, S, S-O, O et N-O).

Figure 4.2. Phénologie foliaire (débourrement et défeuillaison) de *C. gabunensis* ; et Phénologie reproductrice (floraison et fructification) de *C. gabunensis*. Les données climatiques (2017-2018) ont été extraites de la base de données WorldClim (Harris et al., 2014 ; Fick & Hijmans, 2017).

Figure 4.3. Régression logistique entre la probabilité de fructification des arbres et le diamètre. Le diamètre de fructification régulière est calculé en considérant une probabilité de 50 % et la probabilité de fructifier au diamètre minimum d'exploitabilité (70 cm au Gabon) est également illustrée.

Figure 4.4. Régression logistique entre la probabilité du parasitisme des graines et la distance aux arbres (tous semenciers confondus).

Figure 4.5. Catégories des graines de *C. gabunensis* et leurs parasites ; a) graines saines ; b, c, d) graines parasitées ; et e, f) parasites émergents des graines infestées de *C. gabunensis*.

Figure 4.6. Taux de croissance relatif du diamètre (RGR_d en mm/mm/an ; en noir) et de la hauteur (RGR_h en cm/cm/an ; en jaune) en fonction des sept niveaux d'éclairément testés.

Figure 4.7. Comparaison des variables mesurées entre zone exploitée et non exploitée. Les différences significatives (test non paramétrique de Wilcoxon) sont indiquées. Niveaux de signification (ns ; *P < 0,05 ; **P < 0,01 ; ***P < 0,001).

Figure 4.8. Plants de *C. gabunensis* dans une carrière réhabilitée © JL. Doucet.

Chapitre 5: Enrichment of Logging Gaps with High-Value Timber Species: How Far Fertilizer, Biochar and Mammal Predation Affect Performances of *Cylicodiscus gabunensis* Harms Seedlings

Figure 5.1. Location of the enrichment plantings in a logging concession in Gabon (black stars); FS: fertilizer study and WS: wildlife study. The background map corresponds to the tree cover (grey) (Hansen et al., 2013).

Figure 5.2. Diameter distribution of *C. gabunensis* stems (DBH > 20 cm) in the FMUs 2 and 3 (398,169 ha) managed by Precious Woods CEB logging company in

south-eastern Gabon; (i) the x-axis shows 14 central values of the diameter classes ([20–30], [30–40], ..., [150–160] cm), (ii) the y-axis represents the probabilities of the normal distribution for each diameter class.

Figure 5.3. Height growth trajectory related to the installation date (between 2018 and 2020) for each seedling of *C. gabunensis* in logging gaps according to treatment; (a) control seedlings, (b) seedlings with fertilizer and (c) seedlings with fertilizer and biochar (F and B). Number of monitored seedlings (ind) and total number of measurements (obs) are given for each treatment. The discontinuous height trajectory for several seedlings is due to stem break events.

Figure 5.4. Kaplan–Meier estimates survival over time of *C. gabunensis* seedlings with their 95% confidence limits, as a function of treatment in logging gaps. (a) *C. gabunensis* seedlings with fertilizer vs. control *C. gabunensis* seedlings; and (b) *C. gabunensis* seedlings with fertilizer and charcoal vs. control *C. gabunensis* seedlings.

Figure 5.5. Distribution of behaviour for each species of interest.

Figure 5.6. Consumers of *C. gabunensis* seedlings in plantations; (a–e): *L. cyclotis*; (f): *G. gorilla*.

Chapitre 6 : Discussion générale et perspectives

Figure 6.1. Cycle de développement de *Cylicodiscus gabunensis*.

Figure 6.2. Répartition des proportions de graines saines (en vert) en fonction de la distance aux semenciers.

Figure 6.3. Graphique de la valence écologique (Ternjej and Mihaljevic, 2017).

Figure 6.4. Physionomie des forêts denses humides sempervirentes (A) et semi-décidues (B) (Letouzey, 1982b).

Figure 6.5. Plants de *C. gabunensis* dans une carrière réhabilitée © JL. Doucet.

Chapitre 1 : Introduction générale

Tableau 1.1. Principales familles et taxons représentatifs dans les forêts d'Afrique centrale d'après Réjou-Méchain et al. (2021).

Tableau 1.2. Liste des dix essences plus commercialisées (production en grume) en 2017-2018 dans le bassin du Congo selon Eba'a Atyi et al. (2022). Les informations écologiques en forêt mature ont été tirées de Doucet (2003), Meunier et al. (2015) et de Loubota Panzou et al. (2023). Les structures des populations de la plupart des espèces proviennent d'inventaires forestiers couvrant environ 22 millions d'hectares.

Chapitre 2 : *Cylicodiscus gabunensis* Harms : une espèce prisée dans le commerce international (synthèse bibliographique)

Tableau 2.1. Densités des populations de *Cylicodiscus gabunensis* en forêt tropicale (dhp \geq 20 cm) - Population densities of *Cylicodiscus gabunensis* in tropical forests (dbh \geq 20 cm).

Tableau 2.2. Synthèse des données d'accroissement diamétrique annuel moyen (AAM) de *Cylicodiscus gabunensis* et caractéristiques des sites d'observation (coordonnées, climat selon Köppen, température et précipitations moyennes) — Annual diameter increment for *Cylicodiscus gabunensis* and characteristics of the observation sites (coordinates, climate according to Köppen, temperature and average precipitation), www.climate-data.org

Tableau 2.3. Caractéristiques technologiques et classes d'emploi du bois de *Cylicodiscus gabunensis*-*Technological features and work properties of Cylicodiscus gabunensis wood.*

Tableau 2.4. Principales utilisations traditionnelles de *Cylicodiscus gabunensis* en Afrique -*Main traditional uses of Cylicodiscus gabunensis in Africa.*

Chapitre 3: New evidence on the role of past human activities and edaphic factors on the fine-scale distribution of an important timber species: *Cylicodiscus gabunensis* Harms

Table 3.1. Summary of charcoal mass (average \pm SD) as a function of vegetation (*C. gabunensis* vs control) and ANOVA test values after log transformation, as a function of depth in cm.

Table 3.2. Raw dates in BP years with BetaCal 3.21 calibration.

Table 3.3. Raw dates in BP years of *C. gabunensis* trees. The dates are ordered from the most recent to the oldest. C.g = number of studied *C. gabunensis*.

Chapitre 4 : Phénologie, parasitisme des graines et besoins en lumière de *Cylicodiscus gabunensis* Harms

Tableau 4.1. Répartition des effectifs des arbres suivis par classe de diamètre allant de 4= [40-50[, 5= [50-60[, ..., 16= [160-170[et 17= [170-180[cm, avant et après exploitation.

Tableau 4.2. Etat des graines selon les semenciers ; Nb : nombre.

Tableau 4.3. ANOVA à une voie, suivie du test de Tukey sur les variables mesurées sur les plantules de *C. gabunensis*. Les moyennes (\pm écart-type) du taux de croissance (RGR du diamètre et de la hauteur), de la biomasse (TDM) et de l'allocation de la biomasse aux feuilles (LMR), aux tiges (SMR) et aux racines (RMR), ainsi que les traits morphologiques (LMC, LDMC, SRL, nombre de branches, de feuilles et de folioles) sont indiqués pour les sept niveaux d'éclaircissements relatifs testés. Pour chaque niveau d'éclaircissement, les lettres à côté de la valeur de chaque variable indiquent les moyennes non significatives (mêmes lettres) ou significativement différentes (lettres différentes). Nb : nombre.

Tableau 4.4. Données quantitatives de la régénération de *C. gabunensis* entre zone non exploitée et zone exploitée.

Chapitre 5: Enrichment of Logging Gaps with High-Value Timber Species: How Far Fertilizer, Biochar and Mammal Predation Affect Performances of *Cylicodiscus gabunensis* Harms Seedlings

Table 5.1. List of detected species involved in seedling consumption with: the number of detections, number of visits (average \pm SD) and duration of consumption on the visits (average \pm SD) within the plantations.

Chapitre 1

Introduction générale



Cime d'okan

1.1. Des forêts africaines impactées par des activités humaines ancestrales

Les forêts tropicales prospèrent dans une vaste ceinture située de part et d'autre de l'équateur, entre le tropique du Cancer, situé à 23,45°N, et le tropique du Capricorne, situé à 23,45°S. Ces forêts sont essentiellement présentes dans trois régions : le bassin Amazonien en Amérique du Sud, le bassin du Congo en Afrique et dans les îles du Sud-Est Asiatique (Figure 1.1 ; Allaby, 2006). Elles constituent des écosystèmes inestimables en termes de biodiversité (Gibson et al., 2011) et jouent un rôle crucial en fournissant divers biens et services écosystémiques (services d'approvisionnement, de régulation et culturels) (Nlom, 2011; Egoh et al., 2012; Igu and Marchant, 2017; Lhoest et al., 2019). Ces forêts sont néanmoins menacées par les changements globaux actuels (Swift et al., 1998; Tittensor et al., 2014; Habibullah et al., 2022).

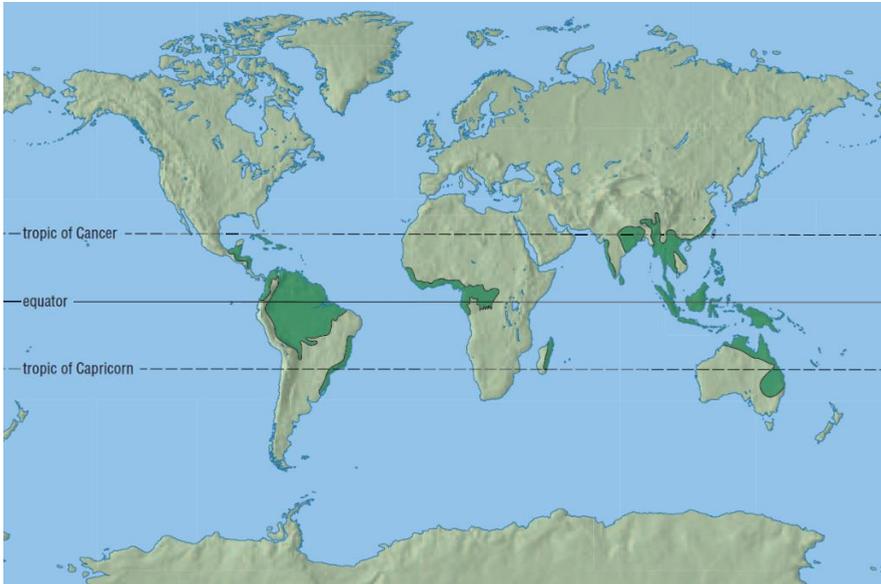


Figure 1.1. Distribution des forêts tropicales du monde (en vert foncé) d'après Allaby (2006).

Les forêts denses humides tropicales d'Afrique centrale couvrent plus de 180 millions d'hectares et forment le second massif tropical continu après l'Amazonie (Eba'a Atyi et al., 2022; FRMi, 2018). Elles sont concentrées dans le centre d'endémisme Guinéo-Congolais, lequel est reparti en deux grands massifs forestiers séparés par une zone plus sèche dénommée « Dahomey Gap » (White, 1986; Droissart et al., 2018) (Figure 1.2). Ces massifs forestiers renferment la biodiversité la plus riche du continent, avec plus de 10.000 espèces végétales (Droissart et al.,

2018) et des espèces animales emblématiques comme l'éléphant de forêt (*Loxodonta cyclotis*), le gorille (*Gorilla gorilla gorilla*) ou le chimpanzé (*Pan troglodytes*) (Kingdon, 2015).

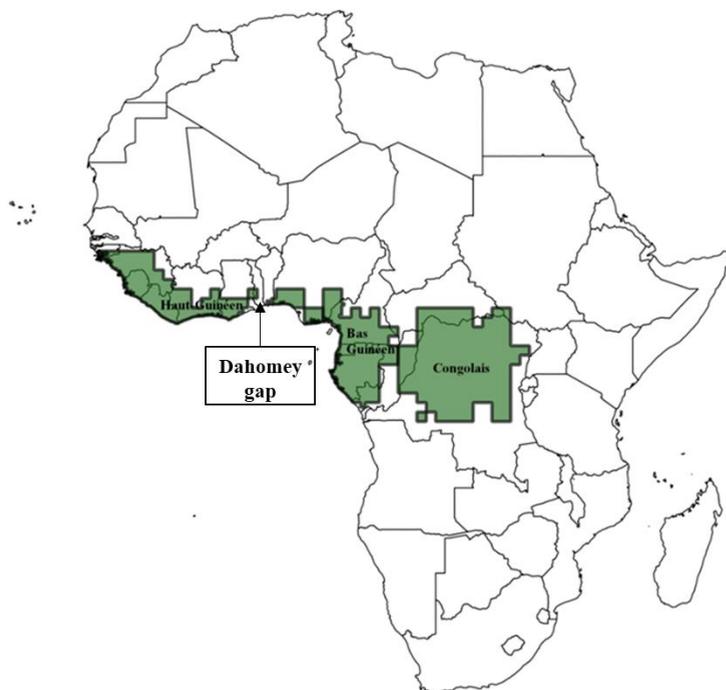


Figure 1.2. Carte de la répartition des forêts tropicales humides du centre d'endémisme Guinéo-Congolais (en vert) adaptée de Droissart et al. (2018).

Pendant des décennies, les forêts denses humides tropicales d'Afrique centrale ont fait l'objet d'études visant à établir leur typologie à partir des connaissances empiriques des botanistes (Aubréville, 1957; Letouzey, 1968; White, 1986). Plus récemment, en décrivant les compositions floristiques et fonctionnelles des forêts, sur base d'inventaires forestiers couvrant plus 90.000 ha, Réjou-Méchain et al. (2021) ont mis en évidence dix grands types forestiers en Afrique centrale (Figure 1.3 ; Tableau 1.1). La composition et la répartition de ces types forestiers sont liées aux climats, aux types de sols et aux gradients anthropiques (Réjou-Méchain et al., 2021).

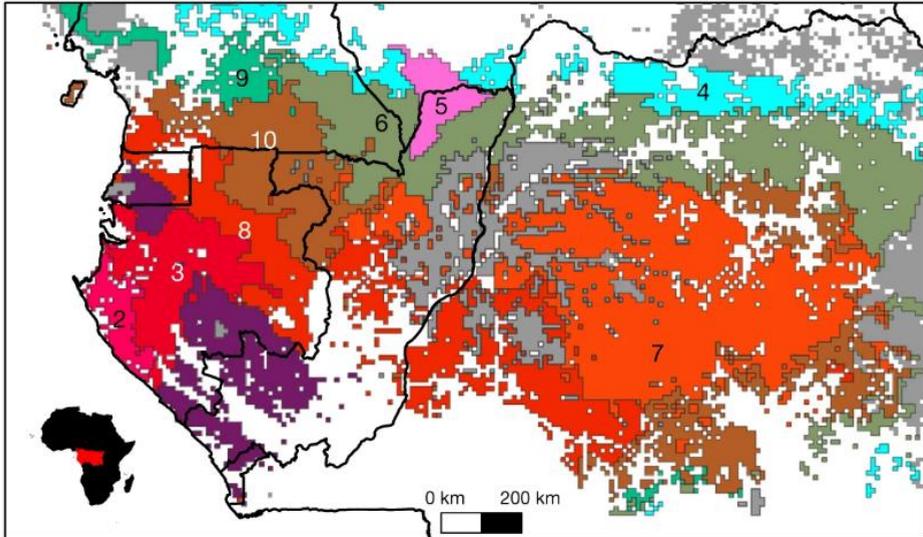


Figure 1.3. Principaux types de forêts en Afrique centrale sur la base de leur composition fonctionnelle selon Réjou-Méchain et al. (2021). Noms des types de forêts : (1) sempervirente des hauts plateaux atlantiques, (2) sempervirente côtière atlantique (3) sempervirente intérieure atlantique, (4) semi-décidue marginale, (5) sempervirente ou semi-décidue sur grès, (6) semi-décidue, (7) sempervirente centrale, (8) sempervirente mixte, (9) semi-décidue dégradée, (10) transition semi-décidue-sempervirente. Les frontières des pays sont représentées en noir et les forêts en dehors du domaine de calibration sont en gris (adapté de Réjou-Méchain et al., 2021).

Tableau 1.1. Principales familles et taxons représentatifs dans les forêts d'Afrique centrale d'après Réjou-Méchain et al. (2021).

Type de forêt	Principales familles	Taxons représentatifs
(1) sempervirente des hauts plateaux atlantiques	Fabaceae (19%), Burseraceae (17%), Myristicaceae (13%)	<i>Anisophyllea</i> spp., <i>Baillonella toxisperma</i> , <i>Aucounea klaineana</i> , <i>Bobgunnia fistuloides</i> , <i>Testulea gabonensis</i>
(2) sempervirente côtière atlantique	Fabaceae (27%), Burseraceae (17%), Myristicaceae (15%)	<i>Anthotema aubryanum</i> , <i>Scytopetalum klaineianum</i> , <i>Calpocalyx</i> spp., <i>Coula edulis</i> , <i>Tetraberlinia bifoliolata</i>
(3) sempervirente intérieure atlantique	Fabaceae (27%), Burseraceae (15%), Myristicaceae (14%)	<i>Calpocalyx</i> spp., <i>Letestua durissima</i> , <i>Eurypetalum</i> spp., <i>Coula edulis</i> , <i>Tetraberlinia bifoliolata</i>
(4) semi-décidue marginale	Malvaceae (16%), Fabaceae (13%), Cannabaceae (11%)	<i>Aubrevillea kerstingii</i> , <i>Holoptelea grandis</i> , <i>Mansonia altissima</i> , <i>Trilepisium madagascariense</i> , <i>Morus mesozygia</i>
(5) sempervirente ou semi-décidue sur grès	Fabaceae (15%), Sapotaceae (15%), Annonaceae (9%)	<i>Manikara</i> spp., <i>Oldfieldia africana</i> , <i>Balanites wilsoniana</i> , <i>Autranella congolensis</i> , <i>Synsepalum</i> spp.
(6) semi-décidue	Fabaceae (20%), Annonaceae (10%), Malvaceae (8%)	<i>Pericopsis elata</i> , <i>Fernandoa adolfi friderici</i> , <i>Dasyalepis seretii</i> , <i>Desplatsia</i> spp., <i>Entandrophragma cylindricum</i>
(7) sempervirente centrale	Fabaceae (33%), Annonaceae (9%), Olacaceae (9%)	<i>Mellettia</i> spp., <i>Brachystegia</i> spp., <i>Ochna</i> spp., <i>Gilbertiodendron dewevrei</i> , <i>Rothmannia</i> spp.
(8) sempervirente mixte	Fabaceae (30%), Olacaceae (10%), Myristicaceae (8%)	<i>Diogoia zenkeri</i> , <i>Elaeis guineensis</i> , <i>Cryptosepalum</i> spp., <i>Bikinia</i> spp., <i>Ochthocosmus</i> spp.
(9) semi-décidue dégradée	Fabaceae (14%), Cannabaceae (13%), Urticaceae (8%)	<i>Pseudospondias</i> spp., <i>Musanga cecropioides</i> , <i>Pterygota</i> spp., <i>Ricinodendron heudelotii</i> , <i>Azelia</i> spp.
(10) transition semi-décidue-sempervirente	Fabaceae (22%), Annonaceae (10%), Olacaceae (8%)	<i>Uapaca</i> spp., <i>Musanga cecropioides</i> , <i>Annickia</i> spp., <i>Croton</i> spp., <i>Pseudospondias</i> spp.

Ces forêts denses humides n'ont pas toujours affiché l'envergure et la composition qu'on leur connaît aujourd'hui. Il est notamment bien démontré que des fluctuations climatiques passées ont fortement façonné la distribution et la composition actuelles de ces forêts, depuis le Miocène jusqu'à l'Holocène (Maley, 1996, 2001; Malhi & Wright, 2004; Jacobs, 2004; Anhof et al., 2006; Bush et al., 2007; Maley et al., 2018). D'une part, des phases glaciaires périodiques s'étalant sur des milliers

d'années ont provoqué des régressions forestières et favorisé l'expansion de flores montagnardes et savaniques supportant des conditions moins chaudes et moins humides. D'autre part, les phases interglaciaires, plus chaudes et plus humides, auraient permis à nouveau le déploiement de la flore arboricole typique des forêts denses humides. Ainsi, à l'échelle de l'écosystème, ces successions de régression et d'expansion ont affecté la distribution et l'abondance relatives des populations des différentes espèces d'arbres des forêts denses humides tropicales.

Par ailleurs, à des échelles locales ou régionales, des travaux récents démontrent que le climat n'est pas le seul moteur des patrons de distribution, d'abondance et de structure des populations d'arbres du centre Guinéo-Congolais. L'Homme, par ses activités a aussi fortement influencé ces patrons (Tovar et al., 2014; Morin-Rivat et al., 2017). Pour bien comprendre ce phénomène, il importe de revenir sur les mouvements migratoires initiaux des populations humaines en Afrique centrale. Des artefacts lithiques dans le centre du Gabon datant de plus de 650.000 ans attestent déjà de la présence d'hominidés (Braucher et al., 2022). Vers 200.000 ans BP, au gré des déplacements des populations humaines partant des forêts africaines jusqu'aux forêts d'Amérique latine (Figure 1.4), les forêts ont été modelées par l'homme qui a su rapidement s'y adapter, notamment, par la maîtrise du feu pour sa subsistance (Scerri et al., 2022; Bush et al., 2022; Nascimento et al., 2022). On peut toutefois supposer que l'empreinte de l'homme sur la forêt dense était mineure jusqu'à l'apparition de l'agriculture, vers 9.000-10.000 ans avant JC, vers la fin du dernier âge de glace. C'est ce qui est nommé la « révolution néolithique » (Tauger, 2020). En effet, ce n'est qu'avec l'avènement de l'agriculture, au tout début de l'Holocène (époque géologique s'étalant sur les 10.000-12.000 dernières années) qu'on peut supposer que les humains ont significativement altéré, localement, le cours naturel de l'évolution des biomes terrestres.

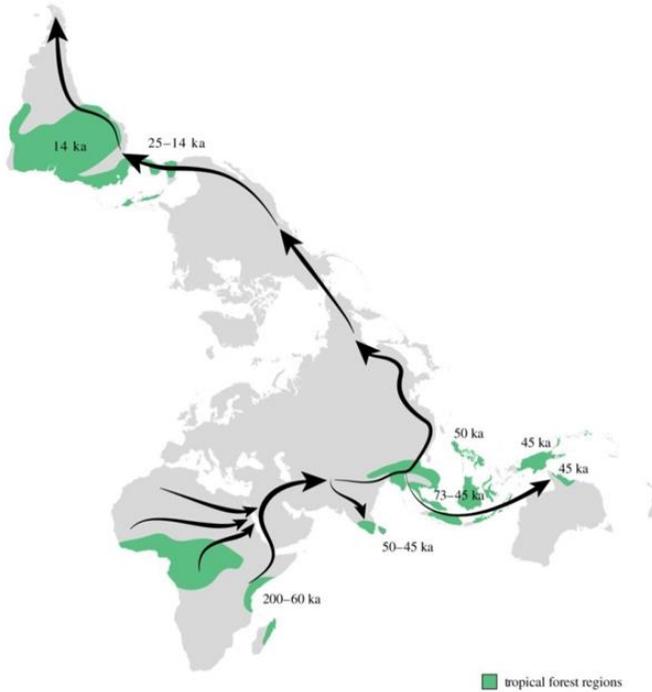


Figure 1.4. Carte des dispersions humaines du Pléistocène tardif montrant les dates d'arrivée les plus précoces suggérées dans les forêts tropicales au monde. L'ombrage vert montre une approximation de la répartition actuelle des forêts tropicales (Scerri et al., 2022).

Plus particulièrement en Afrique centrale, les migrations et variations démographiques humaines auraient impacté progressivement les forêts au cours de l'Holocène récent par des activités spécifiques qui ont évolué au cours du temps (Figure 1.5). En effet, vers 3.500 ans BP, les premières formes rudimentaires d'agriculture sur brûlis sont apparues dans le bassin du Congo suite à l'arrivée des populations des régions du nord du Sahel. À l'âge du fer ancien, il y a environ 2.500 ans BP, ces impacts ont été probablement accentués par l'arrivée des populations Bantous venant du Nigéria et du Cameroun, qui pratiquaient l'agriculture sur brûlis et la fonte du fer, laquelle nécessitait des quantités importantes de charbon de bois. Cette période aurait atteint son apogée vers 1.900 ans BP. On suppose ensuite une phase de forte réduction de la population humaine dans le bassin du Congo, probablement du fait de maladies épidémiques entre 1.600 et 1.000 ans BP (Oslisly et al., 2013a; Bostoen et al., 2015). Vers 500 ans BP, une explosion démographique des populations Bantous des forêts d'Afrique centrale serait à nouveau survenue. Cette toute dernière phase d'abondance humaine semble avoir joué un rôle non négligeable sur la structure et la composition actuelle de forêts d'Afrique centrale (Morin-Rivat et al., 2014). En effet, de récentes études documentent l'établissement des populations de grands arbres, majoritairement héliophiles, pendant cette période de forte activité agricole. L'hypothèse généralement émise est que les

mégaphanéophytes héliophiles concernés n'ont pu s'établir qu'à la faveur de perturbations de la voûte forestière, perturbations liées à la pratique de l'agriculture itinérante sur brûlis, à la présence d'anciens villages et aux incendies de forêt (Fay, 1997; White and Oates, 1999; Oslisly and White, 2003; van Gernerden et al., 2003; Gillet and Doucet, 2013; Vleminckx et al., 2014). En effet, l'agriculture itinérante sur brûlis est mise en œuvre par l'abattage et le brûlis de pans forestiers, lesquels sont laissés à l'abandon ou en jachère après quelques années lorsqu'ils s'avèrent moins productifs (par raréfaction des nutriments). Le cultivateur détruit à nouveau une nouvelle parcelle forestière qui sera délaissée pour une durée variable, au bout de quelques années de culture. Cette répétition d'ouvertures de la canopée est une opportunité pour les taxons héliophiles, ayant besoin de lumière pour leur régénération et leur développement. Ces taxons sont en effet bien plus rares dans les contrées forestières non perturbées. Cette pratique agricole aurait néanmoins régressé au cours de la période coloniale du XIX^{ème} siècle avec la création d'axes routiers par les puissances colonisatrices et la sédentarisation des populations le long de ces routes (Doucet, 2003 ; Morin-Rivat et al., 2017). Aujourd'hui, la plupart de ces populations d'arbres héliophiles sont vieillissantes et souffrent d'un déficit marqué de régénération naturelle dans les forêts intactes (Doucet, 2003; Kouadio, 2009).



Figure 1.5. Représentation des itinéraires empruntés par les populations humaines lors de la colonisation de l'Afrique centrale entre 4.000 et 2.000 ans BP. L'expansion a été marquée par deux mouvements migratoires : l'un en provenance de l'ouest (représenté en brun) et l'autre en provenance de l'est (représenté en rouge) (Vandeweghe, 2004).

1.2. L'exploitation forestière : un impact anthropique récent

Ces forêts, jadis occupées par l'Homme font aujourd'hui l'objet de nombreuses et nouvelles formes de gestion. Désormais, et à des échelles de temps plus réduites, de l'ordre de décennies, l'humain a pris une place extrêmement importante dans l'évolution des forêts denses tropicales. Environ 28 millions d'hectares de forêts denses humides d'Afrique centrale sont classées en aire protégée (14 %), et près de 54 millions (27 %) sont destinées aux forêts de production industrielle de bois d'œuvre sous forme de concessions forestières (Vancutsem et al., 2020; Eba'a Atyi et al., 2022). En effet, l'industrie forestière est devenue un moteur économique pour les pays de cette région (Ruiz Pérez et al., 2005; De Wasseige et al., 2014; Eba'a Atyi et al., 2022). L'exploitation forestière légale n'est toutefois pas anarchique. Suite à la conférence des Nations Unies sur l'environnement et le développement de Rio (1992), les pays d'Afrique centrale ont adopté de nouvelles législations visant à gérer durablement leurs forêts tout en tenant compte des aspects sociaux (Nasi et al., 2012). En théorie, la gestion durable vise à assurer la pérennité des ressources forestières, en évitant de trop affecter le capital forestier et en ne prélevant que la productivité. Ainsi, les législations forestières progressivement mises en place au début des années 2000 prévoient notamment l'obligation pour chaque concessionnaire de réaliser un plan d'aménagement, pour assurer une exploitation pérenne des taxons exploités tout en maintenant les fonctions écologiques et sociales des forêts (Nasi et al., 2012). Aujourd'hui, près de 60 % des concessions forestières d'Afrique centrale sont dotées d'un plan d'aménagement (FRMi, 2018). Au cours des dernières décennies, les modalités d'extraction du bois d'œuvre ont aussi été améliorées par la mise en place de nouvelles techniques d'exploitation reprises sous le sigle RIL (Reduced Impact Logging) visant à réduire les impacts environnementaux liés aux activités d'extraction des grumes (Putz et al., 2008). L'exploitation à impact réduit est devenue une composante essentielle des certifications FSC (Forest Stewardship Council) et PEFC (Programme for the Endorsement of Forest Certification) pour la gestion durable des forêts. Aujourd'hui, les concessions forestières certifiées couvrent plus de 10 millions d'hectares (19 %) en Afrique centrale (Eba'a Atyi et al., 2022).

Cependant, l'exploitation forestière est cantonnée à quelques espèces (Doucet and Kouadio, 2007; Eba'a Atyi et al., 2022). Par exemple, six espèces représentent 87 % de la production : *Aucoumea klainiana* Pierre, *Entandrophragma cylindricum* (Sprague) Sprague, *Triplochiton scleroxylon* K. Schum., *Erythrophleum suaveolens* Brenan, *Lophira alata* Banks ex C.F.Gaertn., et *Cylicodiscus gabunensis* Harms (FRMi, 2018). Plusieurs de ces espèces d'arbres dominant la canopée, sont héliophiles, anémochores et sont caractérisées par un déficit de régénération naturelle (Tableau 1.2 ; Doucet, 2003 ; Morin-Rivat et al., 2017). En plus de partager des certains traits communs, ces populations d'arbres qui se seraient probablement établies à la suite des activités humaines passées (van Gemerden et al., 2003; Biwolé

et al., 2015a; Morin-Rivat et al., 2017) sont aujourd'hui confrontées d'un côté, et en dépit des normes de gestion durable, à des pratiques d'exploitation qui réduisent graduellement les stocks de tiges de grand diamètre, fractions constituant souvent les meilleurs semenciers (DYNAFAC, 2021). D'un autre côté, en créant des ouvertures dans la canopée, l'extraction du bois d'œuvre pourrait constituer un espoir pour la régénération de ces espèces à tendance héliophile. Malheureusement, les ouvertures naturelles et artificielles ne semblent pas d'ampleur suffisante pour permettre la régénération de la majorité. En effet, il a été observé que les ouvertures résultant des défriches agricoles effectuées par les familles d'essarteurs traditionnels couvraient des surfaces d'environ 0,5 à 0,81 hectare (Carrière, 2003; Gillet, 2013), alors que celles générées par un chablis naturel ou artificiel seraient d'une superficie de 0,01 à 0,05 hectare (Kuznetsov and Filatova, 2008). En outre, Doucet (2003) signale que : « [...] *en aucun cas, les chablis artificiels ne peuvent fournir les conditions idéales de régénération pour ce groupe d'espèces* ». Ceci semble plus particulièrement vrai à la suite de la mise en œuvre de techniques « RIL » qui limitent davantage l'ouverture de la canopée. Biraud (1959) souligne, à titre d'exemple que la taille minimale nécessaire pour une trouée afin de permettre la régénération de *A. klaineana* est d'au moins 0,25 hectare. L'absence actuelle de ces perturbations, autrefois réparties dans l'espace et dans le temps, pourrait probablement expliquer le manque de régénération observé localement.

En outre, malgré l'existence des outils de gestion des forêts, et bien que l'exploitation soit extrêmement sélective (Ruiz Pérez et al., 2005), avec en moyenne 0,5 à 2 arbres extraits par hectare (Durrieu De Madron et al., 2000), certaines espèces exploitées pour leur bois se raréfient (Kalema and Kasenene, 2007), tandis que la productions d'autres espèces diminue progressivement au cours des cycles de rotation (Gourlet-Fleury et al., 2013). C'est particulièrement le cas pour les espèces dont les structures de populations sont d'allure gaussienne, caractérisées par une accumulation des arbres de gros diamètre et une faible présence de jeunes tiges (individus dans les classes de faible diamètre) (Doucet, 2003; Kouadio, 2009; Engone Obiang et al., 2011; Bourland et al., 2015). Si les besoins en lumière de ces espèces pourraient être indexés pour expliquer ce vieillissement, les chercheurs s'accordent à reconnaître que les causes sont plus complexes et concernent divers mécanismes liés à la reproduction et à la régénération (Tosso et al., 2018). Les moteurs de la dynamique varient selon les espèces arborées, en fonction de multiples facteurs abiotiques et biotiques (Baldeck et al., 2013; Haq et al., 2019; Ma et al., 2023; Tadese et al., 2023; Vleminckx et al., 2023).

Tableau 1.2. Liste des dix essences plus commercialisées (production en grumes) en 2017-2018 dans le bassin du Congo selon Eba'a Atyi et al. (2022). Les informations écologiques en forêt mature ont été tirées de Doucet (2003), Meunier et al. (2015) et de Loubota Panzou et al. (2023). Les structures des populations de la plupart des espèces proviennent d'inventaires forestiers couvrant environ 22 millions d'hectares.

Nom scientifique	Famille	Diaspores	Structure des populations	Proportion en grumes	Tempérament supposé
<i>Aucoumea klaineana</i>	Burseraceae	Ptérochore	Exponentielle décroissante	24, 3%	Héliophile stricte
<i>Cylicodiscus gabunensis</i>	Fabaceae	Ptérochore	Courbe en cloche	3,3%	
<i>Triplochiton scleroxylon</i>	Malvaceae	Ptérochore	Courbe en cloche	0,9%	
<i>Lophira alata</i>	Ochnaceae	Ptérochore	Exponentielle décroissante	3%	Héliophile modérée
<i>Erythrophleum suaveolens</i>	Fabaceae	Ballochore	Exponentielle décroissante	5,4%	
<i>Piptadeniastrum africanum</i>	Fabaceae	Ptérochore	Courbe en cloche	1%	
<i>Entandrophragma cylindricum</i>	Meliaceae	Ptérochore	Exponentielle décroissante	10,1%	Semi-héliophile
<i>Pterocarpus soyauxii</i>	Fabaceae	Ptérochore	Exponentielle décroissante	1,5%	
<i>Julbernardia pellegriniana</i>	Fabaceae	Ballochore	Exponentielle décroissante	2,4%	
<i>Entandrophragma candollei</i>	Meliaceae	Ptérochore	Exponentielle décroissante	0,8%	

1.3. Le rôle des sols sur la composition floristique des forêts denses humides africaines

Wisniewski et al. (2013) mentionnent que: « *Predicting which species will occur together in the future, and where, remains one of the greatest challenges in ecology, and requires a sound understanding of how the abiotic and biotic environments interact with dispersal processes and history across scales* ». Dans cette nébuleuse d'interactions, les sols jouent un rôle majeur dans la distribution, l'abondance et la dynamique des espèces d'arbres aux échelons locaux et régionaux (Cardoso et al., 2012; Fayolle et al., 2012; Veenendaal et al., 1996).

Les sols d'Afrique centrale sont généralement de type Ferralsols (Jones et al., 2013). Souvent pauvres et acides, ils proviennent de l'altération, sous un climat chaud et humide, des roches très anciennes (Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO), 2006; Jones et al., 2013). De couleur jaune ou rouge, ces sols dérivent de roches métamorphiques et volcaniques anciennes (Carrière, 2003) et sont riches en oxydes de fer et d'aluminium (Carrière, 2003; Jones et al., 2013). Les sols ferrallitiques jaunes indiquent une prédominance de la goéthite parmi les oxydes de fer, tandis que les sols ferrallitiques rouges sont associés à l'hématite (Freycon, 2015). En outre, ils présentent une faible capacité d'échange cationique, et des faibles teneurs en matières organiques et en nutriments. Cela s'explique par le climat chaud et humide de la région qui favorise une décomposition rapide de la matière végétale, empêchant ainsi leur accumulation sous forme d'humus dans le sol (Jones et al., 2013 ; Freycon, 2015). Les sols ferrallitiques sont le plus souvent profonds, argileux, meubles, avec une bonne porosité et un bon drainage. Toutefois, leur réserve en eau est limitée (moins de 100 mm pour 1 m de sol). Les éléments hautement solubles tels que le calcium, le magnésium, le potassium, le sodium, etc., se trouvent en quantité limitée sous forme de cations échangeables. Le phosphore se trouve dans des proportions minimales et est peu disponible pour les plantes (Jones et al., 2013 ; Freycon, 2015).

Les propriétés édaphiques (fertilité, texture, etc.) sont structurées dans l'espace et régissent parfois la distribution d'espèces végétales (Hall and Swaine, 1976; van Breugel et al., 2019; Libalah et al., 2020; Guevara Andino et al., 2021; Bañares-de-Dios et al., 2022). La variation spatiale de la concentration en phosphore du sol et la toxicité de l'aluminium, seraient parmi les principales propriétés édaphiques pouvant affecter la composition floristique des forêts tropicales, suivie par le drainage, la porosité, la disponibilité des cations basiques essentiels (principalement K, Ca et Mg) et de l'azote (Sollins, 1998; Vleminckx, 2015). Le rôle majeur du phosphore a particulièrement été mis en évidence dans les forêts camerounaises. Il existerait une relation entre la variation de la composition floristique et un gradient de concentration en phosphore du sol (Gartlan et al., 1986; Newbery et al., 1986). Dans certains cas, la texture du sol peut avoir un rôle prépondérant sur la répartition spatiale des arbres (Davies et al., 1998; Réjou-Méchain et al., 2008; Vleminckx et al., 2015), en particulier au cours des premiers stades de la succession forestière

(Réjou-Méchain et al., 2014). Par exemple, Newbery et al. (1986) ont identifié, dans une forêt camerounaise, des espèces associées aux sols sablonneux et d'autres aux sols argileux. Vleminckx et al. (2015) ont montré également, en République Démocratique du Congo, que plusieurs espèces d'arbres étaient liées à des sols sableux ou argileux. *Scorodophloeus zenkeri* était notamment très abondant sur des sols sableux mais presque absent sur des sols argileux.

1.4. Influence de la lumière dans les écosystèmes forestiers tropicaux

“The diversity of reproductive strategies observed among trees reflects physical, competitive, and coevolutionary interactions among plants and their biotic and abiotic environments at each of these life history stages” (Ghazoul, 2004). Si le rôle du sol est avéré dans la dynamique de population des espèces d'arbres, il est toutefois en interaction étroite avec de nombreux autres facteurs pour déterminer le succès reproducteur et l'intensité de régénération des arbres. Parmi les autres facteurs abiotiques, la lumière influence l'établissement et la croissance des espèces d'arbres (Dupuy, 1998; Agyeman et al., 1999). Si les besoins en lumière lors de la germination des graines peuvent être faibles pour de nombreuses espèces, ils deviennent prépondérants dès le stade d'apparition des cotylédons, ne serait-ce que pour la réalisation de la photosynthèse si cruciale pour la grande majorité des végétaux supérieurs (Rebetez et al., 2004). La quantité de lumière disponible à la surface du sol exhibe un patron bien moins linéaire qu'on ne pourrait l'imaginer (Figure 1.6). À l'échelle des espèces, et bien qu'on puisse catégoriser les taxons selon leurs tendances (héliophiles, sciaphiles et intermédiaires), les variations ontogéniques et les spécificités de chaque taxon complexifient la caractérisation des besoins. Quelques rares études, telles que celle conduite par Agyeman et al. (1999) permettent de mieux cerner les réactions des espèces commerciales à la lumière. Toutefois, le nombre d'espèces étudiées demeure réduit alors qu'une compréhension fine des besoins en lumière est indispensable à l'optimisation des techniques sylvicoles.

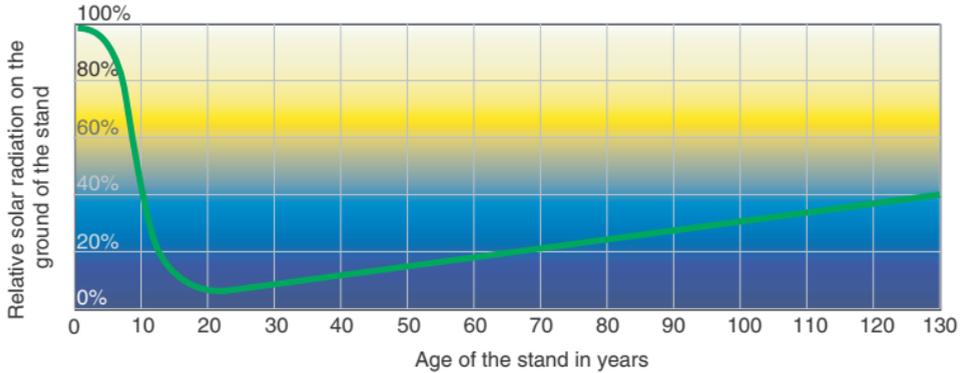


Figure 1.6. Relation entre l'âge des formations forestières et la fraction de lumière solaire mesurée à la surface du sol. Cette fraction est maximale au tout début de la sylvigénèse, puis décroît fortement et rapidement avant de croître à nouveau lentement au fil de la maturité du peuplement (Rebetez et al., 2004).

Oldeman and van Dijk (1991) définissent le tempérament comme l'ensemble des réponses de croissance et de développement observées chez une plante tout au long de son cycle de vie, en fonction des conditions environnementales spécifiques dans lesquelles elle évolue. La lumière étant d'une importance primordiale pour les végétaux (Jolyet, 1916 ; Markesteijn & Poorter, 2009), plusieurs études se sont penchées sur la caractérisation du tempérament des essences tropicales, révélant ainsi un regroupement en deux catégories distinctes, en fonction de leurs exigences vis-à-vis de la lumière : (i) les espèces héliophiles, demandeuses en lumière et (ii) les espèces sciaphiles, tolérantes à l'ombrage (Oberbauer and Donnelly, 1986; Pascal, 1986; Swaine and Whitmore, 1988; Whitmore, 1989; Brown and Whitmore, 1992). Les espèces héliophiles ont généralement tendance à produire un grand nombre de diaspores qui sont largement dispersées, augmentant ainsi leurs chances de coloniser les zones ouvertes. De plus, ces espèces se caractérisent souvent par une croissance en hauteur rapide, ce qui leur permet de combler les espaces disponibles (Van Steenis, 1958). En revanche, les espèces tolérantes à l'ombrage sont connues pour produire moins de graines, mais de plus grande taille, qui renferment plus de réserves nutritives pour soutenir la germination et l'établissement dans des environnements à faible intensité lumineuse, et ont souvent une croissance lente (Alexandre, 1982; Whitmore, 1989). Selon leurs stratégies de survie et leur rôle dans la succession forestière, Van Steenis (1958) identifie deux catégories d'espèces d'arbres : les espèces stationnaires (ou "dryades") et les espèces temporaires (ou "nomades"). Les espèces nomades aussi appelées "cicatricielles" participent à la cicatrisation des forêts. Ainsi, il est observé : (i) des cicatricielles éphémères (espèces pionnières à courte durée de vie) parmi lesquelles figurent les espèces des genres *Macaranga*, *Bridelia*, *Anthocleista*, *Trema*, *Musanga*, etc. ; et (ii) les

cicatricielles durables, qui sont des espèces pionnières à longue durée de vie et qui nécessitent une exposition à la lumière pour leur germination et leur développement depuis leur jeune âge (Van Steenis, 1958). Plus tard, Doucet (2003) en s'appuyant sur les recherches menées par Oldeman and Van Dijk (1991), suggère globalement une classification des tempéraments en trois catégories, qui repose sur des plages de développement où chaque espèce atteindrait un stade optimal de croissance. Selon cette approche, les espèces peuvent être classées comme suit : (i) les espèces héliophiles strictes ou modérées, qui nécessitent une perturbation significative du couvert forestier pour leur régénération ; (ii) les espèces semi-héliophiles qui requièrent également une ouverture du couvert à un certain stade de leur développement ; et (iii) les espèces tolérant l'ombrage qui sont capables de croître dans les zones ombragées des forêts.

D'après les recherches menées par Rollet (1971) et par Forni (1997), il existerait un lien entre le tempérament d'une espèce et sa structure de population. Rollet (1971) a défini cette dernière comme étant la répartition du nombre de tiges d'une espèce en fonction de différentes classes de diamètre. Dans un peuplement forestier intact, la distribution diamétrique se présente généralement sous la forme d'un « J » inversé ou d'un déclin en forme de « L » (Rollet, 1971 ; Forni, 1997). Toutefois, à une échelle spécifique liée à chaque espèce, Rollet (1971) a proposé sept types de structures diamétriques :

- Les espèces présentes dans la catégorie de diamètre compris entre 10 et 19,9 cm : ce sont principalement celles qui se trouvent dans le sous-bois et ont une taille réduite ;
- Les espèces dont la distribution est plus ou moins en forme de cloche : ce sont généralement des espèces qui préfèrent la lumière et ont tendance à se regrouper ;
- Les espèces à structure erratique : ce sont espèces de lumière qui se caractérisent une répartition spatiale éparse ;
- Les espèces caractérisées par une structure en « L » fortement redressée et qui sont confinées au sous-étage de la canopée ;
- Les espèces présentant une structure approximative exponentielle ;
- Les espèces caractérisées par une structure décroissante linéaire ;
- Les espèces avec une structure en forme de « S » plus ou moins étirée, en demi-cloche ou avec une bosse.

Globalement, les espèces héliophiles ont donc des distributions en cloche ou erratique tandis que les espèces tolérant l'ombrage ont des structures décroissantes.

1.5. Les interactions biotiques en forêts tropicales

En raison de leurs caractères complexes et de la grande diversité biologique des forêts tropicales humides, les interactions biotiques dans les biomes africains et leur impact sur la dynamique des arbres restent également trop peu documentés. Parmi la multitude des facteurs biotiques, symbiotiques ou non, les interactions occasionnées par les ravageurs (insectes parasites et phytophages) peuvent jouer un rôle notable dans la reproduction des espèces d'arbres, en altérant des organes vitaux. Certains ravageurs peuvent bénéficier d'interactions antagonistes (compétition, parasitisme, prédation, amensalisme), neutres (commensalisme) ou positives (mutualisme) (Mille and Louppe, 2015). Plusieurs études ont déjà démontré des effets néfastes d'attaques d'insectes parasites sur les fruits et/ou les graines des populations d'arbres commerciaux d'Afrique centrale. Ces attaques peuvent conduire à une absence de germination de la graine si les larves d'insectes venaient à atteindre l'embryon (Mapaga et al., 2002; Palla and Louppe, 2002; Palla et al., 2002). Les herbivores peuvent également représenter une menace pour la survie des arbres en se nourrissant de leurs feuilles, de leurs tiges ou de leurs racines (Coley and Barone, 1996; Eichhorn et al., 2010; Norghauer and Newbery, 2014; Piironen et al., 2017). La compréhension de ces facteurs permettrait d'appréhender les modalités de régénération naturelle de ces espèces dans leur biotope afin d'optimiser leur succès reproducteur, mais aussi, de garantir leur conservation et la gestion durable des forêts tropicales, en particulier compte tenu des défis auxquels elles sont confrontées (changement globaux et perte de la biodiversité).

1.6. Une sylviculture nécessaire pour les espèces d'arbres exploités

Les premières plantations forestières d'envergure en Afrique centrale datent du début du XX^{ème} siècle (Marien et al., 2014). Leur usage dans le contexte actuel des changements globaux, de l'augmentation sans cesse grandissante de la population humaine, de la demande des bois tropicaux sur le marché international, des enjeux actuels sur le maintien de la biodiversité est de plus en plus nécessaire (Mille and Louppe, 2015). Classées en fonction de l'ouverture de la canopée (milieux ouverts, intermédiaires et fermés), de nombreuses techniques sylvicoles ont été développées (Dupuy, 1998; Daïnou et al., 2021). Elles répondent à un ou plusieurs objectifs : « (i) la production de bois ; (ii) la conservation in-situ de ressources ligneuses spéciales ou d'un habitat exploité ou menacé (plantations conservatoires) ; (iii) la production d'un produit forestier non ligneux (PFNL : fruit, graine, feuille, écorce, etc.) » (Daïnou et al., 2021).

Parmi les méthodes de plantations couramment utilisées, on retrouve : (i) la méthode des layons forestiers, qui consiste à ouvrir en forêt des layons parallèles régulièrement espacés de 20 à 25 mètres de large, et à y planter des arbres à intervalles réguliers d'environ trois mètres. Le défi majeur de cette méthode

demeure dans la nécessité de maintenir un niveau adéquat d'éclaircissement le long des allées de plantation. (ii) La méthode du sous-bois qui consiste à maintenir un certain ombrage pour les jeunes plants. Cela est assuré par la dévitalisation des grands arbres et par le maintien d'une partie du sous-bois entre les lignes de plantation. Les espacements en plantation varient de 2 m × 2 m à 10 m × 10 m. (iii) La méthode du recrû implique l'élimination complète de la couverture forestière dominante par dévitalisation ou abattage, suivie du recépage du sous-bois pour accompagner la croissance des arbres nouvellement plantés. La croissance des arbres s'effectue en plein découvert, avec un espacement qui équivaut à une densité de 300 à 400 tiges par hectare. (iv) Les parcs-forêt désignent un espace temporaire de stockage de grumes en forêt, utilisé pendant l'exploitation forestière et situé en bordure de route. Faisant environ 0,05 hectare dans le cadre de l'exploitation à faible impact, les parcs-forêt se distinguent par leur exposition modérée au soleil, un sol compact et une revégétalisation lente due à cette compaction. Ils peuvent être utilisés pour des plantations d'arbres, mais leur rareté limite leur utilité pour de grands reboisements. (v) Les trouées d'abattage, comme leur nom l'indique, résultent de l'abattage d'un arbre. En exploitation forestière à faible impact, elles couvrent en moyenne 0,03 hectare et se composent d'une zone dégagée où la grume a été retirée et d'une zone encombrée par le houppier de l'arbre abattu, avec la possibilité de planter uniquement dans la première. Leur taille varie selon l'espèce d'arbre abattue, l'ampleur de sa cime et l'intensité de la coupe. Les caractéristiques principales incluent une ouverture initiale modérée à faible de la canopée, un sol généralement peu compacté, et une dynamique de revégétalisation importante due à la germination des graines dans le sol, ce qui en fait un environnement plus adapté aux espèces semi-héliophiles ou celles à croissance initiale rapide (Dupuy, 1998; Daïnou et al., 2021).

En outre, les plantations peuvent être classées en deux catégories principales : les plantations pures (monospécifiques), où une seule espèce est cultivée sur le site, et les plantations en mélange (plurispécifiques), qui comprennent plusieurs espèces. Les plantations pures offrent l'avantage d'exiger moins de compétences techniques, car seules les méthodes de production en pépinière et de gestion de l'espèce cible sont nécessaires. De plus, si les plants sont de même âge (plantation équienne), l'exploitation finale est simplifiée et peut être réalisée en une seule opération. Cependant, cette uniformité expose ces plantations à un risque majeur : en cas d'attaque phytosanitaire, celle-ci peut se propager rapidement et causer d'importants dommages. En revanche, les plantations en mélange impliquent la croissance de plusieurs espèces sur le même site, avec diverses méthodes d'agencement, comme l'alternance d'individus ou de lignes. Cette diversité peut offrir une protection contre les ravageurs et les maladies. Cependant, cela nécessite une gestion plus complexe et des compétences plus étendues, car les besoins de chaque espèce doivent être pris en compte. En fin de compte, le choix entre une plantation pure et une plantation en

mélange dépendra des objectifs spécifiques de la gestion forestière et des risques potentiels liés aux attaques phytosanitaires.

Toutefois, très peu d'expérimentations se sont intéressées à la manière d'optimiser les résultats en termes de survie et de croissance, dont l'apport de fertilité minérale (Lefebvre et al., 2019; Daïnou et al., 2021). Aujourd'hui, en forêt dense humide sempervirente, les densités faibles des jeunes tiges de certaines espèces commerciales mériteraient de s'interroger sur des méthodes pouvant assurer le maintien de ces espèces très sollicitées dans les écosystèmes forestiers africains.

1.7. Justifications, objectifs de la thèse

L'intérêt économique envers l'okan, *Cylicodiscus gabunensis* a connu une croissance significative au cours de la dernière décennie. Actuellement, il est classé quatrième parmi les espèces les plus exploitées en Afrique centrale (Eba'a Atyi et al., 2022). En plus de sa difficulté à se régénérer en forêt dense humide sempervirente, l'espèce présente généralement des taux de reconstitution faibles (DYNAFAC, 2021). En l'absence de mesures de gestion additionnelles, l'exploitation durable de cette espèce est localement compromise.

La présente thèse s'intéresse particulièrement à l'autécologie de *C. gabunensis* dans les forêts denses humides sempervirentes gabonaises. Elle vise à mieux comprendre l'écologie de l'espèce afin de préconiser des modalités de gestion assurant son maintien sur le long terme. Plus spécifiquement, cette thèse teste plusieurs hypothèses pouvant expliquer le déficit de régénération et capitalise les résultats des différentes expérimentations en vue de préconiser une méthode de régénération efficiente. Les hypothèses testées sont :

- 1) *C. gabunensis* a des besoins en lumière qu'elle trouvait autrefois et qu'elle ne rencontre plus aujourd'hui ;
- 2) *C. gabunensis* a des exigences édaphiques particulières limitant sa répartition spatiale ;
- 3) La production de graines est soit irrégulière, soit réduite par un important parasitisme.

Cette thèse commence par une introduction générale. Puis, elle est structurée en chapitres présentés sous la forme d'articles publiés ou en préparation. Le chapitre 2, publié dans la revue *Biotechnologie Agronomie Société Environnement* dresse une compilation des connaissances actuelles sur l'espèce, en accordant, une attention particulière aux informations disponibles et potentiellement utiles pour favoriser une gestion durable de ses populations. Le chapitre 3 publié dans la revue *Forest Ecology and Management* examine l'impact des perturbations humaines passées et des propriétés du sol sur la distribution spatiale locale de *C. gabunensis*. Le chapitre 4 analyse les autres déterminants biotiques et abiotiques pouvant influencer la régénération de l'espèce. Le chapitre 5 propose une méthode de régénération de

C. gabunensis et met en exergue les facteurs influençant sa réussite. Ce chapitre a été publié dans la revue *Forests*.

Une discussion générale (chapitre 6) clôt cette thèse. Elle synthétise les principaux résultats obtenus et propose une mise en perspective pour des recherches futures sur les aspects qui méritent davantage d'investigations.

Chapitre 2

Cylicodiscus gabunensis Harms : une espèce prisée dans le commerce international (synthèse bibliographique)



Plantule d'okan

Ce chapitre fait le point des connaissances antérieures à 2019 sur l'autécologie de *Cylicodiscus gabunensis* en forêts denses humides africaines. Il aborde également la question du déficit de régénération de cette espèce et souligne la nécessité d'améliorer les connaissances écologiques. Il est adapté de :

Ndonda Makemba, R., Tosso, F., Moupela, C., Daïnou, K., & Doucet, J.L. *Cylicodiscus gabunensis* Harms : une espèce prisée dans le commerce international (synthèse bibliographique). *Biotechnol. Agron. Soc. Environ.* **2019**, 23 (3), 188–202.

Résumé

En raison de la diminution des ressources en bois d'œuvre tropicaux, il convient d'améliorer les connaissances sur les espèces ligneuses en vue de développer des politiques d'exploitation réellement durables. Reconnu pour la grande qualité de son bois, *Cylicodiscus gabunensis* Harms (Fabaceae-Caesalpinioideae) est une essence à haute valeur socio-économique. Le présent article dresse la synthèse bibliographique des connaissances relatives à cette espèce en vue de mettre en avant l'ensemble des aspects méritant des investigations scientifiques approfondies.

Commercialisée sous le nom d'okan, *C. gabunensis* est une espèce ligneuse non grégaire vivant dans les forêts denses humides tropicales sempervirentes et semi-décidues. Arbre fétiche pour certains peuples autochtones, *C. gabunensis* est utilisé par les communautés rurales pour de multiples usages. C'est une espèce à phénologie régulière avec une dispersion anémochore des graines. Les populations d'arbres affichent un déficit de régénération en forêt dense humide sempervirente, ce qui compromettrait l'exploitation de l'espèce à long terme. Ce risque est accru par le manque évident d'informations écologiques et sylvicoles permettant une gestion durable.

Cette revue bibliographique résume l'ensemble des informations disponibles sur *C. gabunensis* principalement en botanique, anatomie du bois, écologie et ethnobotanique. Elle renseigne sur l'état actuel des connaissances au regard des rythmes d'exploitation et de l'état des populations de l'espèce. Des informations complémentaires sont nécessaires pour (i) statuer sur la conservation des populations de l'espèce et (ii) proposer des stratégies de gestion adaptées.

Mots-clés. *Cylicodiscus gabunensis*, Mimosoideae, botanique, écologie, aménagement durable, structure de population, régénération naturelle, sylviculture.

Depuis la publication de cet article, des récents travaux ont montré que : *C. gabunensis* serait proche d'une légumineuse du Cénozoïque supérieur en Amérique du Sud, où elle était jadis probablement distribuée et se serait éteinte au cours des changements climatiques du Pléistocène-Holocène (Moya et al., 2023). *C. gabunensis* a été réévaluée et classée comme une espèce presque menacée dans la liste rouge de l'UICN au lieu d'être classée dans la catégorie de préoccupation mineure (Loubota Panzou et al., 2023). En outre, vingt-quatre marqueurs microsatellites polymorphes ont été développés pour *C. gabunensis* et permettraient d'étudier les modèles de structure génétique et de flux de gènes de l'espèce (Bhasin et al., 2022).

2.1. Introduction

En Afrique centrale, les facteurs environnementaux et anthropiques ont façonné la composition, la structure et la dynamique des forêts denses humides tropicales (Oslisly et al., 2013a; Morin-Rivat, 2017). Aujourd'hui, la canopée de ces forêts est souvent dominée par de grands arbres héliophiles (Doucet, 2003; Bourland, 2013) dont certains sont exploités pour leur bois très recherché sur le marché international (Doucet, 2003). Plusieurs études (par exemple Engone Obiang et al. (2011); Bourland (2013); Biwolé (2015) ont mis en évidence que la structure démographique des populations de ces essences héliophiles résultait d'un déficit de régénération naturelle.

De la famille des Fabaceae (Leguminosae), sous-famille des Caesalpinioideae (LPWG, 2017), *Cylicodiscus gabunensis* Harms est une de ces espèces héliophiles de grande importance socio-culturelle et économique (Doucet, 2003; Meunier et al., 2015; Doucet et al., 2016). Elle figure au sixième rang des essences les plus exploitées du bassin du Congo (FRMi, 2018). À l'instar des autres essences demandeuses en lumière, elle semble être confrontée à la difficulté de se régénérer naturellement en forêt dense (Swaine and Hall, 1988; Hawthorne, 1995; Doucet, 2003; Kouadio, 2009), ce qui pourrait compromettre son maintien sur une partie de son aire de distribution. Par ailleurs, les connaissances sur l'écologie et la sylviculture de l'espèce semblent extrêmement limitées (Ayarkwa and Owusu, 2008). Une meilleure caractérisation des populations de *C. gabunensis* et de son écologie est donc nécessaire pour asseoir des stratégies de gestion durable de ses populations. Cet article dresse une synthèse bibliographique des connaissances actuelles sur cette espèce ligneuse, tout en mettant en avant l'ensemble des aspects méritant des investigations scientifiques approfondies.

Les recherches bibliographiques ont été menées en consultant les bases de données fournies par les moteurs de recherche Google Scholar, Science Direct et Scopus, ainsi que les ressources documentaires disponibles dans la bibliothèque de

Gembloux Agro-Bio Tech (Université de Liège). Les termes clés employés en français ainsi que leur équivalent en anglais ont été les suivants : *Cylicodiscus gabunensis*, *Piptadenia gabunensis*, *Erythrophleum letestui*, *Erythrophleum gabunense*, écologie, aire de distribution, sylviculture, plantation, multiplication, croissance, biomasse, tarif de cubage, germination, phénologie, structure de population, ethnobotanique, aménagement et exploitation forestière.

2.2. Historique et taxonomie

Espèce unique de son genre, *C. gabunensis* est endémique du continent africain. Elle a été collectée pour la première fois au Gabon par Hermann Soyaux en 1880. En 1894, Paul Hermann Wilhelm Taubert la dénomma *Erythrophleum gabunense* Taub., mais sans description. Les débats taxonomiques sur les caractéristiques du fruit ont conduit à des changements successifs de dénomination : *Cyrtoxiphus staudtii* Harms et *Cylicodiscus gabunensis* Harms en 1897, et *Piptadenia gabunensis* (Harms) Roberty en 1954. Guy Edouard Roberty ayant finalement établi que les espèces du genre *Piptadenia* étaient caractérisées par une absence de disque entre les étamines et la base du gynophore, et par des fruits dont la longueur ne dépassait pas 33 ± 14 cm (écart-type), décida de confirmer l'espèce dans le genre *Cylicodiscus*. Du grec *kylikis* et *diskos* signifiant « petit disque », le genre *Cylicodiscus* est donc caractérisé par la présence d'un disque floral (Hédin, 1929; Quattrocchi, 2012). Le nom *Cylicodiscus gabunensis* Harms a donc été rétabli et reste celui actuellement reconnu.

D'un point de vue phylogénétique, Manzanilla and Bruneau (2012), puis LPWG (2013) classent *C. gabunensis* dans la sous-famille des Mimosoideae. Au sein de celle-ci, le genre monospécifique *Cylicodiscus* apparaît isolé au sein de l'arbre phylogénétique (Luckow et al., 2003; Kyalangalilwa et al., 2013), son âge étant estimé à environ 41 millions d'années (Bouchenak-Khelladi et al., 2010). Toutefois, LPWG (2017) classe *C. gabunensis* dans la sous-famille des Caesalpinoideae, dans laquelle le clade des mimosoïdes a été intégré sur base de la séquence chloroplastique *matK*. Ainsi, la sous-famille des Caesalpinoideae comporte dorénavant pas moins de 4 400 espèces (LPWG, 2017).

2.3. Description générale

2.3.1. Distribution géographique

Cylicodiscus gabunensis est une espèce guinéo-congolaise confinée quasi exclusivement aux sous-centres guinéens supérieur et inférieur (Figure 2.1) (Droissart et al., 2018). Elle est retrouvée de la Côte d'Ivoire à la République du Congo (CTFT, 1955; Ayarkwa and Owusu, 2008). Des incertitudes subsistent quant à la présence de l'espèce en Sierra Léone (Kryn and Fobes, 1959). Certaines bases

de données suggèrent des occurrences de *C. gabunensis* plus étendues, allant même jusqu'au Kenya (<http://www.gbif.org/>). Cependant, ces signalements, datant pour la plupart des années cinquante, pourraient résulter de mauvaises identifications, d'autant plus qu'aucun échantillon d'herbier n'est disponible.

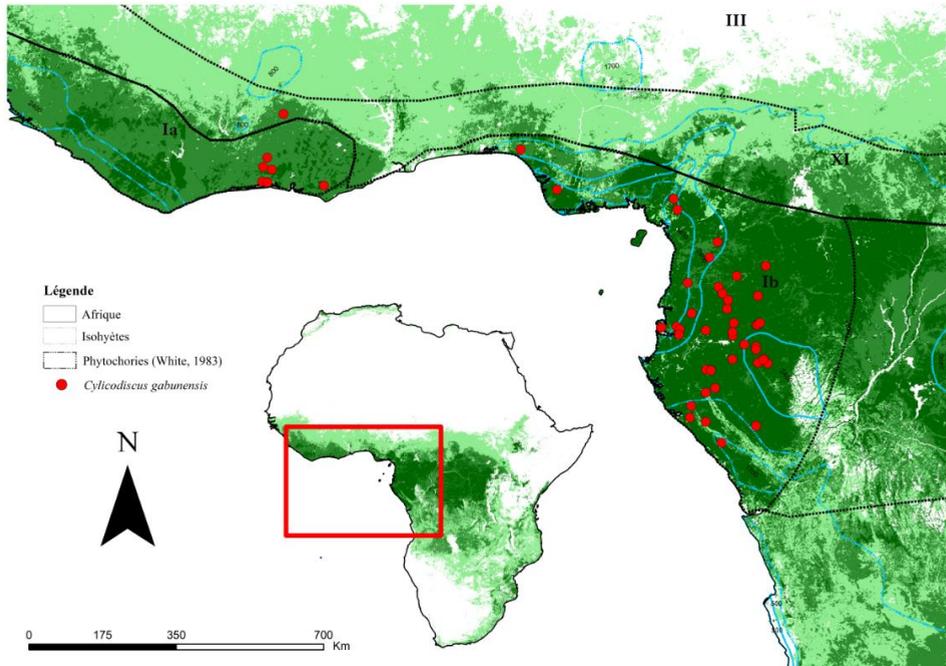


Figure 2.1. Carte de distribution de *Cylicodiscus gabunensis*. Les points d'occurrence en rouge proviennent des bases de données du Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève (CJBG, 2018), de South African National Biodiversity Institute (SANBI), du Catalogue of Life Partnership via Global Biodiversity Information Facility (GBIF, 2019) et de la base de données RAINBIO (Dauby et al., 2016). Ia et Ib : région guinéo-congolaise, III : région soudanienne, XI : zone de transition (White, 1983). Les localisations douteuses ont été enlevées (voir texte).

2.3.2. Description botanique

La description botanique de *C. gabunensis* est détaillée dans plusieurs flores et autres ressources documentaires spécialisées en botanique : (Hédin, 1929; CTFT, 1955; Aubréville, 1959; De Saint Aubin, 1963; Letouzey, 1982; Vivien and Faure, 1985; Villiers, 1989; White and Abernethy, 1996a; Luckow and Grimes, 1997; Wilks and Issembé, 2000; Hawthorne and Gyakari, 2006; Ayarkwa and Owusu, 2008; Meunier et al., 2015).

Cylicodiscus gabunensis est un arbre imposant, de très grande taille (Figure 2.2), pouvant atteindre 60 m de haut et 300 cm de diamètre à hauteur de poitrine (dhp). Le

fût de *C. gabunensis* a parfois des empattements développés à la base. Il est élancé, droit et cylindrique, très écaillé et de teinte brun-noirâtre (Figure 2.3a). À l'état jeune, il est doté d'excroissances en forme de grosses épines brunes qui disparaissent par la suite (vers 40 cm de dhp, Figure 2.3b). La tranche de *C. gabunensis* est jaunâtre et très fibreuse, épaisse de 5 à 25 mm (Figure 2.3c). Elle a une odeur d'oignon pourri et laisse échapper un exsudat translucide jaunâtre. La cime est hémisphérique et étalée. Les feuilles sont composées bipennées. Elles ont une à deux paires de pennes opposées, chacune comportant de cinq à dix foliolules alternes (Figure 2.3d). Leurs pétioles sont glabres, canaliculés et longs de 2 à 3 mm. Le limbe est elliptique, lancéolé, glabre et souvent légèrement asymétrique à la base. Sa longueur varie de 4 à 10 cm et sa largeur de 2 à 5 cm. Il est moins brillant en dessous que sur la face supérieure. Il est acuminé au sommet. La nervure principale, très visible en dessous, est médiane et légèrement concave sur la face supérieure du limbe. Les nervures secondaires sont au nombre de cinq à dix paires. Elles sont latérales, ascendantes et anastomosées en faible arc à 1,5-3 mm du bord. L'inflorescence est en épis paniculés groupés au sommet des rameaux (Figure 2.3e). Leurs rachis sont pubescents. Les fleurs hermaphrodites et actinomorphes (à symétrie radiale) sont de couleur blanc jaunâtre. Le calice légèrement denté dispose de cinq sépales soudés entre eux. Ils sont pubescents à l'extérieur et glabres sur la face intérieure. Les cinq pétales glabres sur les deux faces sont oblongs, linéaires de 3 mm de long et de 0,5 mm de large. Ils sont libres entre eux et aigus au sommet. Les étamines au nombre de 10 sont libres entre elles. Elles sont longues d'environ 5 mm. Elles disposent d'anthères à deux loges d'environ 400 µm de long et terminées au sommet par une pointe glanduleuse caduque et longue de 100 µm. Le disque intrastaminal remarquable est cylindrique, blanc sur le vivant et long de 1 mm de haut. L'ovaire pubescent, ellipsoïde est long de 1,5 mm et surmonté d'un style mince et glabre de 2 mm de long. Le fruit est une longue gousse coriace de 60 à 100 cm de long et de 4,5 à 5 cm de large. Il est étroit, linéaire, aplati avec des nervures réticulées et peu obtus au sommet (Figure 2.3f). Les nombreuses graines brunes, oblongues, plates peuvent atteindre 7,5 cm de long. Elles sont attachées à une extrémité et entourées d'une grande aile papyracée (Figure 2.3f).



Figure 2.2. Cime de *C. gabunensis* portant des fruits en cours de maturation © R. Ndonga Makemba.



Figure 2.3. *Cylicodiscus gabunensis* © J.-L. Doucet. a : fût d'un individu adulte ; b : tronc d'un jeune individu ; c : tranche ; d : feuilles d'un jeune individu ; e : rameau en fleurs ; f : fruit et graines matures.

2.4. Ecologie et dynamique des populations de *C. gabunensis*

Cylicodiscus gabunensis est une espèce rencontrée dans les climats tropicaux de type humide et de mousson. Elle est limitée aux forêts denses humides sempervirentes et semi-décidues (Ayarkwa and Owusu, 2008 ; Meunier et al., 2015). Disséminée dans les forêts matures, cette espèce est parfois abondante dans les vieilles forêts secondaires où elle affectionne des sols bien drainés, généralement entre 50 et 630 m d'altitude (De Saint Aubin, 1963; Sosef, 2006; Ayarkwa and Owusu, 2008; Herbar National du Gabon, 2019).

2.4.1. Tempérament, densités et structures de population

Tempérament. Selon Doucet (2003), Kouadio (2009) et Meunier et al. (2015), *C. gabunensis* serait une espèce héliophile (qualifiée de pionnière longévive) en Afrique centrale. Toutefois, selon d'autres auteurs, travaillant davantage en Afrique de l'Ouest, l'espèce tolérerait davantage l'ombrage (Hawthorne, 1995; Sheil et al., 2006). Dans les forêts exploitées du Ghana, les plantules de *C. gabunensis* ont été observées aussi bien en zone non perturbée que dans les chablis et sur les pistes de débardage (Duah-Gyamfi et al., 2014a). Toutefois, bien que figurant parmi les essences commerciales les plus abondantes de la canopée, les densités de semis demeurent très faibles (Duah-Gyamfi et al., 2015), de même que les taux de recrutement (Duah-Gyamfi et al., 2014b). Malheureusement, aucune étude visant à quantifier les besoins en lumière, telle celle conduite par Agyeman et al. (1999), n'a été réalisée.

Selon Vleminckx (2015), des tiges de *C. gabunensis* (dhp > 30 cm) sont observées là où des charbons de bois sont présents dans le sol, ce qui semble indiquer que l'essence se serait implantée dans des zones ayant subi le passage du feu, probablement d'origine anthropique étant donné que les feux naturels sont extrêmement rares en forêt dense humide tropicale. Selon Biwolé et al. (2015a) et Morin-Rivat et al. (2017), l'abondance des espèces héliophiles en forêt dense africaine et l'histoire de l'agriculture itinérante sur brûlis seraient étroitement liées. Les espèces héliophiles dominant la canopée de nombreuses forêts africaines se seraient régénérées majoritairement vers la fin du 19^{ème} siècle, au moment où les agriculteurs abandonnaient leurs champs sous la contrainte des colons. De Saint Aubin (1963) mentionne d'ailleurs que *C. gabunensis* est souvent rencontré dans des plantations abandonnées et dans des vieilles forêts secondaires. Les espèces étudiées par Morin-Rivat et al. (2017) ayant des structures de populations comparables à celle de *C. gabunensis* (voir § ci-dessous), il est donc probable que l'espèce soit héliophile, du moins à un certain stade de développement. Toutefois, des études anthracologiques et archéologiques complémentaires s'avèrent nécessaires pour statuer définitivement.

Densités et structures de population. Les densités de population de *C. gabunensis* varient selon le type de forêt. Les densités (dhp \geq 20 cm) observées

en forêt dense humide semi-décidue varient de 0,51 à 0,98 tige par hectare. Elles sont globalement plus faibles en forêt sempervirente où elles sont comprises entre 0,04 et 0,50 tige par hectare. Le tableau 2.1 synthétise les données issues d'inventaires d'aménagements de concessions forestières couvrant 1,8 million d'hectares. De tels inventaires sont particulièrement utiles, pour étudier la répartition spatiale des taxons et sont particulièrement robustes pour les analyses au niveau des genres monospécifiques (Réjou-Méchain et al., 2011).

Les structures des populations de *C. gabunensis* semblent différer en fonction du type de forêt, avec une allure en cloche caractérisée par un déficit de pieds de faible diamètre en forêt dense humide sempervirente, suggérant une meilleure régénération en forêt semi-décidue (exponentielle décroissante) (Figure 2.4). L'abondance des pieds de gros diamètres indique que les populations de *C. gabunensis* sont probablement vieillissantes en forêt sempervirente, suggérant que les conditions optimales de régénération des *C. gabunensis* n'y sont plus rencontrées. Plusieurs hypothèses pourraient expliquer les différences observées entre les deux types forestiers. Il est premièrement possible que les forêts étudiées ne soient pas au même stade de succession. Cette hypothèse est toutefois peu probable, la plupart des forêts inventoriées étant décrites comme des forêts secondaires âgées (références mentionnées dans le tableau 2.1). Bien que certaines aient été soumises en partie à une exploitation ultérieure, il est peu probable que celle-ci ait influencé les structures de populations, car les différentes concessions ont globalement les mêmes historiques d'exploitation et les mêmes intensités de prélèvement. Par ailleurs, lors de l'élaboration des plans d'aménagement, *C. gabunensis* n'était pas encore exploité. Enfin, on pourrait avancer une hypothèse relative à des perturbations naturelles ou anthropiques plus récentes au sein de la forêt camerounaise. Cette assertion est néanmoins peu vraisemblable puisque Morin-Rivat et al. (2017) obtiennent des structures de populations en cloche pour les espèces étudiées. Les raisons expliquant de telles différences de structures demeurent donc énigmatiques et mériteraient d'être étudiées.

Tableau 2.1. Densités des populations de *Cylicodiscus gabunensis* en forêt tropicale (dhp \geq 20 cm).

Types de forêts	Densités (tige. ha ⁻¹)	Surfaces (ha)	Localités	Sources	
Denses humides sempervirentes	0,38	198653 (g)		CEB, 2015	
	0,14	198734	Sud-Est du Gabon	CEB, 2015	
	0,04	199436		CEB, 2015	
	0,5	273984	Nord- Ouest du Gabon	ROUGIER, 2001	
	0,4	273545 (f)	Nord-Est du Gabon	ROUGIER, 2002	
	0,3	154456 (e)		OLAM, 2009	
	0,16	79886 (a)	Sud du Cameroun	WIJMA, 2011	
	0,13	42810		WIJMA, 2011	
	Semi-décidues	0,98	67500 (b)		SFID, 2005
		0,51	176071 (c)	Est du Cameroun	PALLISCO, 2004
0,87		47585 (d)		PALLISCO, 2004	

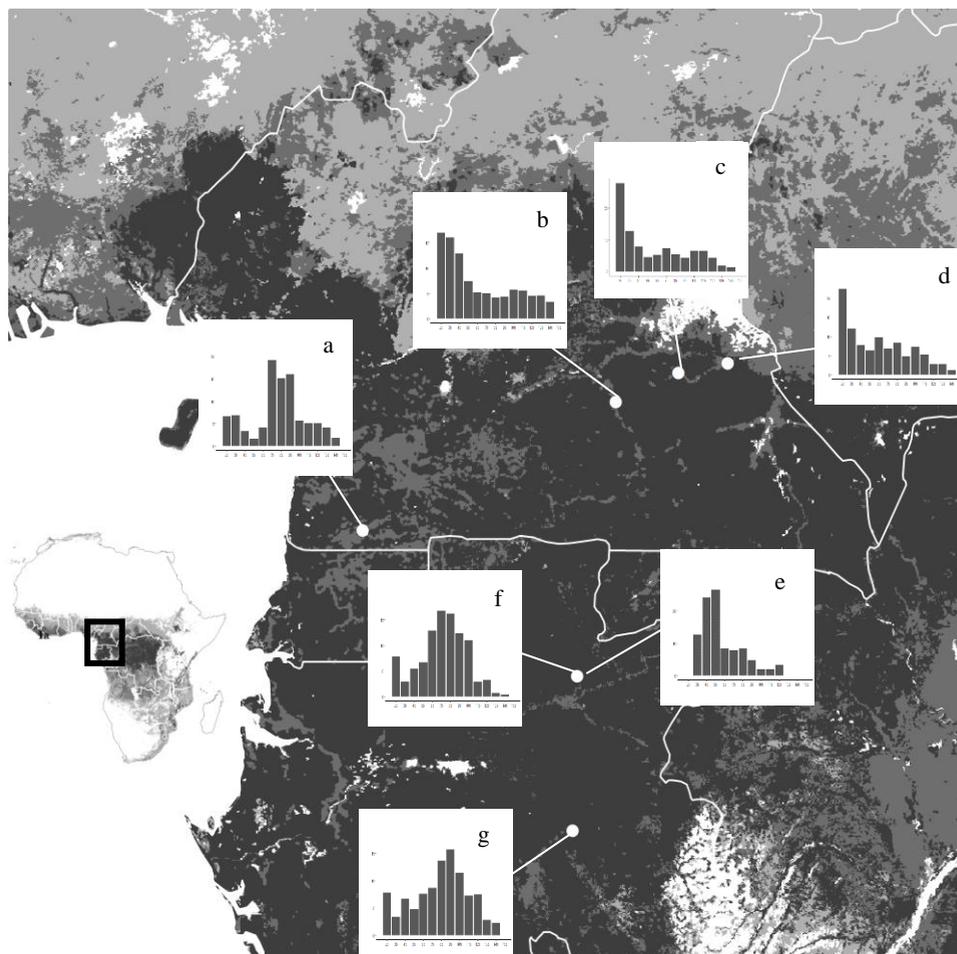


Figure 2.4. Représentation schématique sur base de données réelles des structures diamétriques de *Cylicodiscus gabunensis* au sud du Cameroun (a : 42 810 ha), à l’est du Cameroun (b : 67 500 ha, c : 48 042 ha et d : 47 170 ha), au nord-est du Gabon (e : 154 456 ha et f : 273 545 ha) et au sud-est du Gabon (g : 198 653 ha). Pour chaque structure diamétrique : (i) l’axe des abscisses présente 14 classes de diamètre ([20-30[, [30-40[, ..., [140-150[et ≥ 150 cm), (ii) l’axe des ordonnées représente les proportions (%) des effectifs par classe de diamètre.

2.4.2. Reproduction de *C. gabunensis*

Phénologie. *Cylicodiscus gabunensis* est une espèce brièvement caducifoliée (Meunier et al., 2015). Sa phénologie foliaire au nord-est du Gabon (Makokou) a été décrite par Hecketsweiler (1992). La perte des feuilles a lieu durant la petite saison sèche (janvier-février). La floraison est observée de novembre à avril couvrant en

partie les saisons pluvieuses (septembre-décembre et mars-mai) et la petite saison sèche. La période de maturation des fruits est peu décrite dans la littérature mais semble assez longue dans la mesure où les fruits matures s'observent seulement à partir de septembre-octobre (saison pluvieuse), juxtaposant ainsi la période de floraison (Gautier-Hion et al., 1985; Heckestweiler, 1992; White and Abernethy, 1996; Ayarkwa and Owusu, 2008). En Côte d'Ivoire, la floraison de *C. gabunensis* a lieu en mars en fin de grande saison sèche et les arbres portent les fruits matures entre novembre (fin de la petite saison des pluies) et janvier (grande saison sèche) (voire février-mars de l'année suivante pour les individus tardifs ; Aubréville, 1959 ; De La Mensbruge, 1966). Ce patron de reproduction est quasiment le même dans d'autres pays d'Afrique de l'Ouest : Ghana et Nigéria (Irvine, 1961; Hawthorne, 1995; Ayarkwa and Owusu, 2008). En définitive, de l'Afrique de l'Ouest jusqu'au Gabon, la reproduction de *C. gabunensis* à l'échelle des populations paraît donc assez similaire. À notre connaissance, les diamètres de floraison et de fructification (Ouédraogo et al., 2018) n'ont pas encore été déterminés pour *C. gabunensis*, bien que des semenciers de diamètre (dhp) supérieur à 60 cm pourraient être observés (Grogan and Galvão, 2006). De telles informations sont cruciales en matière de sylviculture et d'aménagement forestier.

Pollinisation, dispersion de graines et germination. La pollinisation chez *C. gabunensis* n'est pas documentée. Toutefois, la présence d'un disque dans la structure florale de l'espèce suggérerait l'entomophilie. Considérant que les graines sont ailées sur tout leur pourtour (diaspores à appendices saliformes), l'espèce est dite ptérochore avec une dispersion anémochore (Doucet, 2003 ; Meunier et al., 2015).

Plusieurs facteurs pourraient nuire à la germination, notamment :

- la difficulté des graines à se détacher de la valve du fruit mature lors de l'ouverture de la gousse, cette gousse pouvant tomber avec des graines encore attachées (De La Mensbruge, 1966) ;
- la consommation des fruits immatures par les primates (White and Abernethy, 1996; Mangama-Koumba et al., 2016) ;
- les attaques des larves d'insectes minant les graines (Doucet, communication personnelle).

Une meilleure connaissance de ces facteurs constituerait un levier pour une meilleure connaissance de l'espèce.

La plantule (Figure 2.5) se caractérise par un hypocotyle court (1 cm), des cotylédons très cordés restant généralement enfermés dans leur enveloppe (ou s'en libérant tardivement, Figure 2.5), un épicotyle glabre et long de 5 à 10 cm (De La Mensbruge, 1966). Toutefois, l'absence de feuilles opposées suggérerait que l'épicotyle serait moins développé (Wieringa, 1999). Les premières feuilles sont alternes, composées, simplement pennées et comportent deux paires de folioles avec parfois une foliole terminale. Les folioles sont de forme elliptique-ovée (2 à 2,5 × 1

à 1,5 cm) à base obtuse asymétrique et au sommet acuminé. Le pétiole mesure 1 à 2 cm. De petites pointes stipellaires rapidement caduques sont présentes (De La Mensbrugge, 1966). (Issembé, 2007) confirme que la germination est de type cryptocotyle (cotylédons enfermés dans les téguments) et semi-hypogée (hypocotyle court). Les racines des plantules sont souvent recouvertes de mycorhizes ectotrophes sous forme de nombreuses petites aspérités durant une période relativement courte (De la Mensbrugge, 1966). Ces mycorhizes ectotrophes disparaissent probablement et font place à des endomycorhizes arbusculaires (Onguene and Kuyper, 2001).



Figure 2.5. Plantule de *C. gabunensis* © JL. Doucet.

2.5. Sylviculture et aménagement

2.5.1. Sylviculture

Éducation en pépinière et croissance en plantations. Les graines dont la masse est d'environ 0,1 g ne présentent pas de dormance (De la Mensbrugge, 1966). En pépinière, le taux de germination de *C. gabunensis* est élevé et atteint 70% (De La Mensbrugge, 1966; Nimbot, 2005). La germination des graines est très rapide et démarre cinq jours après le semis. L'échelonnement des levées s'effectue sur 28 jours. Les plantules atteignent une hauteur de 40 cm en huit mois (Nimbot, 2005). À notre connaissance, les essais en plantation de *C. gabunensis* sont rares.

Doucet et al. (2016) ont introduit l'espèce dans des plantations multispécifiques (par sous-placettes de 25 plants) dans le sud-est du Cameroun. Ces plantations ont été réalisées dans des zones de forêts dégradées où le sous-bois a été éliminé à la machette et seuls quelques gros arbres ont été conservés. Sous un ombrage modéré,

la croissance moyenne en diamètre (après 690 jours d'observation) a été de 5,1 mm.an-1 (effectif suivi : n = 102 ; écart-type de 0,8 mm) et le taux de survie a atteint 83 %. Les données disponibles sur la croissance en hauteur proviennent aussi du Cameroun (Daïnou & Doucet, communication personnelle). En forêt sempervirente au sud-ouest du pays, des plantations non entretenues de quatre à six ans établies sur des parcs à grumes abandonnés (~500 m² par parc ; sol compacté) affichent une survie de 63 % et une croissance moyenne en hauteur de 102 cm.an-1 (n = 71). À l'est du pays dans des forêts de transition, des plants d'âges similaires installés en plantations multispécifiques dans de larges zones dégradées (~1 ha ; sol non compacté ; milieu plus ouvert) croissent annuellement en hauteur de 43 cm.an-1 et le taux de survie après cinq ans est de 74 % (n = 108). Il semble donc que la croissance soit très variable en fonction des conditions écologiques, ce qui confirme la nécessité de procéder à une évaluation plus rigoureuse des besoins en lumière et en eau des plantules de *C. gabunensis*, voire de tester à terme les performances par provenance géographique.

Croissance et mortalité des arbres adultes. Les études de croissance de *C. gabunensis* sont rares ou en cours de réalisation dans certains pays de l'aire de distribution (notamment au Cameroun et au Gabon). Selon l'Office National de Développement des Forêts du Cameroun (ONADEF, 1992), l'accroissement moyen en diamètre serait de 0,4 cm.an-1. Toutefois, aucune donnée n'est disponible sur la façon dont cet accroissement a été calculé. Selon les données issues du projet DynAfFor (CIRAD, 2014), les valeurs d'accroissement diamétrique moyen de *C. gabunensis* (individus dominants dont les diamètres sont compris entre 70 et 89,9 cm, effectif compris entre 21 et 31) varient selon les types de forêts, probablement en lien avec les conditions climatiques et édaphiques. À l'ouest du Cameroun, elles seraient significativement plus élevées – $0,87 \pm 0,15$ cm.an-1 (IC95%) et $0,86 \pm 0,29$ cm.an-1 (IC95%) respectivement à Ma'an et Mamfe – que celles observées à Lastoursville au Gabon : $0,51 \pm 0,03$ (IC95%) cm.an-1 (Tableau 2.2). Picard and Gourlet-Fleury (2011), en compilant plusieurs sources, suggèrent un accroissement annuel moyen (toutes classes de diamètres confondues) de 0,5 cm.an-1 en forêt non exploitée.

La mortalité naturelle chez cette essence n'a quasiment jamais été étudiée (Picard and Gourlet-Fleury, 2011). Les données préliminaires issues des dispositifs de DynAfFor récemment installés au Cameroun estiment, toutes classes diamétriques confondues, un taux annuel de mortalité à 0,17 - 0,33 % après un suivi sur cinq ans, des valeurs à confirmer sur une période beaucoup plus longue.

Tableau 2.2. Synthèse des données d'accroissement diamétrique annuel moyen (AAM) de *Cylicodiscus gabunensis* et caractéristiques des sites d'observation (coordonnées, climat selon Köppen, température et précipitations moyennes, www.climate-data.org).

AAM (cm.an ⁻¹) et intervalle de confiance	Nombre d'arbres	Gammes de diamètre (cm)	Temps d'observation (année)	Zones d'étude	Source
0,87 ± 0,15	31	50 à 70	4	Cameroun (Ma'an) 2°21'N, 10°37'E Am, 23,3°C, 2073 mm	Cirad, 2014
0,86 ± 0,29 IC	37	70 à 90	4	Cameroun (Mamfe) 5°46'N, 9 17'E Am, 26,7°C, 2753 mm	Cirad, 2014
0,5 ± 0,03 IC	20	70 à 90	3	Gabon (Lastoursville) 0°49'S ; 12°42'E Aw, 25,5°C, 1622 mm	Doucet et al., 2007

2.5.2. Aménagement forestier

Tarif de cubage. La connaissance du volume des arbres est cruciale tant pour des usages commerciaux, que pour la gestion des massifs forestiers (Lanly, 1965). En toute rigueur, les formules permettant d'estimer les volumes, encore appelées tarifs de cubage, devraient être spécifiques et valides uniquement pour des localités aux conditions environnementales similaires (Rondeux, 1999). Au Cameroun, l'ONADEF (1992) impose l'utilisation de tarifs de cubage en fonction de quatre zones géographiques appelées phases d'inventaires. Toutefois, Fayolle et al. (2013) et Ligot et al. (2018) montrent que ces tarifs sont biaisés et sous-estiment les volumes réels. Ligot et al. (2018) ont dès lors élaboré un nouveau tarif de cubage pour *C. gabunensis* à partir d'individus étudiés principalement dans deux sites : Djoum, dont la forêt est de transition entre les types sempervirents et semi-décidus et Mindourou, dont la forêt est semi-décidue (n pieds = 89, diamètre compris entre 31 et 175 cm). Ils préconisent d'utiliser la formule suivante pour le calcul du volume exploitable de la bille sur écorce (V , en m³) en fonction du diamètre de référence (D , en cm).

$$V = -0,00794 \times D + 0,001194 \times D^2$$

Picard and Gourlet-Fleury (2011) synthétisent les autres équations disponibles pour *C. gabunensis*, dont celle d'Akindele (2005) élaborée au Nigeria. Ces formules

sont moins fiables que la formule précédente car reposant sur des effectifs réduits ($n= 15$ dans l'étude d'Akindele (2005) ; $V = 0,0102 + 0,000166 \times D^{1,79} \times H^{0,822}$, avec V , en m^3 ; D , en cm et H , en m) ou sur des groupes d'espèces.

Normes et règles d'exploitation. Des mesures légales concernent directement l'exploitation de *C. gabunensis* en Afrique centrale. La première est le diamètre minimum d'exploitabilité, communément appelé DME. Il correspond au diamètre à 1,30 m du sol (dhp) ou au-dessus des contreforts, à partir duquel un arbre peut être abattu. C'est un paramètre capital pour la gestion. Ce DME varie selon les pays. Au Cameroun, le DME de *C. gabunensis* est de 60 cm (ONADEF, 1992), tout comme en République du Congo (Décret n°2002-437 du 31 décembre 2002). Par contre, il est de 70 cm au Gabon (Loi n°16/01 du 31 décembre 2001). La seconde norme commune à tous les pays d'Afrique centrale repose sur le taux minimum de reconstitution des stocks exploités (reconstitution entre deux passages successifs de l'exploitation au même endroit). Ce taux représente la part de population (en effectifs au-dessus du DME) qui sera reconstituée au bout d'une rotation. Au Cameroun par exemple, ce taux ne doit pas être inférieur à 50 % pour les quatre classes supérieures au DME ([60-69,9 cm] ; [70-79,9 cm] ; [80-89,9 cm] et [90-99,9 cm]) après une période de rotation de 30 ans (révision de l'Arrêté n°0222/A/MINEF du 25 mai 2001). Au Gabon, la norme est d'un taux de reconstitution minimum de 40 % (tous les effectifs au-dessus du DME) après une rotation minimum de 20 ans (Loi n°16/01 du 31 décembre 2001).

Ces exigences légales constituent une avancée significative dans la gestion des essences exploitées en Afrique centrale, mais elles souffrent encore d'importantes lacunes :

- le minimum de reconstitution imposé concerne les effectifs et ne garantit nullement le renouvellement d'une fraction notable des volumes exploités ;
- les valeurs seuils de reconstitution imposées dans ces pays n'atteignent pas les 100 % ;
- les DME ont été fixés sans étude préalable des diamètres de fructification régulière.

Ainsi, au bout de plusieurs rotations, cela peut conduire à une raréfaction considérable de certaines espèces (Karsenty and Gourlet-Fleury, 2006).

2.6. Commerce du bois

L'espèce ne fait l'objet d'aucune restriction d'exportation dans le cadre de la CITES¹ et n'est pas reprise sur la liste rouge de l'UICN (UICN, 2019). Le bois de *C. gabunensis* occupe une place de choix dans l'industrie du bois. Il est commercialisé principalement sous le nom d'Okan ou Denya (CTFT, 1955 ; ATIBT, 2010). En

¹ CITES, *Convention on International Trade in Endangered Species of Wild Fauna and Flora*, www.cites.org, (16 mars 2019).

2009, le volume total exporté (grumes et sciages) de l’Afrique (Cameroun, République du Congo, Gabon, Ghana) s’élevait à 367 942 m³ (ATIBT, 2010). Avant l’arrêt des exportations de grumes en 2010, le Gabon était le principal exportateur de grumes de *C. gabunensis* avec 190 949 m³ par an en moyenne entre 2007 et 2009 (ATIBT, 2010). Ces exportations hissaient l’essence au rang de second bois le plus exporté en grume après l’okoumé (*Aucoumea klaineana* Pierre) (ATIBT, 2010). Au Cameroun, le bois de l’okan occupait la seconde place des exportations de grumes en 2010 et 2011 (ATIBT, 2012). En 2016, l’okan était la sixième espèce la plus produite en Afrique centrale (Figure 2.6) (FRMi, 2018).

La Chine, Hong-Kong et Taiwan sont les plus gros importateurs en absorbant 90 % de la production (équivalents bois ronds). Viennent ensuite les pays suivants : Belgique, France, Pays-Bas, Vietnam, Inde, Ukraine, Italie et Portugal (ATIBT, 2012). FRMi (2018) estiment que le volume net d’okan mobilisable par année serait compris entre 290 000 et 390 000 m³. Les réserves les plus importantes sont situées au Gabon (50 à 75 % de ce volume), au Cameroun (25 à 50 %) et dans le sud de la République du Congo (10 à 25 %). Le succès du bois de *C. gabunensis* sur le marché international des bois tropicaux est lié aux qualités technologiques de son bois qui pourraient offrir de multiples usages industriels à ses utilisateurs (CTFT, 1955).

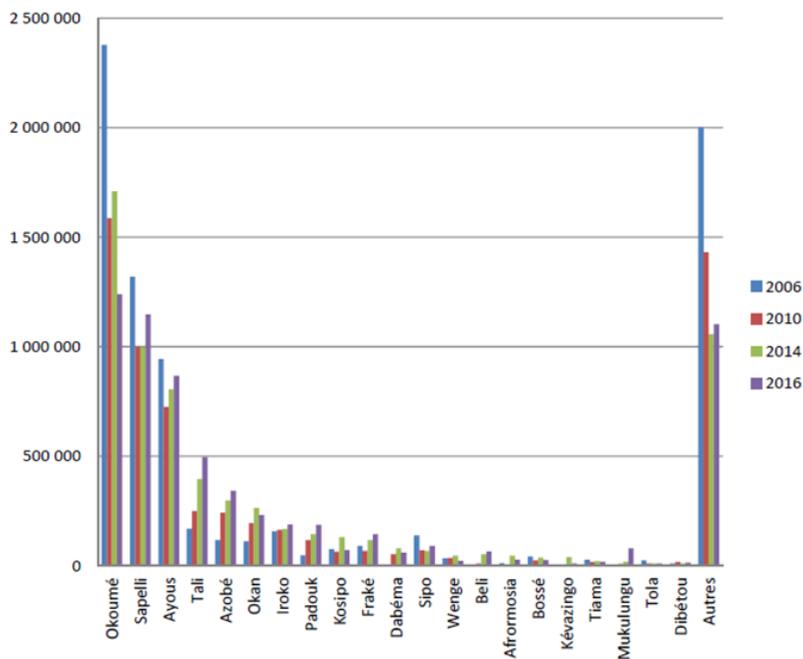


Figure 2.6. Évolution des productions annuelles de grumes par essence dans le bassin du Congo (hors Guinée Equatoriale) (FRMi, 2018).

2.7. Usages

2.7.1. Le bois

L'anatomie du bois de *C. gabunensis* a déjà fait l'objet d'une description relativement bien détaillée par Hédin (1929), le CTFT (1955) et N.P. Mollel, P. Détéienne & E.A. Wheeler in Ayarkwa & Owusu (2008). Le tableau 2.3 présente les principales caractéristiques technologiques du bois de cette espèce. La couleur du bois varie de brun jaunâtre à brun doré. Le bois est contrasté d'une fine coloration verdâtre lorsqu'il est exposé à la lumière. L'aubier épais est rose grisâtre et bien différencié. Son grain est moyen à grossier et présente un contrefil léger (parfois prononcé) et de fines mailles. Ce bois nécessite un séchage lent. Il est très durable (Vivien and Faure, 1985; ATIBT, 1986; Gérard et al, 2011). Il résiste aux champignons, térébrants marins, termites et xylophages du bois sec (CTFT, 1955; Déon et al., 1980; Ayarkwa and Owusu, 2008). Le bois de *C. gabunensis* couvre la classe d'emploi 4 et 5, c'est-à-dire qu'il est adapté aux conditions d'humidité permanente, immergé dans le sol, l'eau de mer, les milieux marins y compris les eaux saumâtres des estuaires (CTFT, 1955; Vernay and Fouquet, 2000; Meunier et al., 2015). Le bois est utilisé pour la construction des ponts en milieu marin, la production des traverses de chemin de fer, la menuiserie extérieure, les travaux hydrauliques, le platelage, les vannes d'écluse, la parqueterie lourde, la charronnerie, les étais de mines et la sculpture (CTFT, 1955 ; De Saint Aubin, 1963 ; ATIBT, 1986 ; Ayarkwa & Owusu, 2008 ; Gérard et al., 2011 ; Meunier et al., 2015).

Tableau 2.3. Caractéristiques technologiques et classes d'emploi du bois de *Cylicodiscus gabunensis*.

Propriété	Condition de mesures	Valeur des caractéristiques technologiques	Source
Densité du bois (g.cm ⁻³)	Bois demi-sec	1,11	Hédin, 1929
Densité du bois (g.cm ⁻³)	12 % d'humidité, 1 Mpa = 1 N/mm ²	0,91 ± 0,10 σ	Gérard et al., 2011
Dureté monnin	12 % d'humidité, 1 Mpa = 1 N/mm ²	10,3 ± 3,4 % σ	Gérard et al., 2011
Rétractibilité (%)	Volumique	0,61 ± 0,10 % σ	Gérard et al., 2011
	Tangentielle	7,9 ± 1,0 % σ	
	Radiale	5,8 ± 0,6 % σ	
Contrainte de rupture en compression (Mpa)	12 % d'humidité, 1 Mpa = 1 N/mm ²	82 ± 12 % σ	Gérard et al., 2011
Contrainte de rupture en flexion statique (Mpa)	12 % d'humidité, 1 Mpa = 1 N/mm ²	134 ± 23 % σ	Gérard et al., 2011
Module d'élasticité longitudinal (Mpa)	12 % d'humidité, 1 Mpa = 1 N/mm ²	22260 ± 3348 % σ	Gérard et al., 2011
Point de saturation des fibres	-	25 %	Gérard et al., 2011
Conductivité thermique (λ) (W/(m.K))	-	0,29	Gérard et al., 2016

2.7.2. Usages traditionnels et composés chimiques de *C. gabunensis*

Cylicodiscus gabunensis est utilisé par les communautés rurales pour diverses raisons. Il est considéré comme arbre fétiche notamment par certains peuples autochtones, dont les Bavungu et Eshiras du Gabon, chez qui l'arbre occupe une place centrale dans les rites et traditions (Villiers, 1989; Quiroz and Van Andel, 2015). L'arbre peut servir d'ombrage dans les jardins de cases ou dans les jachères (Boldrini et al., 2015) et le bois peut être utilisé pour produire du charbon. Son écorce est utilisée comme savon pour le nettoyage et comme poison de pêche. Les feuilles sont utilisées comme fourrage pour les animaux (Villiers, 1989 ; Ayarkwa and Owusu, 2008). *Cylicodiscus gabunensis* doit sa notoriété en pharmacopée traditionnelle aux nombreuses vertus qui lui sont reconnues (Tableau 2.4) (Okokon et al., 2006; Ayarkwa and Owusu, 2008). L'écorce est utilisée en lavement intestinal

pour guérir la diarrhée, le rhumatisme, les abcès ou servir d'antimicrobien (Kouitcheu et al., 2006; Okokon et al., 2006; Ndah et al., 2013). Combinée à l'écorce d'autres espèces, les champs d'application en pharmacopée traditionnelle sont encore plus larges. Par exemple, Nga et al. (2016) signalent qu'une décoction d'écorce d'Oboto (*Mammea africana* Sabine) et de *C. gabunensis* est utilisée en lavement intestinal au Cameroun dans le traitement des chlamydias. Les feuilles macérées sont aussi utilisées dans le traitement de la migraine (Villiers, 1989 ; Ayarkwa and Owusu, 2008).

Les études phytochimiques, notamment de l'écorce de *C. gabunensis*, ont permis de mettre en évidence l'existence de plusieurs composés utiles. Kouitcheu et al. (2006), Bonaventure et al. (2007) ont démontré que les extraits d'acétate d'éthyle de *C. gabunensis* sont fournis en saponines, des molécules complexes aux propriétés tensioactives qui font mousser leurs solutions et servent de détergent, ce qui expliquerait son usage comme savon. Ces auteurs ont montré également que les extraits renfermaient des tannins, polyphénols, coumarines, stérols, triterpènes, sucres réducteurs et flavonoïdes qui confèrent à cette espèce des propriétés antimicrobiennes (notamment contre *Staphylococcus aureus*, *Proteus vulgaris* et *Baccillus cereus* T.) et antidiarrhéiques. Aldulaimi et al. (2017) ont montré que les acides phénoliques (gallate d'éthyle et les acides benzoïques) présents dans l'écorce confèrent à *C. gabunensis* des propriétés antipaludéennes. En considérant les nombreux symptômes traités en utilisant différentes parties de l'arbre en pharmacopée traditionnelle, il existerait potentiellement de nombreux principes actifs que des investigations futures pourraient révéler.

Tableau 2.4. Principales utilisations traditionnelles de *Cylicodiscus gabunensis* en Afrique.

Maladies et symptômes soignés	Parties de la plante utilisées	Modes de préparation	Sources
Maux de ventre, maux d'estomac, prostatite, rhumatisme, diabète, abcès interne, fièvre, maladies vénériennes, paludisme ou malaria, psoriasis, antalgique, anti-vomitif	Écorce	Décoction	Villiers, 1989 ; Betti, 2004 ; Ayarkwa and Owusu, 2008 ; Din et al., 2011 ; Ndah et al., 2013 ; Nga et al., 2016
Stérilité	Écorce	Décoction avec du vin; Décoction avec de l'eau de mer et jus de <i>Costus lucanusianus</i> J. Braun & K. Schum	Angone et al., 2009
Infections respiratoires	Écorce	Décoction + <i>Coula edulis</i> Baill. et <i>Garcinia kola</i> Heckel	Mpondo et al., 2017
Varicelle	Écorce	Macération	Nga et al., 2016
Rougeole	Écorce	Macération avec le vin de palme (<i>Elaeis guineensis</i> Jacq.)	Nga et al., 2016
Diabète	Écorce	Infusion	Din et al., 2011

2.8. Conclusion et perspectives

Cette synthèse bibliographique a dressé l'état des connaissances actuelles sur *C. gabunensis*. L'espèce semble être bien documentée en termes de description botanique, d'anatomie du bois et d'ethnobotanique. Par contre, les facteurs expliquant les structures actuelles des populations demeurent à élucider en lien avec les exigences écologiques de l'espèce, dont les besoins en lumière et en fertilité des sols. Des études archéobotaniques et des dispositifs en conditions contrôlées seraient particulièrement utiles afin de mettre en place une stratégie de régénération adaptée à l'espèce. D'autres aspects méritent des investigations approfondies afin d'asseoir de véritables politiques de gestion durable de l'espèce, dont sa phénologie, sa croissance et les facteurs intervenant dans la régénération (prédation et parasitisme). Un diamètre minimum d'exploitation de 60 cm, tel qu'actuellement appliqué au Cameroun, est probablement trop faible, mais cela doit être confirmé par des études phénologiques. L'ensemble de ces informations devraient permettre de mettre en place des techniques sylvicoles efficaces qui permettraient le maintien de *C. gabunensis* sur le long terme.

Chapitre 3

New evidence on the role of past human activities and edaphic factors on the fine-scale distribution of an important timber species: *Cylicodiscus gabunensis* Harms



Charbon de bois présent dans le sol

La synthèse bibliographique exposée au chapitre 2 a mis en exergue un déficit de régénération de *C. gabunensis* en forêt dense humide sempervirente. Le présent chapitre (rédigé en anglais) vérifie si des facteurs historiques humains ou des facteurs édaphiques peuvent expliquer les structures des populations actuelles. Les perturbations anthropiques se traduisant généralement par une ouverture de la canopée, le présent chapitre s'intéresse indirectement aux besoins en lumière en lien avec notre première hypothèse. L'étude de l'influence des facteurs édaphiques permet d'aborder notre seconde hypothèse. Cette étude a été publiée sous la référence :

Ndonda Makemba, R., Moupela, C., Tosso, F., Brostaux, Y., Drouet, T., Oslisly, R., Freycon, V., & Doucet, J.L. New evidence on the role of past human activities and edaphic factors on the fine-scale distribution of an important timber species: *Cylicodiscus gabunensis* Harms. *For. Ecol. Manag.* **2022**, 521, 120440.

Abstract

Despite the implementation of management plans, commercial tree species densities are declining in the forests of Central Africa. In the region, *Cylicodiscus gabunensis* Harms (Fabaceae-Caesalpinioideae; common name 'okan'), is one such species most exploited, but its ecology remains poorly understood. The rarity of its regeneration in evergreen forest suggests that, like other commercial light-demanding species, the conditions that allowed populations to become established are no longer present. Using a combined archaeobotanical and pedological approach, the aim of this study is to identify the factors explaining the current distribution of *C. gabunensis* individuals at local scale. Within a plot of 1050 ha in a forest concession in south-eastern Gabon, we installed 40 archaeological pits equally divided between sites with and without *C. gabunensis*. The artefacts encountered were collected and analyzed. Charcoal masses were quantified and 18 charcoals were dated. These ages were compared with the average age of the tree population, using growth data from 50 individuals and heartwood dating from 4 individuals. An analysis of the physico-chemical properties of the soil was carried out on composite samples from each archaeological pit. Pottery sherds were found in two pits while charcoal was present in all pits, suggesting widespread human occupation and fire throughout the study area. Human occupation occurred in two phases: between 2480 and 1010 BP and from 590 to 80 BP. The abandonment of agricultural land at the end of this second phase could coincide with the establishment of the *C. gabunensis* cohort whose average age has been estimated at between 90 and 148 years. Soil analyses showed that *C. gabunensis* individuals were located on soils that were comparatively richer in element potentially toxic (Fe) and in some plant nutrients (K, P) and total nitrogen. The current scarcity of young trees argues for the implementation of a silviculture that integrates the light requirements of the species as well as the chemical fertility of the soil.

Keywords: *Cylicodiscus gabunensis*; Light-demanding species; Past human disturbances; Soil fertility; Population structure; Natural regeneration

3.1. Introduction

Logging in Central Africa is based on the implementation of management plans. These plans define a set of parameters, including cutting cycle and minimum harvesting diameter, which are set based on the calculation of recovery rates for harvested populations (Durrieu De Madron et al., 2000; Fargeot et al., 2004; Umunay et al., 2019). Despite the existence of these standards, which have given Central Africa a pioneering role in sustainable forest management, populations of key timber species are declining over time (Kalema and Kasenene, 2007). The rarity of their regeneration is thought to be the cause (Karsenty and Gourlet-Fleury, 2006; Vleminckx et al., 2014). These species are mostly light-demanding and are characterized by Gaussian population structures that reflect low natural regeneration and aging of the tree population (Doucet, 2003; Kouadio, 2009; Bourland, 2013; Morin-Rivat et al., 2017).

Many commercial species are light-demanding, and their current abundance in the canopy of Central African forests can be explained by anthropogenic disturbances dating back to the end of the 19th century. According to Morin-Rivat et al. (2017), several of these species have regenerated in fields abandoned by human populations following European colonization. This is evident from the frequency of charcoal and pottery sherds found in stands where these species are abundant (Biwolé et al., 2015a; Bourland et al., 2015), and a correspondence between the age of the charcoal and the average age of the tree populations studied was validated for four commercial species: *Triplochyton scleroxylon* K. Schum, *Terminalia superba* Engl. & Diels, *Erythrophleum suaveolens* Brenan and *Pericopsis elata* (Harms) Meeuwen (Morin-Rivat et al., 2017).

The physico-chemical characteristics of the soils can also play a determining role in the composition of forest stands, both on a large scale (5–100 km) (Swaine, 1996; Fayolle et al., 2012) and on a local scale (<5 km) (Vleminckx et al., 2017). This seems to be the case particularly for light-demanding species, which have higher acquisition strategies and growth rates on fertile soils than shade-tolerant species (Ashton and Hall, 1992). For example, Ouédraogo et al. (2016) showed that nutrient-rich substrates support more physiologically light-demanding species. However, soil fertility is thought to have little effect on the growth of most Fabaceae due to their ability to produce bacterial nodules, which facilitate the acquisition of phosphorus from the soil by producing more nitrogen-rich enzymes (phosphatases) that mineralize organic phosphorus (Nasto et al., 2014). However, the role of soil fertility in the growth of the few leguminous species without bacterial nodules, such as *Cylicodiscus gabunensis* Harms, is not known (Tedersoo et al., 2018).

Mainly known by the commercial name ‘okan’, *C. gabunensis* is the sixth-most exploited species in Central Africa (FRMi, 2018) and is the most exploited timber after *Aucoumea klaineana* Pierre in Gabon (ATIBT, 2010; FRMi, 2018). Its very dense and durable wood is used for heavy outdoor construction (Meunier et al., 2015). Due to a regeneration deficit in evergreen forest, the species is assumed to be

light-demanding, but its ecology remains poorly understood (Ndonda Makemba et al., 2019). Understanding the ecological factors behind the spatial distribution of tree species is a requirement for the sustainable management of their populations (Réjou-Méchain et al., 2021).

Using both archaeobotany and pedology, the present study aims to determine the factors explaining the distribution of *C. gabunensis* on a local scale. Two hypotheses are tested: (i) like other species with a Gaussian distribution of stem numbers per diameter class, *C. gabunensis* may have regenerated mainly in the 19th century in agricultural fallow land, (ii) because of the absence of bacterial nodules, the species may prefer nutrient-rich soils.

3.2. Materials and methods

3.2.1. Species studied

Cylicodiscus gabunensis (Fabaceae-Caesalpinioideae) is a large tree reaching 60 m in height (Meunier et al., 2015) found in rainforests from the Ivory Coast to the Republic of Congo (Ndonda Makemba et al., 2019). Its fruit is a long pod (60–100 cm long and 4.5–5 cm wide) that contains numerous winged seeds (7.5 cm long) dispersed by the wind (Meunier et al., 2015). The roots of the seedlings are often covered with ectotrophic mycorrhizae for a relatively short period (De La Mensbruge, 1966). These ectotrophic mycorrhizae probably disappear and are replaced by arbuscular endomycorrhizae during later tree growth (Onguene and Kuyper, 2001).

3.2.2. Study site and population characterization of *C. gabunensis*

The study was carried out in the sustainably managed concession granted to Precious Woods CEB, a FSC (Forest Stewardship Council) certified forestry company. The concession is located in the Lastoursville region of Gabon between 0°30'–1°00' S and 12°30'–14°00' E. It is composed of three forest management units (FMU 1, FMU 2 and FMU 3; Figure 3.1a) covering an area of 596.823 ha. The present study was carried out in FMU 2, specifically within the DynAfFor plot (<https://www.dynafac.org/>) (1.050 ha; Figure 3.1b). The forest in which the concession and this plot are located is evergreen and rich in Fabaceae and Burseraceae (White, 1986). According to Réjou-Méchain et al. (2021), these forests are divided between the Atlantic inland evergreen (27%, 15% and 14% of species are Fabaceae, Burseraceae and Myristicaceae respectively) and mixed evergreen (30%, 10% and 8% of species are Fabaceae, Olacaceae and Myristicaceae respectively) forest types. The soil is ferralitic on Francevillian sandstone. Elevations range between 300 and 700 m above sea level and some areas have significant slopes (TEREA, 2015). The climate is equatorial (Martin et al., 1981)

with two rainy seasons (March to May and October to December) alternating with two dry seasons (Cabailé and Fontès, 1978). The average annual temperature is 25.3 °C (Martin et al., 1981; Olivry, 1986) and annual rainfall is 1700 mm (Moupela et al., 2014). In the study area, densities of *C. gabunensis* (diameter at breast height, DBH \geq 20 cm) decrease overall from West to East and from North to South, with extreme mean values per FMU of 0.370 and 0.004 stems/ha. The diameter-class distribution of *C. gabunensis* is quite similar in the three FMUs, with a general Gaussian distribution pattern characterized by a relatively greater number of large-diameter trees (Figure 3.1a; TERE, 2015).

3.2.3. Anthraco-archaeological excavations

In order to explore the impact of past anthropic activities on the *C. gabunensis* populations, anthraco-archaeological excavations were performed. Within the DynAfFor plot 50 *C. gabunensis* individuals of DBH \geq 10 cm were inventoried and mapped. This mapping made it possible to define two main types of zone according to the presence or absence of the species (control zone). In each zone, 20 archaeobotanical excavation sites were carried out, evenly distributed according to a toposequence (lower, middle and upper slopes). In the site with *C. gabunensis*, pits of 60 cm \times 60 cm \times 60 cm were dug under the crown of each tree, while in the control sites, pits of the same dimensions were randomly positioned.

The soil of each pit was searched for charred plant material (charcoal, charred seeds) and pottery sherds. The excavations were removed in 10 cm layers. Each 10 cm layer of soil was sieved with a 1 mm mesh screen. After sieving, the remnants were dried and carefully sorted, distinguishing charcoal from charred seed pieces. They were then weighed to a precision of 0.01 mg following Talon et al. (2005) and Talon (2010). All other human artefacts were separated and described following the recommendations of Meister and Eggert (2008).

3.2.3.1. Radiocarbon dating of charcoal

Radiocarbon dating was conducted to compare the average age of the tree population with that of the charcoal collected by the anthraco-archaeological excavations. This dating was carried out on 18 charcoal samples, 9 of which were collected from sites with *C. gabunensis* and 9 from control sites. The dated charcoal samples were selected from hilltop pits according to the recommendations of Oslisly and White (2003). The dated charcoal samples were collected from the different soil layers in order to assess the relationship between soil depth and charcoal age. We favored charcoals close to pieces of pottery sherds, assuming that the ages were close. The Beta Analytic Testing Laboratory (BETA) (USA) dated the charcoal samples using National Electrostatics Corporation 250 kV single stage accelerator mass spectrometers (SSAMS). The calibration of dates was achieved using one of

the databases (SHCAL13) of the INTCAL 2013 program (Ramsey, 2009; Hogg et al., 2013).

3.2.4. Average age of the *C. gabunensis* population studied

In order to calculate the age of *C. gabunensis* trees, the growth of a sample of 50 individuals from the DynAfFor plot was measured annually from January 2015 to February 2017, following the proposed protocol of Tosso et al. (2020). As growth conditions may have varied over the last decades, the estimates obtained were compared to ages obtained by heartwood dating of four individuals of *C. gabunensis* whose growth was studied in the field (DBH; 80, 90, 100 and 110 cm). The samples were dated using the same methodology as the charcoal. They were randomly collected from individuals harvested by the logging company in the study area in 2017.

3.2.5. Soil sampling and analysis

Physico-chemical soil properties were analyzed to determine the contribution of soil characteristics to the distribution pattern of *C. gabunensis* in the study area. Soil cores from the top 20 cm were taken from the 40 excavation sites (20 sites with *C. gabunensis* and 20 control sites). Four soil samples were taken systematically along the four cardinal directions (North, South, East and West) at 3 m around the target trees in the sites with *C. gabunensis*. The same sampling protocol was followed in the control sites. A composite sample was then drawn for each sample site. Samples were air-dried at room temperature and analyzed using standard protocols (Pansu and Gautheyrou, 2006). Details on the methods used for soil physical and chemical analyses can be found in Appendix A.

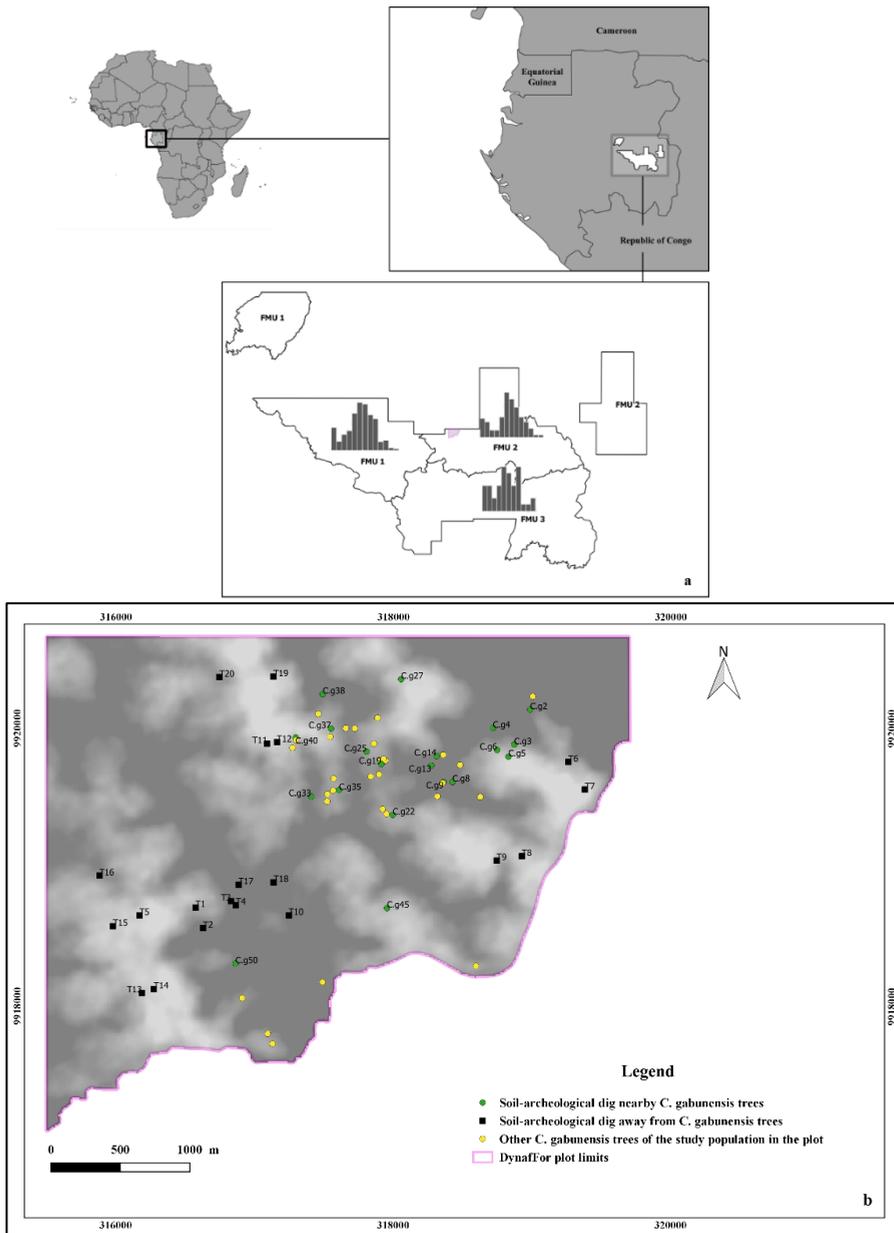


Figure 3.1. a. Representation of Precious Woods CEB’s three FMUs and associated diameter-class distribution; location of the DynAffFor plot (in pink); b. DynAffFor plot and control sampling sites, without *C. gabunensis* (squares in black; T1 to T20, continuous numbering) and with *C. gabunensis* (green circles; C.g.2 to C.g.45, noncontinuous numbering). Yellow circles represent unsampled *C. gabunensis* trees. The base map corresponds to the topography over a high (white) to low (grey) relief spectrum (data from Alaska Satellite Facility at 10 m resolution; ASF, 2018).

3.2.6. Data analysis

To test whether sites with and without *C. gabunensis* experienced similar anthropogenic disturbances, the cumulative total charred plant material masses per pit and per depth (0–20, 20–40 and 40–60 cm) were compared with an analysis of variance (ANOVA). A log transformation was performed on charcoal abundance to meet the normality and homoscedasticity assumptions.

The inventory of *C. gabunensis* individuals made it possible to draw up the population structure of the species and to compare it to the diameter-class distribution described within the three FMUs of Precious Woods CEB. Growth monitoring data were used to calculate the average annual growth in diameter (AAGD). It was calculated with equation (1):

$$AAGD = ((Df - D0))/nd \times 365.25 \quad (1)$$

Where: Df = final diameter (cm); $D0$ = initial diameter (cm); nd = number of days between the two measurements. $AAGD$ was used to estimate the mean age per diameter class of the *C. gabunensis* population in the study site. This age (AG) was obtained with equation (2):

$$AG = Dm / AAGD \quad (2)$$

With Dm representing the diameter obtained in the population structure mode. The mode was estimated after fitting a normal distribution function to the diametric-class distribution.

Data on the physico-chemical properties of the soil, associated with the total charcoal masses of the soil sampling sites, were processed via Principal Component Analysis (PCA). The influence of environmental factors on the distribution of *C. gabunensis* populations was determined by projecting sites with and without *C. gabunensis* in the first factorial plane. Subsequently, we executed a Kruskal-Wallis test to compare the soil properties between the control area and the area with *C. gabunensis* and corrected p-values for multiple comparisons using the false discovery rate (FDR) method (Benjamini and Hochberg, 1995). Additionally, we performed a correlation matrix analysis of the variables to identify which variables were correlated with each other and linear discriminant analysis (LDA) to find the most important variables to discriminate between the two groups (controls and with *C. gabunensis*). Prior to LDA, we performed a standardization of the variables, and then we excluded collinear variables at the threshold of 0.70 (function “vifcor” of the usdm package). The probability of assignment of the sampling sites to the two predefined groups (controls and with *C. gabunensis*) was calculated using LDA. Finally, significance of predefined groups was determined using a Welch two-sample *t*-test on the scores of the first linear discriminant (LD1). The Shapiro test

was used to test the normality of the distribution of the score data, and the Levene test was employed to check the homoscedasticity of the groups.

All analyses were carried out in the R statistical environment version 4.1.2 (R Core Team, 2021) using mainly the packages “modeest” (Poncet and Poncet, 2019), “FactoMineR” (Husson et al., 2016) and “MASS” (Ripley et al., 2013).

3.3. Results

3.3.1. Charred plant remains and pottery sherds

The charcoal represented the totality of the masses, since no charred seeds were identified. Charred plant macroremains were found in all soil pits to a depth of 60 cm. However, these quantities were not significantly different between the sites with *C. gabunensis* and the control sites, the same trend was observed between soil layers (Table 3.1). Pottery sherds were found in two pits in the control site, between 0 and 20 cm depth. The pottery sherds did not show any specific decoration and their small size (between 5 and 17 cm²) did not allow the establishment of a ceramic typochronology (Figure 3.2a). Pieces of reddened soil and charcoal-associated soil were found in the pits near the stems of *C. gabunensis*, indicating repeated fires in the study area (Figure 3.2b; Table 3.2). These pottery sherds, pieces of reddened soil and lumps of soil were found in the vicinity of the charcoal (Table 3.2).

Table 3.1. Summary of charcoal mass (average \pm SD) as a function of vegetation (*C. gabunensis* vs control) and ANOVA test values after log transformation, as a function of depth in cm.

Depth (cm)	<i>C. gabunensis</i> (g)	Control (g)	Charcoal	
			F	P
0-20	10.5 \pm 21.6	12.4 \pm 25.7	0.364	0.55
20-40	20.7 \pm 53.9	2.9 \pm 4.0	2.473	0.124
40-60	10.8 \pm 34.0	2 \pm 4.3	0.72	0.401
Total	42 \pm 73.9	17.4 \pm 27.2	0.522	0.474



Figure 3.2. Artefacts and fragments of reddened soil found in the study area: **a.** Pottery sherds found between 0 and 20 cm depth in the control sites; **b.** From top to bottom, the first three lines represent fragments of reddened soil, the last two lines represent lumps of soil associated with charcoal, found between 20 and 40 cm and 30 –40 cm depth respectively in sites with *C. gabunensis*.

Table 3.2. Raw dates in BP years with BetaCal 3.21 calibration.

Map code	Sample code	Depth (cm)	Ages (^{14}C yr BP, 1σ)	Ages (cal yr BP, 1σ)	Archaeology
T17	Beta-545202	40-50	2480 \pm 30	2622/2514	-
T10	Beta-545203	50-60	2420 \pm 30	2595/2525	-
C.g5	Beta-545190	50-60	2330 \pm 30	2308/2239	-
T14	Beta-545200	20-30	1010 \pm 30	929/798	-
T6	Beta-545204	0-10	590 \pm 30	597/556	Pot.
C.g37	Beta-545194	30-40	570 \pm 30	592/558	-
T13	Beta-545206	20-30	440 \pm 30	444/384	-
C.g4	Beta-545196	10-20	410 \pm 30	456/379	-
C.g14	Beta-545193	20-30	400 \pm 30	455/376	RS
T15	Beta-545201	30-40	310 \pm 30	393/319	-
T16	Beta-545198	0-10	260 \pm 30	271/208	-
C.g27	Beta-545189	40-50	240 \pm 30	267/201	CS
C.g25	Beta-545195	20-30	230 \pm 30	204/156	RS
C.g4	Beta-545191	0-10	200 \pm 30	222/144	-
C.g50	Beta-545197	0-10	190 \pm 30	144/64	-
T19	Beta-545199	10-20	160 \pm 30	215/105	-
C.g22	Beta-545192	10-20	150 \pm 30	211/108	-
T7	Beta-545205	10-20	80 \pm 30	156/103	Pot.

“Map code” refers to the sample codes shown in Figure 3.1b (T = control, C.g = number of studied *C. gabunensis*). Pot. = pottery sherds; RS = reddened soil and CS = charcoal-associated soil.

3.3.2. Temporal distribution of radiocarbon ages of wood charcoal

The radiocarbon ages obtained for the 18 charcoals were in the Late Holocene. The dates range from 2480 ^{14}C yr BP (control date) to 2330 BP (*C. gabunensis* date) and from 150 to 80 BP, respectively for the *C. gabunensis* and control dates (Table 3.2). The age of remains was divided into two phases. A first phase with 22% of the dates between 2480 and 1010 BP (phase A), and a second phase with 78% of the dates between 590 and 80 BP (phase B). These two phases were separated by a hiatus. Dates after 1010 cal. BP were concentrated in the first 30 cm of depth, except for three that were between 30 and 50 cm (Table 3.2), while the older dates were obtained at depths of 40 to 60 cm (Table 3.2). The charcoals associated with pottery sherds, reddened earth and charcoal associated soil were aged between 590 and

80 BP, and between 400 and 230 BP respectively, and were from the pre-colonial period.

3.3.3. Growth and age of the *C. gabunensis* population studied

The average annual diameter growth obtained for the study population was 0.64 ± 0.27 cm yr⁻¹ (95% CI). Considering the distribution mode obtained at 94.67 cm (Figure 3a), the average age of the cohort can be estimated to be 148 years old. C¹⁴ dating of four wood samples taken from the heartwood of *C. gabunensis* trees of varying diameters (80, 90, 100 and 110 cm) gave slightly lower ages (Table 3.3).

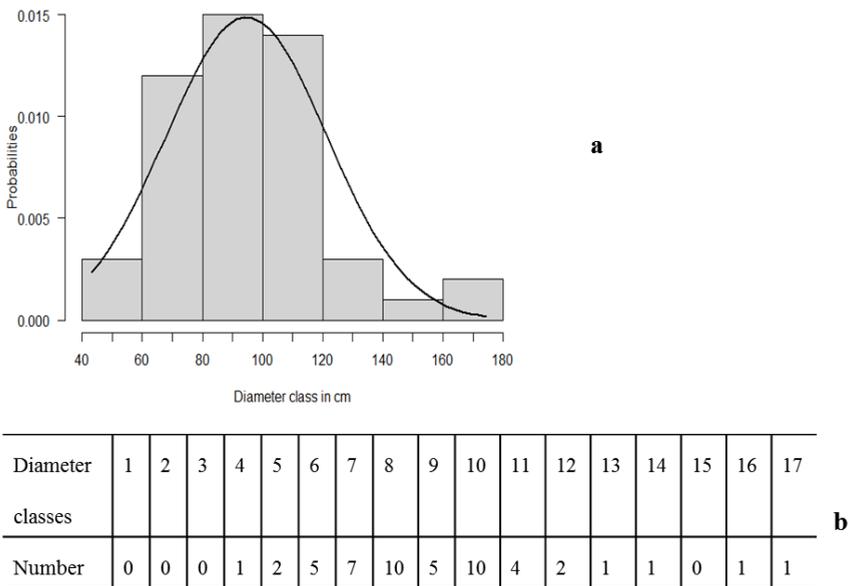


Figure 3.3. a. Diameter distribution of *Cylicodiscus gabunensis* stems obtained from the inventory of the study site and fitted with a curve for mode determination: (i) the x-axis shows 7 diameter classes ([40–60[, [60–80[, ..., [160–180[cm), (ii) the y-axis represents the probabilities of the normal distribution for each diameter class; **b.** Distribution of *C. gabunensis* stem numbers by diameter class in the DynAffFor plot. Diameter class (1 = 10 to 19.9 cm; 2 = 20 to 29.9 cm; ...; 17 = 170 to 179.9 cm).

Table 3.3. Raw dates in BP years of *C. gabunensis* trees. The dates are ordered from the most recent to the oldest. C.g = number of studied *C. gabunensis*.

Sample code	Trees	Diameter (cm)	Years BP \pm SD
Beta-591249	C.g36	100	90 \pm 30
Beta-591247	C.g19	110	100 \pm 30
Beta-591250	C.g14	80	110 \pm 30
Beta-591248	C.g27	90	110 \pm 30

3.3.4. Influence of edaphic factors on the distribution of *C. gabunensis* stems

In a first step, possible associations between sampling sites and soil variables were explored with a PCA. The eigenvalue graph (screeplot) allowed us to retain four PCA axes (Appendix B). The first four axes, respectively, explained 41.5, 23.3, 10.4 and 6.0 % of the total variance of 81.16%. On the first four axes and in descending order, the variables contributing most to the axes were: (i) cationic exchange capacity (CEC), total nitrogen (N) and Al (axis 1); (ii) electrical conductivity (EC), pH-H₂O and Fe (axis2); (iii) Ca, Mn and Mg (axis3) and (iv) K, pH-H₂O and OM (axis 4) (Appendix C). PCA indicated a separation of the sites into two groups (control and *C. gabunensis*) on the factorial plane formed by the first two axes (Figure 3.4). The graphical representation on the factorial plane formed by axes 1 and 3 did not provide any additional information. Several soil properties varied significantly between control and *C. gabunensis*. When corrected for multiple comparisons with the FDR method, the results remained significantly the same. The pH-H₂O, pH-Cohex and Mn were significantly higher in the control sites than in the *C. gabunensis* sites. While EC, CEC, OM, Al, Fe, K, P and N were significantly higher in the sites with *C. gabunensis*. Soil texture, Ca, Mg and Zn did not show significant differences between the two types of areas (Appendix D).

Prior to LDA analysis, 8 of the 18 standardized variables were excluded due to collinearity (CEC, Sand, pH-H₂O, EC, N, Al, Silt and Mg): CEC covaried positively with N and Clay. EC covaried with Fe, while N covaried positively with OM and Al. Finally, Mg covaried positively with Ca (Appendix E). The LDA showed discrimination between the different groups. The a posteriori probabilities of belonging to the different groups allowed 87.5% of the sites to be correctly classified. Three sites with *C. gabunensis* were reclassified as control sites and two control sites as sites with *C. gabunensis* (Figure 3.5). The probabilities of assignment of the sampling sites to the groups formed are shown in Appendix F. Negative values of LD1 are associated with the control group, while positive values are more related to the group with *C. gabunensis*. Subsequently, we investigated the correlations of each variable with LD1. The strongest correlations are with Mn (0.68), Fe (0.61) and OM (0.46). The negative values of the correlation between the

variables and LD1 indicate the variables associated with the control group (Mn, Ca and Zn), while LD1 was positively correlated with the variables Fe, OM, Charcoal, K, Clay and P (Appendix G). The two categories of groups differed significantly on LD1 (Welch two-sample t-test: $t = -7.05$, $df = 34.76$, $p < 0.001$).

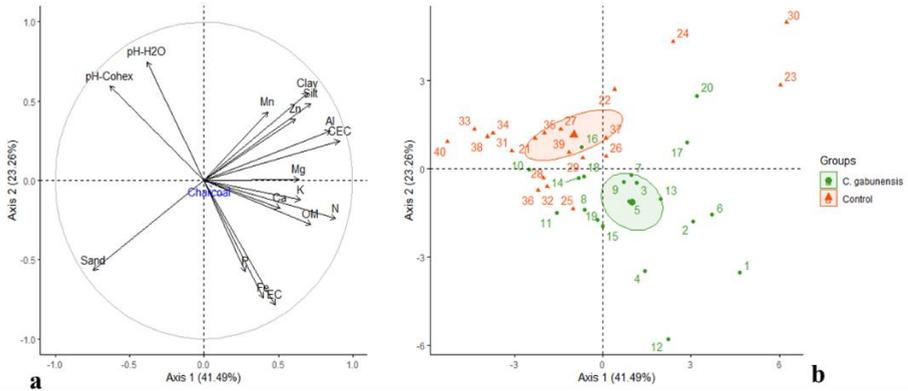


Figure 3.4. Representation in the first factorial plane of the principal component analysis carried out on the environmental variables of the sites with (in green) and without (in orange) *C. gabunensis*. **a.** The correlation circle resulting from the PCA on quantitative variables with coefficients of charcoal added as supplementary variable (in blue). **b.** Score projections are colored according to areas with and without *C. gabunensis*. Confidence ellipses describing the differentiation pattern of the two zones. See Appendix 1 for the meaning of the codes of the explanatory variables.

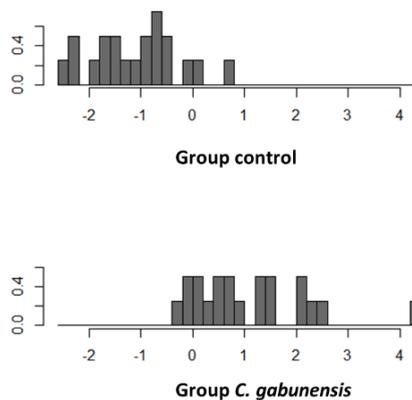


Figure 3.5. Graphical representation of the separation of sites with and without *C. gabunensis*. The x-axis represents the discriminant axis (LD1), and the y-axis represents the scores of the sample sites.

3.4. Discussion

3.4.1. *C. gabunensis* occurs in formerly cultivated areas

In this study, we aimed to characterize the timing and evidence of past human activities in relation to *C. gabunensis* populations at the local scale in the rain forests of south-eastern Gabon. We found evidence of human activity and settlement, which was mainly dated to the late Holocene. Variations in charcoal abundance obtained in sites with *C. gabunensis* were similar to those found by Biwolé et al. (2015a). Charcoal was found in all pits, suggesting that man had a major impact throughout the study area. The large quantities of charcoal associated with pottery sherds, pieces of fire-reddened soil and lumps of burnt soil suggest a significant past human occupation in the study area. In this regard, Vleminckx et al. (2014) assume that the lack of significance between control and sites with *C. gabunensis* could be related to homogeneous past anthropogenic disturbances, thus blurring the signal of human disturbances. However, with a similar method, Bourland et al. (2015) found significantly higher charcoal masses in soils collected in stands of another timber light-demanding species (*Pericopsis elata*).

Dates of human occupation found in several studies in central Africa correspond to the dates we found at in our study area (Figure 3.6). Radiocarbon dating of selected charcoals showed that human occupation occurred in two phases: between 2480 and 1010 BP, and from 590 and 80 BP. The chronological phases obtained go back more than two thousand years (2480 ± 30 BP) reflecting a succession of human disturbances. By dating 10 organic pieces, Biwolé et al. (2015a) established a chronology of ancient fires in forests of south-western Cameroon. The authors identified two main periods of human occupancy: one from 2200 to 1500 BP and a second from three centuries. Excluding a charcoal sample taken at 110 cm and dated to 9400 BP, Vleminckx et al. (2014) also obtain two periods of human occupation based on 59 dates. A first period between 2745 and 1495 BP, and a second more recent period between 860 and 80 BP. By dating 43 charcoals Morin-Rivat et al. (2014) established a chronology of ancient fires that spans three periods of anthropogenic impacts in the forests of south-eastern Cameroon and northern Republic of Congo. The three periods were divided into two more recent periods and a third older period (with two dates 12620 and 4610 BP). The two recent periods of human expansion ranged from 2300 to 1300 BP and the other from below 670 BP. The third older period could be explained by deeper trenches in their study. Indeed, these dates were obtained respectively at 120 and 145 cm depth. The two recent periods in our study were obtained at a maximum depth of 60 cm, whereas in Morin-Rivat et al. (2014) the maximum depth was 75 cm for the same recent periods except for one sample located at 210 cm and dated to 195 BP.

During the Holocene around 3000 BP, the climate change that occurred in Central Africa (Schwartz, 1992; Assi Kaudjhis et al., 2010) is thought to have modified forest cover and favored the expansion of Bantu populations (Schwartz, 1992; Ngomanda et al., 2009; Oslisly et al., 2013b). The first phase of expansion of the Bantu populations has been estimated between 2300 and 1400 BP and corresponds to a massive arrival of human populations from the northwest of Cameroon. A second phase of expansion took place between 670 and 20 BP, separated by a phase of depopulation (Wotzka, 2006; Oslisly et al., 2013a; Morin-Rivat et al., 2016). The Bantu people roamed the forests and practised shifting cultivation on bushland, then left former agricultural land fallow. Many authors have demonstrated agricultural impacts on forests, through the observation of charcoal and artefacts (Willis et al., 2004; Oslisly et al., 2013b; Morin-Rivat et al., 2014; Biwolé et al., 2015a). Metallurgical needs could also explain the abundance of charcoal (Schwartz, 1992; Maley, 2003; Neumann et al., 2012). Indeed, to obtain fuel for smelting iron ore, the Bantu populations cleared large areas of forest around their homes or forge sites (Clist, 1990). However, we did not find any slag or old smelting furnaces which are a direct sign of metallurgy as indicated by Assoko Ndong (2002). Also, in this study, we did not find carbonized seeds, compared to other studies (Gillet and Doucet, 2013; Morin-Rivat et al., 2014; Biwolé et al., 2015a). In their studies, the latter authors found mainly carbonized seeds of *Elaeis guineensis* Jacq. and *Canarium schweinfurthii* Engl. Two species known for their capacity to provide subsistence to ancient populations, and which favored their sedentarisation (Oslisly et al., 2000; Clist, 2006). Moreover, Gillet and Doucet (2013) and Biwolé et al. (2015a) highlighted that the presence of charred seeds was linked to intensive human activities. It is therefore likely that our study area was considered a transient camp area where agricultural activities were practiced as reported by Oslisly et al. (2000). The presence of pottery sherds in the study site constitutes irrefutable evidence of human presence, confirming other observations made in central Gabon (Oslisly, 1999; Assoko Ndong, 2002), the Republic of Congo (Morin-Rivat et al., 2014) and southwest Cameroon (Biwolé et al., 2015a). The hypothesis of a past anthropisation of the study area culminating two or three centuries ago is therefore well supported by our observations.

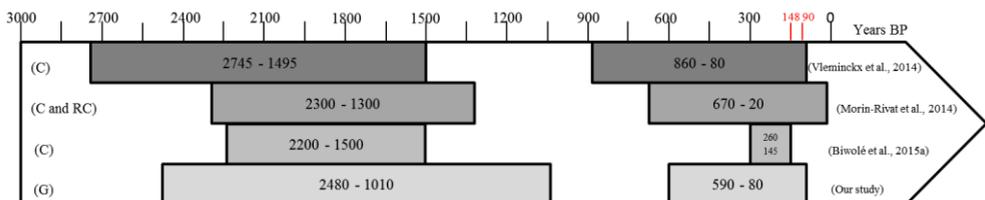


Figure 3.6. Timeline based on uncalibrated ages of the two recent periods of human expansion, adapted from, Vleminckx et al. (2014), Morin-Rivat et al. (2014), Biwolé et al. (2015a) and the tree ages of *C. gabunensis* (in red). Letters in brackets represent countries: C = Cameroon; RC = Republic of Congo and G = Gabon.

3.4.2. *C. gabunensis*, a species that regenerates in fallow land

The Gaussian population structure obtained in our study area could be explained by a regeneration dating back between one and two centuries depending on the estimation method used. Heartwood dating of the dominant trees gives an estimate of between 90 and 110 years, while the estimate based on the average annual growth of the population is 148 years. Lower values obtained by the first method are not surprising. Indeed Ligot et al. (2019) have shown that analysis of data from harvested individuals tends to overestimate growth rate because the trees selected by foresters are generally the most vigorous and therefore grew faster than the rest of the cohort.

By comparing the age of charcoal and trees, it is likely that *C. gabunensis* regenerated in fallow land after agricultural abandonment, like other species now dominating the canopy and exploited for their wood (Gillet and Doucet, 2013; Morin-Rivat et al., 2017). According to Morin-Rivat et al. (2016), the charred botanical remains indicate two types of land use: (i) domestic, with oil palm endocarps most often associated with pottery sherds (villages) and (ii) agricultural, with charcoal as a remnant of slash-and-burn agriculture (fields). The fact that the pottery sherds were found in areas without *C. gabunensis* is therefore not surprising. A similar distribution pattern has been observed for *Lophira alata* Banks ex C.F. Gaertn by Biwolé et al. (2015a) in Cameroon. Like this species, *C. gabunensis* may have regenerated in fallow land rather than on bare soils in former villages (Biwolé et al., 2015b). Several authors have shown that this anthropogenic impact on the establishment of light-demanding species dates back about two centuries (Gillet and Doucet, 2013; Biwolé et al., 2015a; Bourland et al., 2015).

3.4.3. *C. gabunensis* prefers soils rich in Fe, K, P and N

We assumed that *C. gabunensis* may prefer nutrient-rich soils. Our results show that soils from sites with *C. gabunensis* have significantly higher values of: EC, CEC, OM, Al, Fe, K, P and N. While pH-H₂O, pH-Cohex and Mn were significantly higher in control sites than in sites with *C. gabunensis* (Appendix D). According to LDA, the species seems to be preferentially present on soils characterized by relatively high levels of Clay, OM, Fe, K and P. Clay had a strong positive correlation with CEC, and Al which differed significantly between the two types of sites. Similarly, OM had a strong positive correlation with N. As these variables were excluded from LDA analysis we can therefore assume that: CEC, Al, N and EC are also part of the soil properties that can explain the presence of *C. gabunensis* in our study area. Although we obtained significant differences in pH between control and *C. gabunensis* sites, tropical soils are generally low pH (Sanchez, 1976). And less fertile and toxic soils are often characterized by deficiencies in plant-available nutrients (e.g., Ca, Mg and P) (Sanchez, 1976). This is not the case in our study. For Ca and Mg, levels did not differ significantly

between control and *C. gabunensis* sites, while available phosphorus levels were significantly higher in *C. gabunensis* sites than in control sites. This confirms our second hypothesis that *C. gabunensis* might prefer nutrient rich soils. Other studies in Central Africa have also demonstrated the influence of chemical soil properties on the likelihood of establishment and abundance of commercial upper canopy species (Hall et al., 2004; Medjibe et al., 2011; Vleminckx et al., 2020). In West Africa and the Amazon, the link between soil nutrients and the presence of tree species confirms the crucial role played by soil nutrients in the distribution of plant species (Swaine, 1996; Wieringa and Poorter, 2004; Svenning et al., 2004, 2006; Paoli et al., 2006). The establishment of *C. gabunensis* seedlings on relatively fertile soils could give a competitive advantage to this species, which does not withstand well competition with other woody species in its first years of growth (Doucet et al., 2016).

3.5. Conclusion

The combination of anthropogenic disturbance and chemical fertility of the soil seems to explain the establishment of *C. gabunensis* in the evergreen forests of south-eastern Gabon. Today, the regeneration deficit observed for this species is potentially due to the forest closure and absence of large-scale anthropogenic disturbance. The scarcity of *C. gabunensis* seedlings and saplings in evergreen forests (Duah-Gyamfi et al., 2014a; Ada et al., 2020) suggests that the canopy openings created for slash-and-burn cultivation, followed by a long recovery period, no longer occur, following the sedentarisation of agriculture (van Gemerden et al., 2003). The impact of selective logging as carried out in managed forests on seedling establishment should be investigated, as well as a finer quantification of light requirements so that a silviculture adapted to the species can allow the maintenance of production capacity in the long term.

Chapitre 4

Phénologie, parasitisme des graines et besoins en lumière de *Cylicodiscus gabunensis* Harms



Okan en fructification



Etude des besoins en lumière

Le chapitre précédent a montré que la combinaison des pratiques agricoles passées et la disponibilité en certains nutriments du sol a pu jouer un rôle dans la répartition spatiale de *C. gabunensis*. Le présent chapitre, non publié, examine d'autres facteurs qui pourraient expliquer le manque de régénération de l'espèce. Il explore l'irrégularité de la fructification (Hypothèse 3) et tente d'objectiver les besoins en lumière des plantules (Hypothèse 1).

Résumé

Les processus impliqués dans la régénération d'espèces arbres d'importance économique sont insuffisamment documentés et restent mal compris. Pourtant, comprendre les multiples interactions impliquées dans la régénération naturelle des arbres tropicaux aiderait à concevoir des stratégies de gestion efficace. Dans cette étude, réalisée dans le sud-est du Gabon, nous avons tenté de préciser l'écologie d'une importante essence commerciale l'okan, *Cylicodiscus gabunensis* Harms. Compte tenu du déficit de régénération naturelle de cette espèce en forêt en dense humide sempervirente, nous avons tenté de déterminer différents facteurs impliqués dans le succès reproducteur : la régularité de la floraison et de la fructification, le parasitisme des graines et les besoins en lumière. Finalement l'impact de l'exploitation forestière sélective sur la régénération a été quantifié dans une forêt du sud-est du Gabon. La saisonnalité de la floraison et de la fructification a été déterminée à l'aide des relevés phénologiques mensuels réalisés pendant 32 mois. Le parasitisme des graines après fructification a été déterminé en dénombrant les graines parasitées et saines suivant huit directions cardinales sous cinq semenciers. La réponse des plantules de *C. gabunensis* à l'éclairement a été quantifiée à l'aide d'un dispositif semi-contrôlé. Enfin, l'impact de l'exploitation a été quantifié en dénombrant les plantules et en mesurant leurs caractéristiques (hauteur et diamètre), dans deux parcelles (une parcelle exploitée et une non exploitée). Une fructification régulière et annuelle a été constatée. Le parasitisme des graines était élevé sous les semenciers jusqu'à 60 mètres des semenciers et était causé par un microlépidoptère. La croissance et l'allocation de la biomasse variaient en fonction de l'éclairement avec une croissance optimale située entre 10 et 40 % d'éclairement relatif, ce qui explique que le nombre de plantules de *C. gabunensis* était significativement plus important en zone exploitée comparativement à la zone non exploitée. Ces résultats suggèrent des meilleures conditions de croissance en forêt exploitée durablement. En conséquence, c'est l'ouverture de la canopée à distance des semenciers qui semble être une condition nécessaire à la régénération de l'espèce.

Mots-clés : *Cylicodiscus gabunensis*, phénologie, parasitisme, diaspores, éclairement relatif, taux de croissance, exploitation forestière, arbres tropicaux.

4.1. Introduction

La régénération naturelle des arbres tropicaux est un processus complexe qui dépend d'une combinaison de nombreux facteurs, tant biotiques qu'abiotiques (Liu et al., 2020). Elle inclut l'ensemble des processus biologiques et écologiques permettant le renouvellement des arbres, de la fructification à la dissémination des diaspores, au recrutement d'un nouvel individu capable de se reproduire (Rollet, 1969; Baraloto, 2003; Flores, 2005). Son rôle est crucial pour préserver l'intégrité de la structure de la communauté forestière (Souza, 2021). En effet, si l'arbre ne fructifie que rarement, et/ou si ses fruits n'arrivent pas à maturité ou sont peu abondants (Kennedy, 1935), on pourrait assister progressivement à un vieillissement de la population.

La phénologie, qui étudie les phases de développement des arbres en relation avec les variations saisonnières (Tosso et al., 2020), est un facteur clé de la régénération naturelle (Pendje, 1994; Puig, 1995; Feer et al., 2001). Les arbres produisent des graines à des moments spécifiques de l'année, ce qui est souvent synchronisé avec des conditions environnementales optimales pour la germination et la survie des plantules (Feer et al., 2001 ; Tosso et al., 2020). Cependant, une part substantielle de la biologie des arbres tropicaux reste insuffisamment connue, avec probablement des répercussions significatives sur la gestion durable des forêts.

Le parasitisme des graines par des organismes tels que les insectes, les champignons et les bactéries peut avoir un impact non négligeable sur la germination, la survie et la vigueur des plantules (Bationo, 1996; Turner, 2013). En effet, certains parasites peuvent se nourrir des réserves nutritives contenues dans les graines, tandis que d'autres attaquent directement les jeunes plantules émergentes. En outre, l'hypothèse de Janzen-Connell suggère une mortalité plus élevée des semences proches des arbres reproducteurs en raison d'une occurrence accrue de prédateurs, d'agents pathogènes et d'herbivores attirés par l'arbre producteur (Janzen, 1970; Connell, 1971). En conséquence, le parasitisme /la prédation des graines, complexifie la dynamique de régénération des espèces, ce qui est particulièrement préoccupant pour celles qui sont exploitées pour leur bois d'œuvre et déficitaires en régénération.

Outre ces défis, les plantules ont des besoins spécifiques en lumière pour leur croissance et leur survie (Dupuy, 1998; Poorter, 1999). La compétition pour la lumière est intense dans les strates inférieures de la forêt, où la canopée dense limite la quantité de lumière atteignant les plantules (Baralato, 2003). L'exploitation forestière peut entraîner l'ouverture de la canopée, créant ainsi des conditions favorables à la croissance des plantules qui nécessitent une plus grande quantité de lumière (Duah-Gyamfi et al., 2014a). De plus, il est crucial de comprendre les exigences lumineuses propres à chaque espèce d'arbre (Tosso, 2018) afin de renforcer l'efficacité des initiatives de reboisement et de restauration, notamment dans les concessions forestières certifiées qui pratiquent la restauration des zones dégradées (Chazdon, 2008; Thomas et al., 2014; Loo et al., 2015). Comme

l'exploitation forestière ne peut être durable que lorsque l'extraction du bois est équilibrée par le recrutement, il est important de comprendre les facteurs déterminant la production de semences et d'examiner les conditions de croissance des plantules d'arbres d'intérêt. Des études approfondies de ces facteurs pourraient aider à mieux comprendre la dynamique des populations des arbres et à développer des stratégies de conservation efficaces, en particulier pour les espèces d'arbre déficitaires en régénération et faisant l'objet d'une exploitation industrielle à l'instar de *Cylicodiscus gabunensis*, une espèce d'arbre économiquement importante dans les forêts tropicales denses humides africaines (Ndonga Makemba et al., 2019).

L'objectif de la présente étude est de tenter de comprendre les mécanismes impliqués dans ce déficit de régénération en étudiant (i) les rythmes phénologiques de l'espèce ; (ii) le parasitisme des graines ; (iii) les besoins en lumière des plantules ; et (iv) l'impact de l'exploitation forestière sur la régénération.

4.2. Matériel et méthodes

4.2.1. Site d'études

L'étude des facteurs pouvant influencer la régénération naturelle de *C. gabunensis* a été réalisée dans le sud-est du Gabon, dans la concession forestière attribuée à la société Precious Woods CEB certifiée FSC et PEFC (0°30' S, 12°30' E) et plus précisément au sein des dispositifs DynAfFor et P3FAC. Le projet P3FAC (Partenariat public/privé pour gérer les forêts d'Afrique centrale) fait suite au projet DynAfFor. Ces deux projets ont pour but d'apporter des données robustes sur la dynamique des populations des espèces commerciales. Ils reposent sur des réseaux de parcelles et de sentiers implantés au sein des concessions forestières (www.dynafac.org). Le climat est équatorial et se caractérise par deux saisons de pluies distinctes : mars à mai et d'octobre à décembre. La température moyenne mensuelle varie entre 21 et 28°C (TEREA, 2015) et les précipitations annuelles sont d'environ 1700 mm (Moupela et al., 2014). L'altitude varie entre 300 et 700 m (TEREA, 2015). Les sols sont des Ferrasols (Jones et al., 2013). Les forêts sont sempervirentes et dominées par les Fabaceae, Burseraceae, Olacaceae et Myristicaceae (Réjou-Méchain et al., 2021).

4.2.2. Espèce étudiée

Cylicodiscus gabunensis Harms (Fabaceae, Caesalpinioideae) est l'une des plus grandes espèces d'arbres des forêts d'Afrique centrale. C'est une espèce productrice de bois d'œuvre de grande importance économique et très souvent utilisée dans la médecine traditionnelle (Meunier et al., 2015; Ndonga Makemba et al., 2019). *Cylicodiscus gabunensis* est associée aux forêts denses humides (Meunier et al., 2015). Dans la zone d'étude, il a été démontré que *C. gabunensis* se serait régénérée dans des zones ayant subi des anciennes perturbations anthropiques sur des sols

relativement fertiles (Ndonda Makemba et al., 2022). Aujourd'hui, sa régénération est rare dans les forêts denses humides sempervirentes. Elle a été classée comme une espèce pionnière par certains auteurs (Doucet, 2003 ; Meunier et al., 2015) et comme une espèce modérément exigeante en lumière par Hawthorne (1995). *C. gabunensis* est une espèce hermaphrodite, dont les graines sont dispersées par le vent. Cette espèce combine paradoxalement un bois extrêmement dense (densité du bois de 910 kg/m³) (Meunier et al., 2015) et un taux de croissance du diamètre relativement élevé (0,64 cm/an) (Ndonda Makemba et al., 2022).

4.2.3. Collecte et analyse des données

Phénologie de C. gabunensis

Les observations directes de la phénologie ont été effectuées sur 50 individus, puis 28 (après le passage de l'exploitation forestière ; Tableau 4.1) le long d'un circuit phénologique faisant partie du dispositif DynAfFor (www.dynafac.org). Pour chaque arbre, nous avons examiné la phénologie végétative et reproductive à l'aide de jumelles sur base mensuelle. L'ampleur de la défeuillaison, de la feuillaison, de la floraison et de la fructification a été déterminé en évaluant le pourcentage de (non) couverture de la cime par les organes recherchés suivant les protocoles proposés par Doucet (2003) et Tosso et al. (2020). Les observations ont été confirmées en observant certains organes tombés au sol. Le suivi a été réalisé entre 2017 et 2020, sur 32 mois. L'exploitation forestière s'étant déroulée en juillet 2017, les observations ont porté sur 6 mois avant et 26 mois après l'exploitation. Des régressions logistiques ont permis de modéliser la probabilité de fructification en fonction du diamètre. Le diamètre de fructification régulière (Dfr) a ensuite été calculé en considérant une probabilité de fructification de 50 % (Newstrom et al., 1994). Les analyses ont été faites à l'aide du logiciel R et utilisant la fonction "glm()" (R version 4.1.2, R Core Team, 2021).

Tableau 4.1. Répartition des effectifs des arbres suivis par classe de diamètre allant de 4= [40-50[, 5= [50-60[, ..., 16= [160-170[et 17= [170-180[cm, avant et après exploitation.

Classes de diamètres	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
Effectifs avant	1	2	5	7	10	5	10	4	2	1	1	0	1	1
Effectifs après	1	2	3	9	3	3	2	1	1	0	0	1	1	1

Parasitisme des graines de C. gabunensis

Afin d'estimer le taux de parasitisme et d'identifier les parasites des graines, cinq semenciers de *C. gabunensis* libérant des graines ont été sélectionnés pour l'étude. Les semenciers étaient distants d'au moins 1,5 km, leur diamètre était compris entre 82 et 178 cm. Comme la dispersion des graines des espèces anémochores, excède rarement 100 m (Alexandre, 1982; Willson and Crome, 1989), au pied de chaque semencier, huit layons de 100 mètres de long ont été mesurés et tracés tous les 45° d'azimut à partir du Nord magnétique, suivant huit directions cardinales (Nord, Nord-Est, Est, Sud-Est, Sud, Sud-Ouest, Ouest et Nord-Ouest). Sur chaque layon, dix placettes carrées ont été délimitées. La distance entre les centres de placettes était égale à 10 mètres (Figure 4.1). Un taux d'échantillonnage global et par cercle concentrique de 2 % a été appliqué, il s'ensuit que la taille des placettes augmentait avec la distance par rapport à l'arbre. Au total, quatre-vingts placettes (huit par cercle concentrique) ont été installées autour de chaque semencier de *C. gabunensis*. Toutes les graines collectées à une même distance (0-10 ; 10-20 ; ... ; 90-100 m) ont formé un lot de collecte pour chaque arbre. Un dénombrement des graines (saines et parasitées) de chaque lot a été effectué. Les différentes catégories des graines ont été comparées dans chaque classe de distance (0-10 ; 10-20 ; ... ; 90-100 m), tous semenciers confondus, en utilisant le test non paramétrique de Wilcoxon car les conditions de normalité et d'homoscédasticité n'étaient pas remplies. Des régressions logistiques ont permis de modéliser la probabilité du parasitisme en fonction de la distance. Les analyses ont été effectuées à l'aide de la fonction "wilcox.test()", sur le logiciel R (R version 4.1.2, R Core Team, 2021).

Par la suite, les potentiels parasites présents dans les graines et dans les fruits au sol ont été collectés et conservés dans des boîtes munies d'un dispositif d'aération, d'un peu d'eau jusqu'à obtention des individus adultes. Compte tenu du temps imparti à cette étude, les insectes n'ont pas pu être identifiés. Toutefois, des observations morphologiques ont été réalisées au laboratoire d'entomologie de Gembloux Agro-Bio Tech par Romaric Ndonga Makemba et Jeannine Bortels.

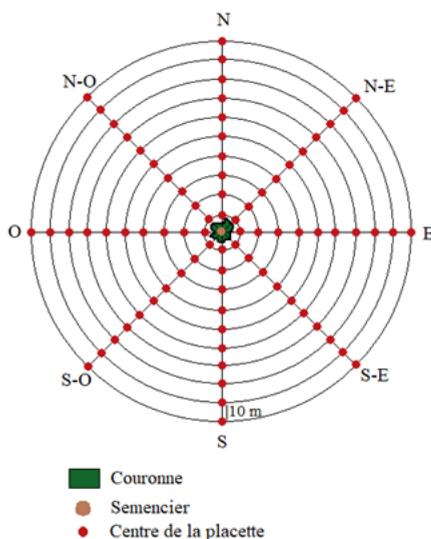


Figure 4.1. Illustration du dispositif d'échantillonnage autour des semenciers suivant les huit directions cardinales (N, N-E, E, S-E, S, S-O, O et N-O).

Etude des besoins en lumière des plantules de C. gabunensis

Cette étude visait à suivre la croissance et la mortalité des plantules de *C. gabunensis* dans un dispositif où seule la lumière était contrôlée en tant que paramètre, dans le but de déterminer les conditions optimales de croissance de cette espèce. L'expérimentation a été réalisée pendant deux ans (à partir d'avril 2019). Six ombrières ($3 \times 2 \times 1,8$ m) ont été construites en utilisant de petites lattes en bois d'okoumé *Aucoumea klaineana* Pierre. Dans chaque ombrière, nous avons obtenu un niveau d'éclairage relatif spécifique (1, 4, 10, 25, 40 et 60%) en fixant un nombre variable de lattes sur les côtés et le toit des ombrières. Les six ombrières étaient espacées de 3 m les unes des autres et disposées dans une zone ouverte selon un axe est-ouest. Une septième condition d'éclairage a été obtenue en utilisant une plateforme complètement exposée à l'éclairage totale (100%). Dans chaque ombrière, des capteurs de rayonnement photosynthétique actif (PAR) (PAR/CBE 80, Solem S.A., Palaiseau, France), qui mesurent la densité de flux photonique photosynthétique (PPFD), ont été utilisés pour calibrer le niveau de lumière. Des campagnes de mesures sur sept jours ont été réalisées. Ces campagnes de mesures ont permis d'ajuster les lamelles de bois en cas de besoin.

Les plantules de *C. gabunensis* ont été élevées en pépinière sous un éclairage relatif d'environ 30 %, dans des sacs en polystyrène de 30 cm de hauteur et 12 cm

de diamètre contenant un tiers de terre végétale et deux tiers de sable. Les plants étaient âgés de 12 mois lors de leur mise sous ombrière, et avaient une hauteur moyenne de $64,41 \pm 10,15$ cm et un diamètre moyen de $6,37 \pm 1,29$ mm. Ils ont été obtenus à partir des graines fraîches récoltées et semées dans le cadre des opérations de reboisement de la société Precious Woods CEB. Les plants ont été arrosés quotidiennement tout au long de l'expérimentation, comme suggéré par Agyeman et al. (1999).

Expérience de la réponse à lumière : 210 plants ont été sélectionnés de façon aléatoire et transplantés dans des pots perforés de 20L contenant de la terre végétale forestière. Trente plants ont été installés sous les 7 niveaux d'éclairage (6 ombrières et 1 plateforme). Pendant 22 mois d'expérimentation (d'avril 2019 à mars 2021), les paramètres suivants ont été mesurés mensuellement : la longueur de la tige, le diamètre du collet de la tige, le nombre de feuilles, le nombre de folioles, le nombre de branches et la mortalité. À la fin de l'expérience, ces valeurs ont été utilisées pour calculer les variables de croissance suivantes : le taux de croissance relatif en hauteur (RGRh, lié à la stratégie d'évitement de l'ombre (Poorter, 1999) et le taux de croissance relatif en diamètre (RGRd, estimateur de la performance de croissance de la plante (Poorter, 1999). En outre, dix plantules ont été choisies au hasard dans chaque niveau d'éclairage pour mesurer l'allocation de la biomasse. La masse sèche des feuilles, des tiges et des racines a été déterminée individuellement après un séchage au four à 70°C pendant 72 h. Pour calculer l'allocation de la biomasse, nous avons pesé séparément les feuilles, la tige et les racines des 10 individus après passage à l'étuve jusqu'à masse constante, soit quatre jours. La longueur des racines de chaque individu a été mesurée à l'aide d'une règle. Nous avons calculé les taux de croissance relatifs (RGR) pour la hauteur et le diamètre, comme suit :

$$RGR = [\ln(X_2) - \ln(X_1)] / t_2 - t_1$$

X_1 et X_2 représentent la hauteur ou le diamètre d'un plant aux temps t_1 et t_2 respectivement (Hunt, 1982). À la fin de l'expérimentation, nous avons déterminé la biomasse totale des semis (TDM, en g) et l'allocation de la biomasse aux feuilles, aux tiges et aux racines (LMR, SMR, RMR, respectivement, en g/g) pour chacun des 10 plantules collectées dans les différents niveaux d'éclairage. Nous avons utilisé le protocole décrit dans Pérez-Harguindeguy et al. (2013) pour calculer : le rapport de la masse des feuilles (LMR), le rapport de la masse des tiges (SMR), le rapport de la masse des racines (RMR) et la longueur spécifique des racines (SRL). D'autres traits fonctionnels ont été mesurés à la fin de l'expérience afin de déterminer les variables liées à la capture de la lumière au niveau des feuilles. Nous avons calculé : le contenu en humidité des feuilles (LMC) et le contenu en matière sèche des feuilles (LDMC) (Pérez-Harguindeguy et al., 2013). Les traits fonctionnels (LMR, SMR, RMR) ont été transformés en arcsin et les autres paramètres ont été

transformés en log10 avant les analyses pour améliorer la normalité et réduire l'hétéroscédasticité comme suggéré par Markestijn and Poorter (2009). Une analyse de la variance à sens unique a été effectuée sur les traits fonctionnels pour vérifier les différences significatives entre les différents niveaux d'éclairément et pour identifier l'éclairément permettant une croissance maximale des plantules de *C. gabunensis*. L'hypothèse nulle était « aucune différence entre les moyennes pour chaque variable ». Lorsque l'hypothèse nulle a été rejetée, nous avons effectué des comparaisons multiples post-hoc de Tukey par paire entre les moyennes en utilisant le package 'multicompView' (Graves et al., 2015).

Impact de l'exploitation forestière sur la régénération naturelle de C. gabunensis

Dans le but de valider les résultats de l'expérimentation en milieu semi-contrôlé et de quantifier la régénération naturelle de *C. gabunensis*, une analyse comparative de la densité de plantules de *C. gabunensis* et de leurs caractéristiques (hauteur, diamètre) entre une zone exploitée (DynAfFor) et non exploitée (P3FAC) a été réalisée. La zone a été exploitée en juin 2017 et l'intensité d'exploitation a été de 2,25 pieds par hectare, toutes les essences confondues. Dans chacun des deux dispositifs, une parcelle de 400 ha a été délimitée. Nous avons veillé particulièrement à ce que les densités des arbres reproducteurs (diamètre supérieur au diamètre minimum de fructification observé, c'est-à-dire 58 cm) de *C. gabunensis* soient identiques ou presque entre les deux parcelles (0,13 pied/ha et 0,14 pied/ha pour DynAfFor et P3FAC, respectivement). Aussi, dans les deux parcelles, les semenciers présentaient une structure démographique similaire. Dix layons, long de 2000 m et espacés de 200 m chacun ont été matérialisés. Des placettes de 25 m² ont été systématiquement installées tous les 50 m, le long des layons. Dans chaque placette, le nombre de plantules de *C. gabunensis*, le diamètre au collet et la hauteur ont été déterminés. Des mesures de lumière ont été prises au moyen d'un fish-eye au centre de chaque placette. Les photographies ont été prises au lever ou au coucher du soleil, en respectant le protocole décrit par Ligot et Mackels (2011). Par la suite, le seuillage des photographies a été réalisé grâce au logiciel P1afPhotem version 2 (Adam et al., 2013), tandis que le calcul automatique des niveaux de lumière a été exécuté à l'aide du logiciel Gap Light Analyzer version 2.0 (Frazer et al., 1999). Les mesures ont été réalisées en février 2020, soit 32 mois après le passage de l'exploitation dans le dispositif DynAfFor, et en juin 2020 dans le dispositif P3FAC. Étant donné que les conditions de normalité et d'homoscédasticité avec les tests de Shapiro-Wilk et Levene, respectivement, n'étaient pas remplies, les variables (hauteur, diamètre, éclairément et le nombre de plantules) ont été comparées entre la zone exploitée et non exploitée, en utilisant le test non paramétrique de Wilcoxon. Les analyses ont été effectuées à l'aide de la fonction "wilcox.test()", sur le logiciel R (R version 4.1.2, R Core Team, 2021).

4.3. Résultats

Phénologie de C. gabunensis

Les différentes phases phénologiques ont lieu une seule fois dans l'année et sont calquées sur les précipitations. La perte totale des feuilles et l'apparition massive des nouvelles feuilles se produisent respectivement pendant les saisons sèches et au début des saisons pluvieuses (Figure 4.2a). La période défeuillaison s'observe de mai à septembre. Le pic de défeuillaison (environ 45% en moyenne de perte de feuilles) se produit en septembre en fin de saison sèche, juste avant la grande saison pluvieuse. L'apparition des nouvelles feuilles est maximale d'octobre à décembre, pendant la grande saison des pluies, avec un pic qui s'observe en novembre (taux de recouvrement moyen du houppier supérieur à 55 %).

La floraison de *C. gabunensis* a eu lieu chaque année : 23,5 % des individus en 2017 ; 32 % en 2018 et 28,6 % en 2019. Elle présente également une forte saisonnalité. Certains individus tardifs ou prématurés peuvent avoir de très faibles proportions d'organes reproducteurs, qui parfois avorteront par la suite. La floraison a lieu de septembre à février. Le pic de floraison est observé en octobre (7 % en moyenne) ou en novembre (≥ 8 % en moyenne du recouvrement du houppier) pendant la grande saison des pluies (Figure 4.2b). Son ampleur peut varier d'un individu à l'autre : de 20 % à plus de 80 % de recouvrement du houppier par les fleurs. La même tendance est observée pour la fructification qui suit directement la floraison. Les taux de fructification des arbres variaient annuellement entre 32,1 et 42,9% durant les 32 mois de suivi. Sur la période de suivi, seuls 4% des arbres ont produit trois fois de fruits, tandis que 16 % ont produit deux fois au moins de fruits. La maturation des fruits dure un an. La maturité complète se traduit par l'ouverture des gousses qui libèrent des graines ailées de janvier à avril. Les graines germent une à deux semaines après leur libération des gousses en saison pluvieuse.

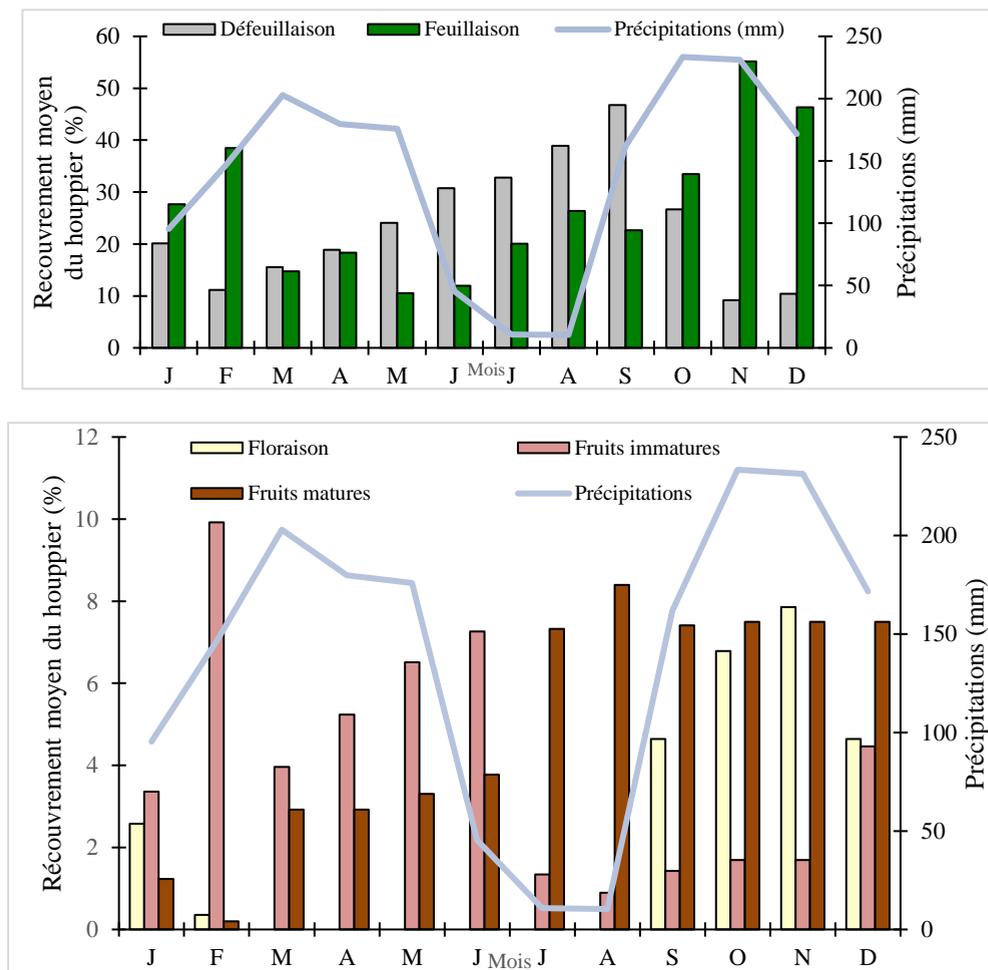


Figure 4.2. Phénologie foliaire (débournement et défeuillage) de *C. gabunensis* ; et Phénologie reproductrice (floraison et fructification) de *C. gabunensis*. Les données climatiques (2017-2018) ont été extraites de la base de données WorldClim (Harris et al., 2014; Fick and Hijmans, 2017).

La probabilité de fructification augmente avec le diamètre de l'arbre (Figure 4.3). Toutefois, l'influence du diamètre n'est pas significative ($Z=1,61$; $P=0,11$). Le diamètre de fructification régulière (Dfr) de la population étudiée était de 61 cm, plus faible que le diamètre minimum d'exploitabilité (DME) fixé à 70 cm au Gabon. À ce diamètre, la probabilité de fructification est de 56 %.

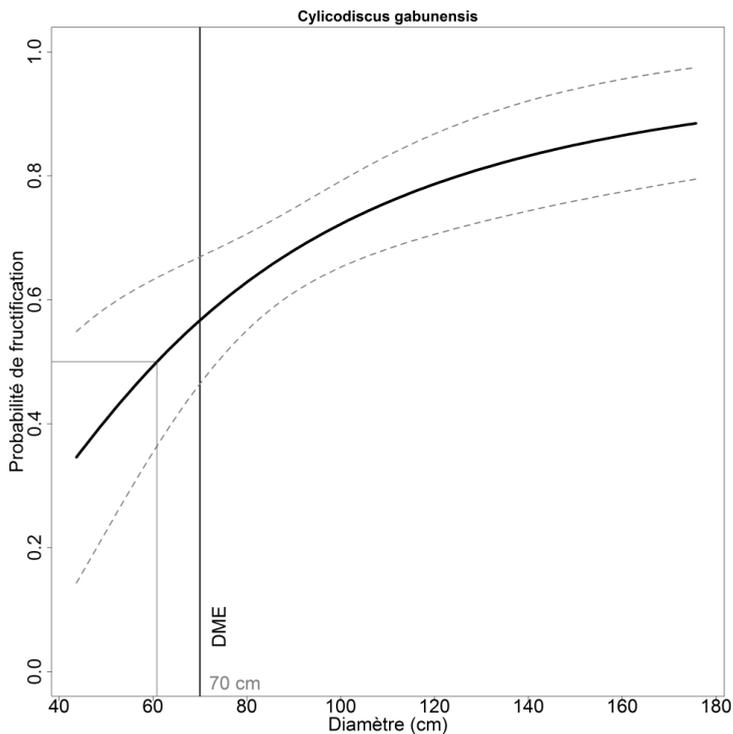


Figure 4.3. Régression logistique entre la probabilité de fructification des arbres et le diamètre. Le diamètre de fructification régulière est calculé en considérant une probabilité de 50 % et la probabilité de fructifier au diamètre minimum d'exploitabilité (70 cm au Gabon) est également illustrée.

Parasitisme des graines de C. gabunensis

Le nombre de graines collectées sous chaque semencier variait de 184 à 1547 pour 630 m². Le taux de parasitisme des graines était élevé et variait d'un arbre à l'autre de 84,9 % à 100 % (Tableau 4.2).

Tableau 4.2. Etat des graines selon les semenciers ; Nb : nombre.

Semencier	Nb total de graines	Nb de graines parasitées	Pourcentage des graines parasitées
<i>C. gabunensis 1</i>	1547	1313	84,9
<i>C. gabunensis 2</i>	288	288	100
<i>C. gabunensis 3</i>	570	524	91,9
<i>C. gabunensis 4</i>	238	238	100
<i>C. gabunensis 5</i>	184	184	98,9

Le nombre médian des graines parasitées était significativement plus important comparé au nombre de médian de graines saines pour les distances comprises de 10 à 60 m (Test de Wilcoxon ; $W_{10}=25$, $W_{20}=25$, $W_{30}=25$, $W_{40}=25$; $W_{50}=22$, $W_{60}=23$; $P \leq 0,05$). Ce qui suggère un fort taux de parasitisme et quasi similaire de 0 à 60 m des semenciers (Figure 4.4). De 70 à 100 m, aucune différence significative n'a été obtenue entre les deux catégories des graines (Test de Wilcoxon ; $W_{70}=19$, $W_{80}=16,5$, $W_{90}=16$, $W_{100}=15,5$; $P > 0,05$), ce qui pourrait suggérer une diminution du parasitisme des graines avec la distance aux semenciers. L'analyse de régression logistique a mis en évidence une influence significative de la distance sur la probabilité des graines d'être parasitées ($Z = -9,85$; $P < 0,001$). Plus la distance augmente, plus la probabilité que les graines soient parasitées diminue. En s'éloignant des arbres, le taux de parasitisme diminue progressivement pour atteindre environ 10% à une distance de 100 m des semenciers (Figure 4.4).

L'état sanitaire des graines parasitées variait d'une simple perforation à une dégénérescence complète de la graine (Figure 4.5). Cent vingt-quatre microlépidoptères ont émergé des graines collectées de mars à mai 2020 (Figure 4.5e et f). Tous les microlépidoptères étaient identiques. Aucun autre insecte n'a été observé lorsque les graines ont été disséquées.

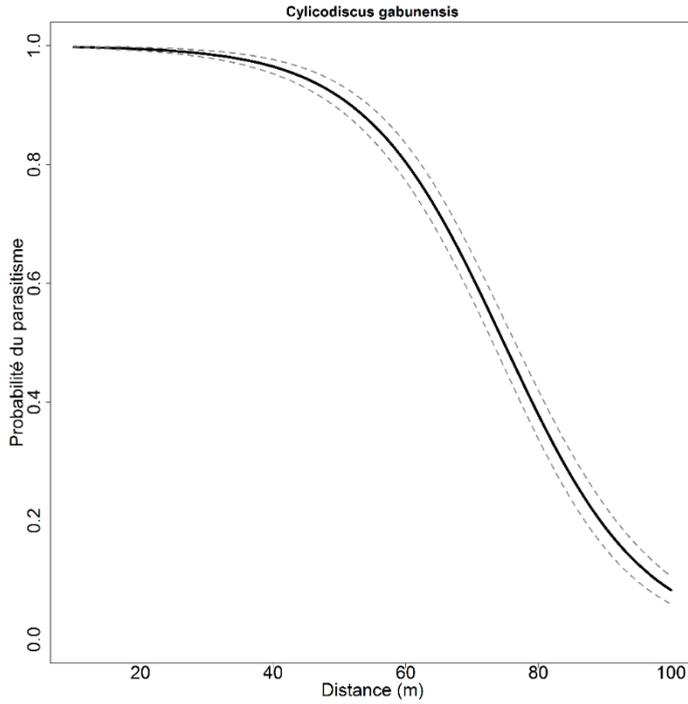


Figure 4.4. Régression logistique entre la probabilité du parasitisme des grains et la distance aux arbres (tous semenciers confondus).



Figure 4.5. Catégories des graines de *C. gabunensis* et leurs parasites ; a) graines saines ; b, c, d) graines parasitées ; et e, f) parasites émergents des graines infestées de *C. gabunensis*.

Effet de l'éclairement sur la croissance et l'allocation de la biomasse

Les taux de croissance relatifs du diamètre et de la hauteur (RGR_h et RGR_d , respectivement) ont significativement varié avec l'éclairement ($F = 68,67$; $P < 0,001$ pour RGR_h et, $F = 58,37$; $P < 0,001$ pour RGR_d). Leurs valeurs étaient généralement plus élevées aux niveaux des éclairagements intermédiaires. Le taux de croissance relatif en diamètre (RGR_d) avait une valeur maximale à 40%. Tandis que le taux de croissance relatif en hauteur (RGR_h) a progressivement augmenté jusqu'à un pic à 25% d'éclairement, puis a diminué (Figure 4.6). Des résultats similaires ont été obtenus pour la biomasse totale des plantules qui a augmenté de manière significative avec l'éclairement relatif jusqu'à 40% ($F = 32,72$; $P < 0,001$). L'allocation de la biomasse aux différents organes de la plante a varié avec l'éclairement (Tableau 4.3). *Cylicodiscus gabunensis* a atteint sa biomasse totale (TDM) la plus élevée sous un niveau de lumière intermédiaire (25% de lumière). L'allocation de la biomasse aux feuilles (LMR) a diminué avec la lumière. Elle était significativement plus élevée entre 1 et 4%. Les rapports de biomasse des tiges (SMR) ont été relativement stables en fonction de l'éclairement. L'allocation de la biomasse aux racines (RMR) a eu tendance à augmenter significativement avec la lumière (Tableau 4.3). En ce qui concerne les traits fonctionnels liés à la morphologie des plants, les résultats ont montré une variation du nombre de feuilles et de folioles avec l'éclairement relatif, avec un maximum à 10 % d'éclairement, suivi d'une diminution. Le nombre de branches a suivi la même tendance et a atteint un maximum à 25% d'éclairement (Tableau 4.3). Si l'on considère la teneur en humidité foliaire (LMC), un des traits fonctionnels qui rend compte de l'état hydrique des plantules, nous pouvons constater qu'il était plus important dans les premiers niveaux d'éclairement (de 1 à 10%), diminue ensuite et atteint finalement sa valeur maximale à 100 %. La même tendance a été observée pour la teneur en matière sèche des feuilles (LMDC), et le SRL a diminué avec la lumière. Il était plus faible lorsque que l'éclairement augmentait (Tableau 4.3).

Le taux de mortalité a été très faible (6% de toutes les plantules), en considérant tous les niveaux d'éclairement. Durant l'expérimentation, 11 plantules sont mortes à 1 % d'éclairement (taux de survie = 63,33%), et cinq plantules sont mortes à 4% d'éclairement (taux de survie = 83,33%), tandis que dans les autres niveaux d'éclairement, aucune mortalité n'a été enregistrée.

Tableau 4.3. ANOVA à un facteur, suivie du test de Tukey sur les variables mesurées sur les plantules de *C. gabunensis*. Les moyennes (\pm écart-type) du taux de croissance (RGR du diamètre et de la hauteur), de la biomasse (TDM) et de l'allocation de la biomasse aux feuilles (LMR), aux tiges (SMR) et aux racines (RMR), ainsi que les traits morphologiques (LMC, LDMC, SRL, nombre de branches, de feuilles et de folioles) sont indiqués pour les sept niveaux d'éclaircements relatifs testés. Pour chaque niveau d'éclaircissement, les lettres à côté de la valeur de chaque variable indiquent les moyennes non significatives (mêmes lettres) ou significativement différentes (lettres différentes). Nb : nombre.

Mesures des paramètres		Eclaircissement relatif						
		1%	4%	10%	25%	40%	60%	100%
Croissance	RGR diamètre (mm/mm/an)	0.10 (± 0.09) ^c	0.43 (± 0.18) ^b	0.85 (± 0.26) ^a	0.83 (± 0.15) ^a	0.93 (± 0.17) ^a	0.84 (± 0.40) ^a	0.82 (± 0.19) ^a
	RGR hauteur (cm/cm/an)	0.17 (± 0.14) ^c	0.71 (± 0.23) ^a	0.78 (± 0.21) ^a	0.81 (± 0.25) ^a	0.41 (± 0.15) ^b	0.29 (± 0.12) ^{b,c}	0.19 (± 0.09) ^c
Biomasse	TDM (g)	13.58 (± 7.52) ^d	31.40 (± 14.53) ^c	69.15 (± 18.11) ^{a,b}	76.24 (± 16.60) ^a	63.66 (± 11.36) ^{a,b}	53.06 (± 6.72) ^b	5.24 (± 8.47) ^c
Allocation de la biomasse	LMR (g/g)	0.24 (± 0.10) ^b	0.32 (± 0.04) ^a	0.22 (± 0.04) ^b	0.14 (± 0.03) ^c	0.15 (± 0.04) ^c	0.13 (± 0.04) ^c	0.12 (± 0.03) ^c
	SMR (g/g)	0.55 (± 0.07) ^{a,b}	0.52 (± 0.04) ^{a,b}	0.53 (± 0.05) ^{a,b}	0.56 (± 0.03) ^{a,b}	0.49 (± 0.06) ^b	0.55 (± 0.04) ^{a,b}	0.58 (± 0.05) ^a
	RMR (g/g)	0.21 (± 0.06) ^{c,d}	0.16 (± 0.03) ^d	0.25 (± 0.03) ^{b,c}	0.30 (± 0.03) ^{a,b}	0.36 (± 0.05) ^a	0.33 (± 0.03) ^a	0.30 (± 0.06) ^{a,b}
Morphologie	LMC	62.83 (± 46.23) ^{a,b}	81.61 (± 55.91) ^{a,b}	90.26 (± 50.37) ^a	45.08 (± 40.55) ^b	62.44 (± 23.21) ^{a,b}	41.82 (± 31.95) ^{a,b}	102.10 (± 51.96) ^a
	LDMC	1.63 (± 0.46) ^{a,b}	1.82 (± 0.56) ^{a,b}	1.90 (± 0.50) ^{a,b}	1.45 (± 0.41) ^{a,b}	1.62 (± 0.23) ^{a,b}	1.42 (± 0.32) ^b	2.02 (± 0.52) ^a
	SRL	15.62 (± 6.35) ^a	12.54 (± 5.70) ^a	2.68 (± 1.27) ^d	3.08 (± 0.82) ^{c,d}	4.10 (± 1.05) ^{b,c,d}	4.69 (± 1.19) ^{b,c}	6.07 (± 1.71) ^b
	Nb de feuilles	11.5 (± 4.06) ^b	17 (± 6.39) ^{a,b}	19.8 (± 5.22) ^a	15.6 (± 4.22) ^{a,b}	12.7 (± 3.86) ^b	11 (± 2.62) ^b	12 (± 3.83) ^b
	Nb de folioles	76.6 (± 31.65) ^c	161.3 (± 63.01) ^{a,b}	193.8 (± 46.28) ^a	166.2 (± 25.49) ^{a,b}	112.4 (± 37.49) ^{a,b,c}	105.4 (± 41.84) ^{b,c}	81.3 (± 36.67) ^c
	Nb de branches	0.7 (± 0.67) ^d	1.3 (± 0.95) ^{c,d}	1.6 (± 1.17) ^{b,c,d}	3.9 (± 0.57) ^a	2.3 (± 0.82) ^{a,b,c}	2.3 (± 0.95) ^{a,b,c}	3.2 (± 1.55) ^{a,b}

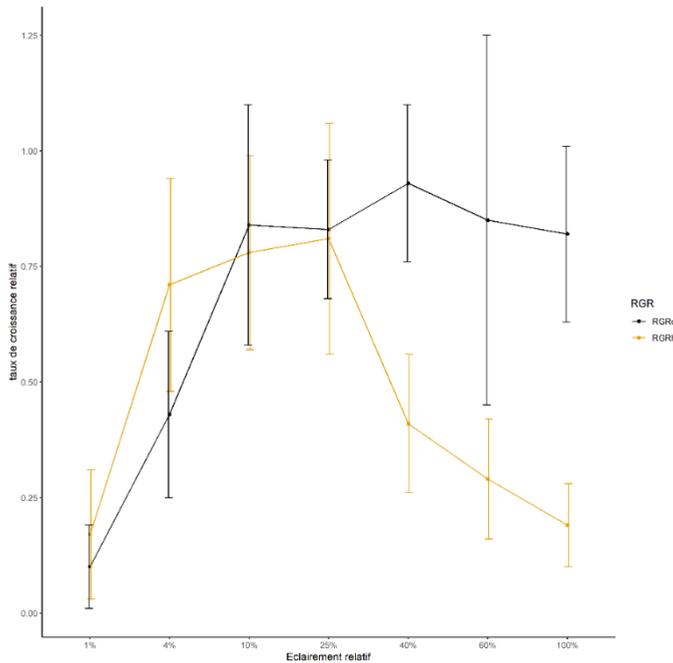


Figure 4.6. Taux de croissance relatif du diamètre (RGR_d en mm/mm/an ; en noir) et de la hauteur (RGR_h en cm/cm/an ; en jaune) en fonction des sept niveaux d'éclairage testés.

Impact de l'exploitation sur la régénération naturelle de C. gabunensis

Parmi toutes les placettes inventoriées en zone exploitée (235 placettes), 6,38 % avaient au moins une plantule de *C. gabunensis*, le nombre de plantules à l'intérieur de ces placettes de 25 m² variait de 1 à 53 individus. Dans la zone non exploitée (334 placettes), 1,6 % des placettes avaient au moins une plantule de *C. gabunensis*. Le nombre de plantules variait de 1 à 6 individus. Toutes placettes confondues, 297 plantules ont été trouvées en zone exploitée contre 12 plantules en zone non exploitée. La densité moyenne des plantules était plus élevée en zone exploitée (505 plantules/ha) qu'en zone non exploitée (10 plantules/ha). Le nombre médian de plantules de *C. gabunensis* en zone exploitée était significativement plus important qu'en zone non exploitée (Test de Wilcoxon, W=41188 ; P<0.001 ; Figure 4.6).

L'éclairage médian était significativement plus élevé en zone exploitée (6,51 %) qu'en zone non exploitée (4,37 %) (Test de Wilcoxon, W= 57488, P<0.001 ; Figure 4.6). Bien que plus élevés en zone exploitée, le diamètre et la hauteur des plantules ne variaient pas significativement (Test de Wilcoxon, W= 56,5 et W=59, respectivement ; P=0,1 et P=0,06 respectivement ; Figure 4.7).

Tableau 4.4. Données quantitatives de la régénération de *C. gabunensis* entre zone non exploitée et zone exploitée.

	Eclairage relatif moyen ± écart type	Densité moyenne (n/m²) ± écart type	Hauteur moyenne (cm) ± écart type	Diamètre moyen (mm) ± écart type
Zone non exploitée	4,83 ± 2,04	0,01 ± 0,01	21,1 ± 8,37	2,4 ± 0,51
Zone exploitée	8,72 ± 5,82	0,05 ± 0,27	24,8 ± 5,79	3,56 ± 1,44

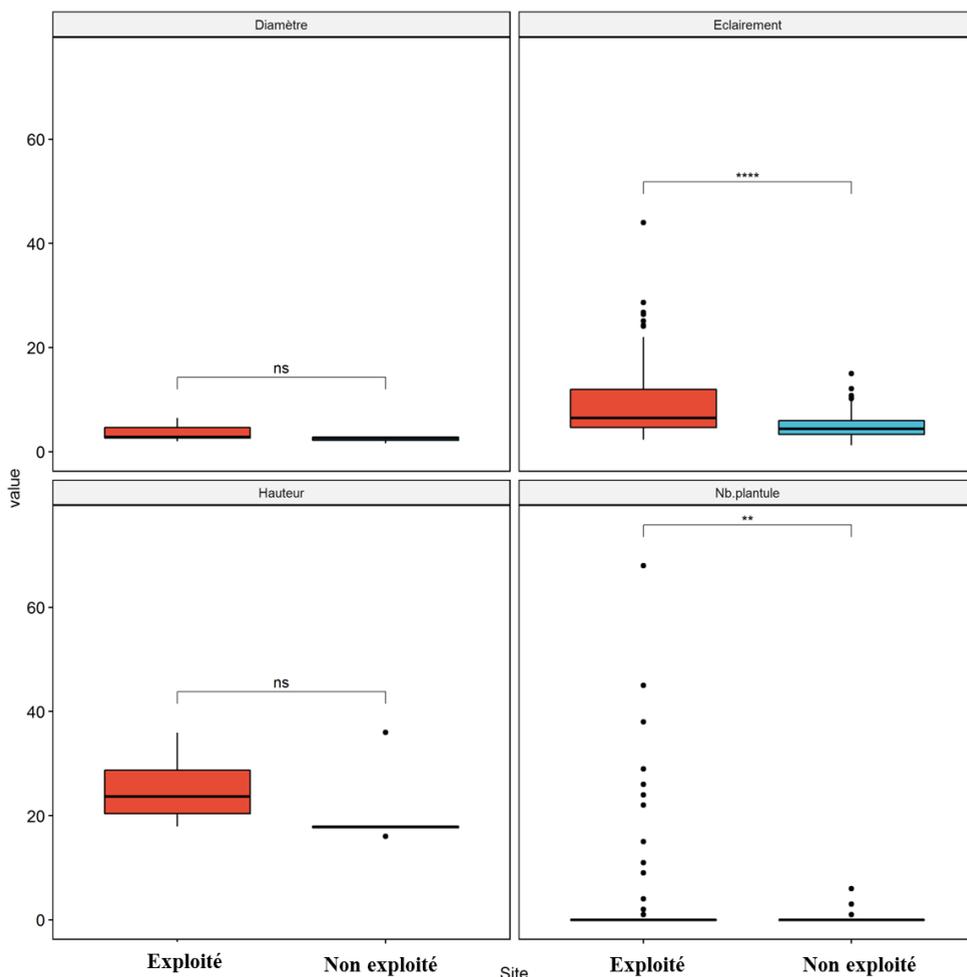


Figure 4.7. Comparaison des variables mesurées entre zone exploitée et non exploitée. Les différences significatives (test non paramétrique de Wilcoxon) sont indiquées. Niveaux de signification (ns ; *P < 0,05 ; **P < 0,01 ; ***P < 0,001).

4.4. Discussion

Une fructification régulière mais un parasitisme important

Les résultats indiquent que la phénologie de la reproduction de *C. gabunensis* est étroitement liée au climat comme pour d'autres espèces d'arbres évoluant dans les mêmes écosystèmes (Menga et al., 2012; De Ridder et al., 2013b, 2014; Fétéké et al., 2016; Adamescu et al., 2018). En effet, lors de la saison pluvieuse, les arbres de *C. gabunensis* ayant atteint le diamètre de fructification régulière (à partir 60 cm) fleurissaient et fructifiaient comme le note d'autres auteurs (Gautier-Hion et al., 1985; White and Abernethy, 1996). Sur le plan de la reproduction de l'espèce, il semble donc que *C. gabunensis* remplisse les fonctions nécessaires à son maintien.

Les graines ont été disséminées jusqu'à une distance de 100 m, voire plus. Lors de cette dispersion, les graines de *C. gabunensis* sont sujettes à un parasitisme qui diminue significativement avec la distance. Le pourcentage des graines parasitées de *C. gabunensis* par le microlépidoptère était significativement plus important dans les 60 premiers mètres autour des semenciers. Cela confirme ainsi l'hypothèse de Janzen-Connell (Janzen 1970, Connell 1971) qui suggère un parasitisme décroissant à mesure que l'on s'éloigne des semenciers. Les résultats obtenus dans cette étude sont cohérents à ceux de Grogan and Galvão (2006) et de Bourland et al. (2010) qui ont mis en évidence que le parasitisme des graines limitait la régénération d'espèces d'arbres. En effet, les graines de nombreuses espèces anémochores font l'objet d'un parasitisme (Palla et al., 2002; Palla and Louppe, 2002; Tabi Ekebil et al., 2017). Par exemple, les graines de sapelli *Entrandrophragma cylindricum* sont attaquées par des lépidoptères du genre *Catopyla* et *Mussidia* (De La Mensbrugge, 1966 ; Palla et al., 2002). En Centrafrique, dans des forêts semi-caducifoliées, Hall (2008) estime à 55% le taux de parasitisme des graines de sapelli. Les graines de *C. gabunensis* étant fines et légères (Ndonga Makemba et al., 2019), les attaques du microlépidoptère endommagent complètement les graines, empêchant ainsi leur germination ou leur développement (Figure 4.5). Ces résultats suggèrent que le fort taux de parasitisme des graines ($\geq 84\%$) qui survient pendant la dispersion des graines pourrait être un facteur limitant pour le recrutement de nouvelles plantules de *C. gabunensis* et pourrait influencer la structure et la composition des communautés végétales. Bien que Daïnou et al. (2021) mentionnent aussi la présence du parasitisme en forêt semi-décidue, la meilleure régénération observée dans ces forêts (Ndonga Makemba et al., 2019) pourrait s'expliquer par un taux de parasitisme plus faible en lien avec des conditions microclimatiques plus défavorables au développement du microlépidoptère (Grogan and Galvão, 2006).

L'okan une espèce modérément héliophile

Les résultats de l'expérience en milieu semi-contrôlé ont mis en évidence que la plupart des traits étudiés (croissance, biomasse totale des semis, RMR, nombre de feuilles, nombre de folioles et nombre de branches) atteignaient des valeurs les plus élevées à des niveaux d'éclairement relatifs compris entre 10 et 40 %. Toutefois, la croissance en diamètre ne diffère pas significativement entre 10 et 100%. Les plants âgés de 12 mois tolèrent une large gamme d'éclairement. En plein éclairement, la mortalité a été nulle et l'allocation à la biomasse racinaire élevée. Dans des conditions de faible luminosité, la croissance est positive mais certains plants meurent. Selon Agyeman et al. (1999) l'espèce ne peut donc être considérée comme étant une pionnière stricte. Nos résultats sont assez similaires à ceux obtenus par Biwolé et al. (2015a) pour *Lophira alata*. Cette espèce a de nombreux points communs avec *C. gabunensis*. Elle combine un bois dense et une croissance diamétrique plutôt rapide. Ses fruits sont dispersés par le vent et sa phénologie semble être similaire. Localement, elle a des déficits de régénération et ses populations actuelles se seraient installées à la suite de l'abandon de terres agricoles. L'azobé a été qualifiée par Biwolé et al. (2015a) d'espèce héliophile modérée. Bien que les plantules d'azobé supportent, voire préfèrent un léger ombrage, elles ont rapidement besoin d'une mise en lumière pour se développer. Probablement moins compétitrices que les espèces pionnières, elles s'installent là où la concurrence est moindre. Cela expliquerait leur régénération en bordure de route, là où la banque de graines du sol contenant les espèces hautement compétitrices comme les *Macaranga* spp ou *Musanga cecropioides*, a été décapée par les engins d'entretien. Ce type d'espèce pourrait aussi être favorisé par les pratiques agricoles. En effet, en l'absence de tronçonneuse, l'abattage d'arbres adultes de ces espèces au bois dur est impossible. Ils sont donc conservés dans les champs (Carrière, 2003). L'entretien de ceux-ci ou la récolte des plants cultivés (par exemple le manioc-*Manihot esculenta*) pourrait offrir des conditions optimales pour le développement des jeunes plants d'espèces héliophiles longévives à l'instar des observations réalisées sur l'okoumé *Aucoumea klaineana* (Doucet et al., 2004).

L'okan une espèce modérément favorisée par l'exploitation forestière

L'ouverture de la canopée par l'exploitation forestière peut avoir une incidence sur les densités de semis après l'exploitation forestière. Le nombre de plantules était significativement plus élevé en zone exploitée dont l'éclairement était également significativement plus important. Cette abondance relative de plantules de *C. gabunensis* en milieu perturbé pourrait donc s'expliquer par des conditions écologiques locales favorables à la survie des plantules de l'espèce (Ndonga Makemba et al., 2022). L'ouverture de la canopée par les opérations d'extraction des grumes augmente localement l'intensité de la lumière (Dupuy, 1998) et favoriserait

la survie des plantules. En effet, la lumière est l'un des principaux facteurs qui influencent la croissance des espèces en forêt dense humide tropicale (Dupuy, 1998). Ces conditions ne seraient pas présentes en zone non exploitée où l'éclairement médian était de 4,36%, soit une valeur sous laquelle des mortalités ont été observées dans notre expérimentation. Les caractéristiques des plantules de *C. gabunensis* (hauteur et diamètre) plus élevées, bien que non significatives, dans la zone exploitée que dans la zone non exploitée, pourraient confirmer cet impact positif de l'exploitation. Cependant les hauteurs et diamètres moyens demeurent faibles pour une zone exploitée 22 mois auparavant. Il est donc probable qu'à quelques exceptions près, que la plupart des plants finissent par mourir. Dans les forêts exploitées de façon sélective au Ghana, les plantules de *C. gabunensis* ont été observées aussi bien en zone non perturbée que dans les chablis et sur les pistes de débardage (Duah-Gyamfi et al., 2014b). Bien que figurant parmi les essences commerciales les plus abondantes de la canopée, les densités de semis étaient toujours très faibles (Duah-Gyamfi et al., 2015).

En définitive, l'impact de l'exploitation sélective, du fait d'une ouverture temporaire et réduite, combiné au prélèvement des semenciers, n'a vraisemblablement qu'un impact positif très réduit sur la régénération de *C. gabunensis*.

4.5. Conclusions et perspectives

Bien que la production de graines de *C. gabunensis* soit annuelle, leur germination n'est pas pour autant garantie, car les taux de parasitisme peuvent être très importants. Notre étude a identifié un microlépidoptère comme étant le principal parasite. Un suivi sur plusieurs années devrait être réalisé afin de déterminer si l'ampleur des attaques est variable d'une année à l'autre. L'identification spécifique de ce groupe d'insectes sur base des caractères morphologiques étant difficile, des analyses moléculaires mériteraient d'être réalisées. L'étude de son cycle de vie, des expériences en conditions contrôlées pour étudier les réponses de *C. gabunensis* aux attaques parasitaires, et des études de terrain à plus grande échelle pour évaluer l'impact sur l'écosystème, pourraient aider à approfondir notre compréhension. La spécialisation du parasitisme du microlépidoptère et ses prédateurs devraient également être examinés pour mieux comprendre ses interactions avec l'écosystème environnant. Le taux de parasitisme diminuant avec la distance à l'arbre semencier, les probabilités d'installation des plantules sont donc plus élevées au-delà de la cime de l'arbre, là où l'éclairement est aussi potentiellement plus favorable. Toutefois, des études sur la dispersion des graines aideraient à comprendre la distance maximale de dispersion et ses implications pour la colonisation de nouvelles zones.

L'exploitation forestière, pour autant qu'elle succède à la fructification, par une mise en lumière des jeunes plantules, pourrait favoriser la régénération de l'espèce dont l'optimum de développement semble compris entre 10 et 40 % d'éclaircissements

relatifs, soit dans les grands chablis. Toutefois un suivi de la régénération sur plusieurs années est nécessaire afin de déterminer si cette espèce peut supporter la concurrence des héliophiles pionnières.

Chapitre 5

Enrichment of Logging Gaps with High-Value Timber Species: How Far Fertilizer, Biochar and Mammal Predation Affect Performances of *Cylicodiscus gabunensis* Harms Seedlings



Piège photographique placé dans une trouée enrichie avec des plants d'okan

Compte tenu du déficit de régénération (chapitre 2), des besoins en termes de fertilité du sol et en lumière (chapitre 3 et 4) et du parasitisme des graines de *C. gabunensis* (chapitre 4), il paraît crucial d'assister la régénération de *C. gabunensis* en forêt sempervirente, en plantant l'espèce dans un environnement où la canopée a été ouverte. Ce chapitre présente des résultats de croissance et de survie des plantules de *C. gabunensis* introduites dans des trouées d'abattage. Considérant les préférences de l'espèce pour les sols fertiles, l'effet de la fertilisation chimique a été testé afin d'avoir une vue complète des facteurs pouvant influencer la régénération. La survie des plants en lien avec la prédation par les mammifères a aussi été quantifiée. Ce chapitre a été adapté de :

Ndonda Makemba, R., Tosso, F., Moupela, C., Ligot, G., Brostaux, Y., & Doucet, J. L. (2022). Enrichment of Logging Gaps with High-Value Timber Species: How Far Fertilizer, Biochar and Mammal Predation Affect Performances of *Cylicodiscus gabunensis* Harms Seedlings. *Forests*, 13(11), 1937.

Abstract

Many commercial species are light-demanding and regenerate with difficulty in natural forest, which compromises the sustainability of logging. Okan, *Cylicodiscus gabunensis* Harms is one of the most exploited species in Central Africa and its regeneration is deficient in evergreen forest. In forest concessions, the enrichment of logging gaps with commercial species has already been tested but only for a few species. Mixed results have been obtained because the ability of seedlings to emerge from competing vegetation depends on the species, the environment and the silvicultural techniques adopted. This paper aims to determine the performance of *C. gabunensis* when planted in felling gaps. The impact of fertilization and biochar application on the performance of the seedlings was examined, as well as the role of predation played by large mammals. In 30 gaps, whose light levels were quantified, we planted nine seedlings and applied three treatments (fertilizer and biochar, fertilizer, control). The performance of the seedlings (survival, mammal damage and growth) was followed for 18 months. In another 30 gaps, the preferential consumption of *C. gabunensis* seedlings was quantified using camera traps. Seedlings had moderate and highly variable growth (1.84 cm to 2.50 cm in height and 0.201 mm to 0.267 mm in basal diameter per month, all treatments combined). Gap size and initial fertilization significantly boosted growth in diameter and survival rate. Elephants preferentially sought out *C. gabunensis* seedlings and after 18 months they destroyed 35% of the plants. Enrichment of logging gaps with *C. gabunensis* should therefore be limited to the largest gaps in forests with low elephant densities. Initial fertilization is recommended but not allowed under the sustainable management certification guidelines. We suggest that these standards should be adapted to maximize the chances of success.

Keywords: *Cylicodiscus gabunensis*; *Loxodonta cyclotis*; logging gaps; silviculture; plantation; biochar; fertilizer; mammal predation

5.1. Introduction

Cylicodiscus gabunensis Harms is a light-demanding timber species of African rainforests (Meunier et al., 2015). In Central Africa, most exploited trees of *C. gabunensis* species are thought to have become established between 590 and 80 years before present (BP) in abandoned fields and on relatively fertile soils (Ndonda Makemba et al., 2022). Nowadays, *C. gabunensis* suffers from a lack of natural regeneration in evergreen forests (Ndonda Makemba et al., 2019), while its populations are heavily exploited for timber (Daïnou et al., 2021; Eba'a Atyi et al., 2022). Other light-demanding timber species with the same light requirements as *C. gabunensis*, such as *Aucoumea klaineana* Pierre (Engone Obiang et al., 2014), *Pericopsis elata* (Harms) Meeuwen, *Terminalia superba* Engl. and Diels, *Erythrophleum suaveolens* (Guill. and Perr.) Brenan, and *Triplochiton scleroxylon* K. Schum. (Morin-Rivat et al., 2017), are also facing this issue, which is worsened by the selectivity of the timber market (Doucet and Kouadio, 2007; FRMi, 2018). A decrease in exploitable volumes of those species in the coming decades seems inevitable, which threatens the sustainability of forest management. A silviculture adapted to timber species ecology should be used to balance the lack of natural regeneration (Doucet et al., 2009; Grogan et al., 2014). Efficient silviculture increases the probability that species will survive in the long term (Daïnou et al., 2021). Hence, the plantations contribute to the maintenance and restoration of biodiversity after anthropogenic disturbances (Marien and Mallet, 2004). Several planting methods have been tested in tropical rainforests, but few studies were performed in Central Africa (Daïnou et al., 2021). Doucet et al. (2016) identified timber species whose seedlings are adapted to large open degraded areas such as *T. scleroxylon* and *T. superba*. *Cylicodiscus gabunensis* was not among those species and planting in logging gaps was suggested. In enrichment plantations with *Baillonella toxisperma* Pierre., Doucet et al. (2009) reported a high survival rate of seedlings planted in logging gaps and a growth rate 10 times higher than in the forest understory. By assessing the performance of *Pericopsis elata* seedlings planted in logged forests in Cameroon, Ouédraogo et al. (2014) showed that this species performed well in terms of survival and growth five years after planting. However, the performance of seedlings varied according to the type of environment (yards, logging gaps, large disturbed areas) and soil fertility. Biochar is attracting increasing interest as a promising option for improving soil fertility (Lehmann, 2007; Tan et al., 2017). Its incorporation into soils has a few benefits, such as reducing nutrient leaching and raising soil pH (Glaser et al., 2002; Jeffery et al., 2011; Crane-Droesch et al., 2013; Thomas and Gale, 2015). However, the impact of biochar on plant growth is closely linked to the type of plant, soil properties, specific characteristics of the biochar and climatic conditions (Joseph et al., 2007, 2010; Jeffery et al., 2011).

Furthermore, wildlife may cause damage to the plants, sometimes leading to their death (Brunck, 1965; Brunck et al., 1990; Fuhr et al., 1998). The objective of this study was to overcome the lack of regeneration of *C. gabunensis* by testing the enrichment of logging considering the ecological requirements of *C. gabunensis* (light and soil fertility). Mainly, we aimed (i) to analyze growth rates and effects of fertilizer and biochar on the performance (growth and survival) of *C. gabunensis* nursery-raised seedlings; and (ii) to identify predators and the damage they cause to *C. gabunensis* seedlings.

5.2. Materials and methods

5.2.1. Study area

The study area is located in south-eastern Gabon, in the concession granted to the FSC certified Precious Woods CEB Company (0°30' S, 12°30' E). It is composed of three forest management units (FMU 1, FMU 2 and FMU 3) covering a total area of 596,823 ha (TEREA, 2015). The enrichment of logging gaps was performed in FMU 2 and 3 (Figure 5.1). The annual rainfall is 1700 mm (Moupela et al., 2014), with two distinct rainy seasons (March to May and October to December) (Cabailé and Fontès, 1978), and the mean annual temperature is 25.4 °C (Noce et al., 2020). The topography is undulating with elevation varying between 300 and 700 m (TEREA, 2015). The geological substrate is formed by basement Precambrian formations (Martin et al., 1981) and the soils have been identified as ferrasols (Jones et al., 2013). Forests in the area are mostly Atlantic inland evergreen (27%, 15% and 14% of species are Fabaceae, Burseraceae and Myristicaceae, respectively) and mixed evergreen (30%, 10% and 8% of species are Fabaceae, Olacaceae and Myristicaceae, respectively) (Réjou-Méchain et al., 2021).

5.2.2. Study species

Cylicodiscus gabunensis (Fabaceae, Caesalpinioideae) can reach a diameter at breast height (DBH) of 300 cm and a height 60 m. It is among the most exploited timber of Central Africa because of its interesting wood technological properties such as good natural durability (Ndonda Makemba et al., 2019). In the study area, *C. gabunensis* shows a unimodal distribution of diameters (dominated by medium-sized trees) typical of the long-lived light-demanding species that currently suffer a lack of regeneration in evergreen forests (Figure 5.2). It is a hermaphroditic and non-gregarious species (Meunier et al., 2015) that prefers soils rich in plant nutrients (K, P) and total nitrogen (Ndonda Makemba et al., 2022). The roots of the seedlings are often covered with ectotrophic mycorrhizae for a relatively short period (De La Mensbrughe, 1966). They are probably replaced by arbuscular endomycorrhizae during later tree growth (Onguene and Kuyper, 2001). Rhizobia are absent

(Tedersoo et al., 2018). The winged seeds are dispersed by wind (Meunier et al., 2015). Duah-Gyamfi et al. (2014a) observed, in logged forests in Ghana, *C. gabunensis* seedlings both in the forest understory, in windfalls and on skid trails.

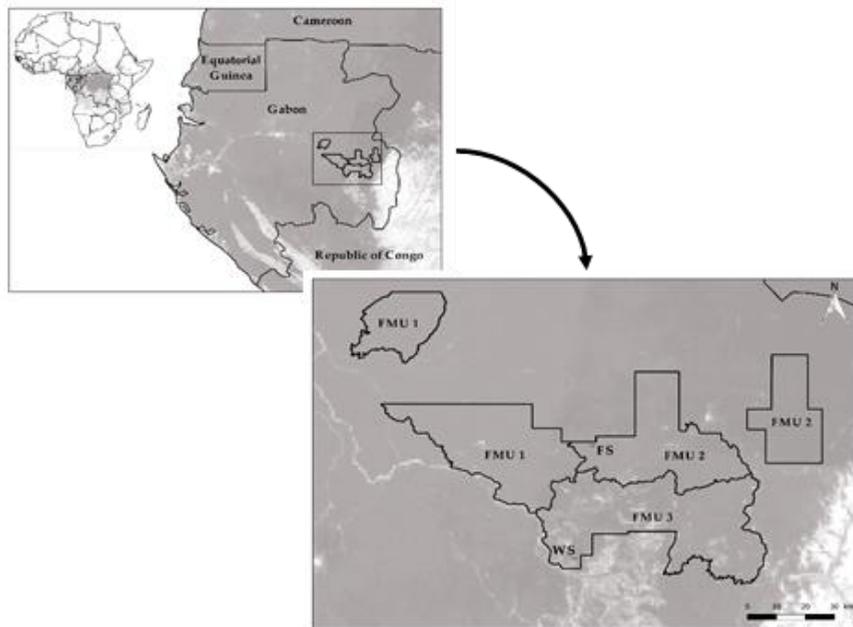


Figure 5.1. Location of the enrichment plantings in a logging concession in Gabon (black stars); FS: fertilizer study and WS: wildlife study. The background map corresponds to the tree cover (grey) (Hansen et al., 2013).

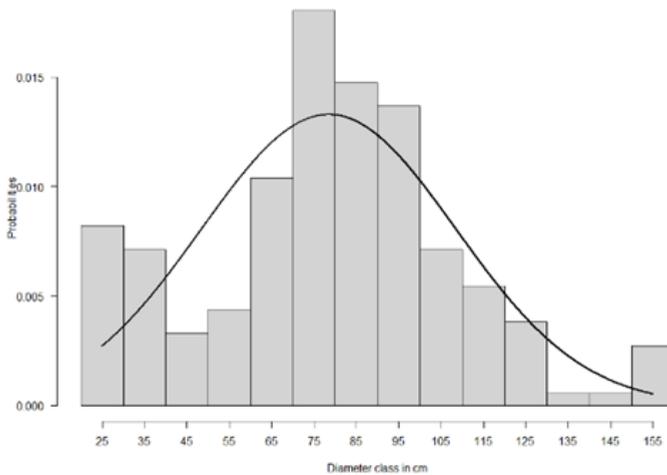


Figure 5.2. Diameter distribution of *C. gabunensis* stems (DBH > 20 cm) in the FMUs 2 and 3 (398,169 ha) managed by Precious Woods CEB logging company in south-eastern Gabon; (i) the x-axis shows 14 central values of the diameter classes ([20–30], [30–40], ..., [150–160] cm), (ii) the y-axis represents the probabilities of the normal distribution for each diameter class.

5.2.3. Silviculture experiments

5.2.3.1. Performance of *C. gabunensis* in logging gaps and effects of fertilizers

The experiments were performed in 30 logging gaps not invaded by grasses. The logging gaps were randomly selected and were 6 months old. Each logging gap was divided into two parts: the proximal and the distal part. The proximal part of the gap, that is the area where the tree trunk had fallen down and had been off-loaded by the logging machines, and the distal part of the gap, correspond to the area delineated by the foliage crown of the tree lying on the ground. Considering that branches and leaves still covered a large part of the distal part and thus inhibited any regeneration before decomposition, only the proximal part of the gap was enriched. The proximal part of selected logging gaps was relatively small, 29 m² ($\sigma = 7.2$ m²) in average, which limits the number of plants that can be introduced. Nine seedlings were planted in each gap, three treatments were applied: (i) control treatment (without NPK fertilizer or biochar), (ii) fertilizer and (iii) treatment with fertilizer and biochar. Each treatment was thus represented by three seedlings. The seedlings were arranged in rows of three seedlings distributed among the three treatments and spaced 2 m apart. To avoid the border effect, each row and column contained each

treatment. The fertilizer and biochar protocols were adapted following de Lefebvre et al. (2019). The biochar was produced in kilns using untreated wood residues from wood processing plants at the site of operation. The biochar was ground and sieved to 8 mm to ensure particle size homogeneity. It was mixed with soil and introduced at planting, in holes, 500 g per plant. The fertilizer used was a mixture of NPK (15%-15%-15%). The fertilizer was applied once, 4–5 days after planting, in its granulated form. The fertilizer was applied to the soil in a 10 cm deep concentric furrow around the plant. The dosage applied was 30 g NPK (15%-15%-15%) per plant.

A total of 270 nursery-raised seedlings of *C. gabunensis* were transplanted into thirty different logging gaps in 2018. The plants were raised for 12 months in a nursery in polyethylene bags 20 cm high and 12 cm in diameter. At the time of planting, the plants were on average 64 cm ($\sigma = 14$ cm) in high and 0.5 cm ($\sigma = 0.1$ cm) in diameter (10 cm above the base of the stem). The average area of the gap was determined from the projection of peripheral tree canopies with a diameter at breast height (DBH) ≥ 10 cm and the presence of seedlings belonging to early pioneer species (e.g., *Musanga cecropioides* and *Macaranga* sp.) (Dainou et al., 2021). The planted area (16 m²) was in the proximal part of the logging gaps. It was calculated using a 2 m \times 2 m grid fixed to the ground with ranging poles. Prior planting, competing vegetation, coming mainly from the soil seed bank, was totally removed using a machete and the ground was cleared of any debris. Planting was carried out according to the protocol proposed by Dainou et al. (2021). Measurements were made every 6 months during 18 months ($t = 455$ days). Height and basal diameter were measured with a tape and caliper, respectively. The survival and presence of damage to seedlings were also recorded. To estimate the light availability just above the *C. gabunensis* seedlings, hemispherical photographs were taken at the start of the experiment after seedling establishment. The photographs were taken at sunrise or at sunset in the centre of the plantation following the protocol of Ligot and Mackels (2011). The photographs were used to calculate several indices of light availability, including the percentage of total light above the canopy (Transtot). The photographs were thresholded with PiafPhotem software version 2 (Adam et al., 2013) and the light was calculated automatically with Gap Light Analyzer software version 2.0 (Frazer et al., 1999). In studied gaps, light levels varied between 12 to 49% with an average light level per gap of 32 % ($\sigma = 9\%$). No additional maintenance was applied in the logging gaps during the experiment.

5.2.3.2. Wildlife damage in planted logging gaps

To identify predators of *C. gabunensis* seedlings and to assess damage to plants in enriched logging gaps, 30 BolyGuard SG2060 36 MP camera traps, equipped with

32 GB memory cards and infrared sensors were deployed in 30 gaps, one camera per gap. Planting was carried out following Daïnou et al. (2021). To test if *C. gabunensis* is consumed selectively, plantations of *C. gabunensis* were created with other timber species, depending on the availability of seedlings in the nursery of the logging company. The species planted were: *Lophira alata* Banks ex C.F.Gaertn. (15%), *E. suaveolens* (18%), *Distemonanthus benthamianus* Baill. (32%) and *Bobgunnia fistuloides* (Harms) J.H. Kirkbr. and Wiersema (34%). Five seedlings of *C. gabunensis* and four seedlings of other species were randomly planted in each gap from December 2019 to July 2021, and only the geographical coordinates (latitude and longitude) of each logging gap were recorded. Gaps were 10 months old. After planting, height and diameter were measured as previously described and no additional maintenance was applied in the logging gaps during the experiment. The camera traps were placed on a tree at 30–50 cm height from the ground. The camera traps were set to local time when installed (UTC+1). They were configured to take three photos and a 60 s video per trigger at 5 s time intervals (Caravaggi et al., 2018). Recordings were triggered by movement. Grasses and vines in the vicinity of the cameras were reduced to avoid false triggers. They operated 24 h a day for one to three months (O’Brien et al., 2003).

We only focused on animals that showed interaction with the plants in the plantations (sniffing the plant or part of the plant; eating the plant or part of the plant). The recordings obtained were processed in open access databases: (1) Camera base version 1.7 (Tobler, 2015) to assign unique identifiers to each file (photos and videos) and (2) Timelapse version 2.2.5.0 (Greenberg, 2022) for the observation of detection events and for species identification. To avoid overestimating visits of individual animal species, we considered as independent events: (i) consecutive recordings of different species, (ii) consecutive recordings of individuals of the same species taken beyond a time interval of 30 min (O’Brien et al., 2003; Meek et al., 2014). A recording with multiple individuals of the same species in the same image was treated as a single individual event (Caravaggi et al., 2018). Each recording was viewed and all animals on the recordings were identified following Kingdon (2015). The behavior (sniffing and/or eating the plant) of each animal was recorded. The different behaviors were classified into two main categories: consumers and non-consumers. Species nomenclature followed the IUCN Red List of Threatened Species. Given the difficulties in identifying some species of the genus *Cephalophus* (*C. leucogaster*, *C. nigrifrons*, *C. callipygus* and *C. dorsalis*) on the recordings, we have grouped these species into a species complex (*Cephalophus* spp.).

5.2.4. Data analysis

5.2.4.1. Assessing effect of fertility on seedling growth

To compare our results with other studies, the growth monitoring data were used to compute the average annual growth (AAG) in height and diameter. These ecological parameters were calculated using equation (1):

$$AAG = (Vf - Vi)/nd \times 365.25 \quad (1)$$

where: Vf = final value (cm); Vi = initial value (mm) and nd = number of days between the two measurements).

To test the effect of fertility on seedling height and basal diameter growth, linear mixed models were fitted. They were used to: (i) calculate monthly seedling growth rates, (ii) test whether the growth rates (slopes of the model lines) depended on the treatment and, (iii) test the interaction of fertilization with time. For each variable to be explained (height and diameter), a linear mixed model with and without treatment–time interaction was modelled. The fixed factors were treatment, time, and/or treatment–time interaction and the random factors were seedlings and gaps. Site characteristics were not included in the model as fixed factors because we did not sample the gaps across a gradient of environmental variables. The gaps were thus considered as random replicates of the experiment. When a treatment–time interaction was detected, a trend comparison test was performed to compare line slopes (growth rates). Subsequently, we retrieved these same models and added as a co-variate the total radiations transmitted to test whether part of the differences in growth could be explained by radiations. The null hypothesis was that total light would not influence the growth in height and diameter of seedlings.

Next, to quantify seedlings survival according to treatments in logging gaps, we estimated the survival function $S(t)$ over time using the non-parametric Kaplan-Meier estimator (Harrell, 2001; Goel et al., 2010), which is the probability of an individual seedling surviving to time t , the time since beginning of the experiment:

$$S(t) = \prod_{t_i \leq t} (1 - d_i/n_i)$$

where t_i is the time interval, d_i is the number of deaths that occurred in the interval t_i , n_i is the number of seedlings that were alive at the end of the interval t_i , and \prod is the product operator across all cases less than or equal to t . We tested whether treatments significantly differed in terms of survival in logging gaps using log-rank tests.

5.2.4.2. Identification of consumers of C. gabunensis seedlings in logging gaps

A generalized linear mixed-effects model was fitted to test whether *C. gabunensis* seedlings were subject to directed predation. The variable to be explained was damage. The model had a fixed factor (seedling species) and a random factor (gaps). A Tukey post hoc test was performed in case of significant p-values.

The records obtained from pictures and videos allowed some descriptive analyses. The number of independent records per photo-captured species was recorded in each logging gap to calculate the average number of visits per species. The behavior associated with the species was described in detail and allowed the calculation of proportions by type of behavior for a given species. The duration of visits involving seedling consumption was calculated according to Tosso et al. (2018).

All statistical analyses were performed within the open-source environment R (R version 4.1.2) (R Core Team, 2021). The ‘lmer’ and ‘glmer’ functions of the ‘lme4’ package were used, for the fitting of mixed models (Bates et al., 2014) and for the fitting of generalized mixed effect models (Zhang et al., 2011), respectively. The t-values were computed to test the significance of a fixed factor, with the p-values provided by the ‘lmerTest’ package (Kuznetsova et al., 2017). The slope comparisons and post hoc analysis of the Tukey method were performed using the ‘emmeans’ package (Lenth et al., 2022), with the ‘emtrends’, ‘pairs’ and ‘emmeans’ functions, respectively.

5.3. Results

5.3.1. Performance of C. gabunensis in logging gaps and impact of fertilizer

All treatments considered, the average annual growth rate was 31.7 cm. yr⁻¹ ($\sigma = 37.4$ cm) in height and 3.4 mm. yr⁻¹ ($\sigma = 2.4$ mm) in basal diameter. The height growth rate of the control plants averaged 1.84 cm per month, while it was 2.08 and 2.50 cm per month for the fertilized and fertilized with biochar treatments, respectively, but the differences were not significant (chi-square = 4.184, Df = 2, p = 0.123) (Figure 5.3; Annexes 8 and 9). The diameter growth rates were 0.201 mm, 0.267 mm and 0.259 mm per month for control, fertilized and fertilized with biochar treatments, respectively. They were significantly different (chi-square = 11.87, Df = 2, p = 0.003). The differences were significant between the control seedlings and the seedlings that had received fertilizers alone (t = -3.178, Df = 672, p = 0.004) and between control and biochar fertilized seedlings (t = -2.779, Df = 676, p = 0.015). No significant difference was observed between seedlings with fertilizer and those with fertilizer and biochar (t = 0.4, Df = 671, p = 0.916) (Annexes 8 and 9). We tested whether the addition of the transmitted radiation in the models could explain

part of the seedling growth rates. The null hypothesis was accepted for the height growth rate (chi-square = 0.183, Df = 1, $p = 0.669$) suggesting that total transmitted radiation does not have a significant impact (Annex 9). Conversely, the null hypothesis was rejected for the growth rate in diameter (chi-square = 25.027, Df = 1, $p < 0.001$). This means that light influenced the growth rate in diameter. Furthermore, the time–light interaction coefficient was positive. This indicates a positive effect of light on the diameter growth of the plants (Annex 9).

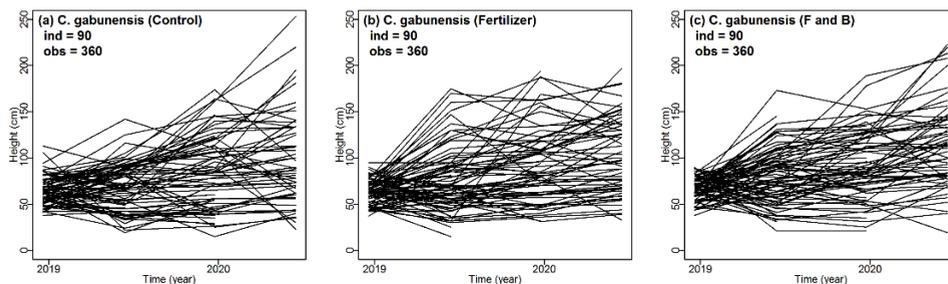


Figure 5.3. Height growth trajectory related to the installation date (between 2018 and 2020) for each seedling of *C. gabunensis* in logging gaps according to treatment; (a) control seedlings, (b) seedlings with fertilizer and (c) seedlings with fertilizer and biochar (F and B). Number of monitored seedlings (ind) and total number of measurements (obs) are given for each treatment. The discontinuous height trajectory for several seedlings is due to stem break events.

5.3.2. Survival of *C. gabunensis* seedlings in logging gaps

At the end of the experiment (18 months), we observed that seedling mortality increased over time for all treatments. *C. gabunensis* seedlings combined with fertilizer or fertilizer and biochar had better survival rates compared to the control *C. gabunensis* seedlings (Figure 5.4). There was a significant difference in overall seedling survival depending on the treatment (Figure 5.4: Fertilizer vs. control: log-rank test $X^2 = 8.1$ with $p = 0.004$; Fertilizer and biochar vs. control: log-rank test $X^2 = 4.6$ with $p = 0.03$). The use of NPK fertilizer with or without biochar seems to contribute to a better survival of seedlings. *C. gabunensis* seedlings with fertilizer and fertilizer and biochar each with 61 out of 90 (67.8%) showed significantly higher survival than control *C. gabunensis* seedlings with 56 out of 90 (62.2%) surviving plants.

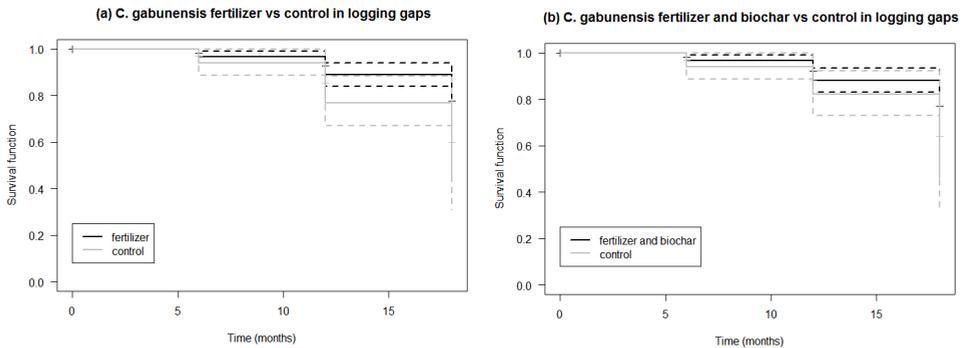


Figure 5.4. Kaplan–Meier estimates survival over time of *C. gabunensis* seedlings with their 95% confidence limits, as a function of treatment in logging gaps. (a) *C. gabunensis* seedlings with fertilizer vs. control *C. gabunensis* seedlings; and (b) *C. gabunensis* seedlings with fertilizer and charcoal vs. control *C. gabunensis* seedlings.

5.3.3. Predation of *C. gabunensis* in logging gaps

A lot of damage was observed in the plantations, both to *C. gabunensis* seedlings and to seedlings of other species, all holes combined (Azobé 5.26%; Movingui 47.5%; Okan 68.28%; Pao Rosa 41.86%; Tali 8.7%). Assessing the effect of herbivory in enriched logging gaps showed that the consumption of *C. gabunensis* seedlings and other species was statistically different. *C. gabunensis* seedlings were consumed more than seedlings of other species ($Z = 5.7$, $p < 0.0001$). The 1406 camera-days yielded 418 independent detection events, split between photos and videos (5% photos and 95% videos). The detections included 12 terrestrial mammal and one bird species (Annex 10). The detected mammal species included taxa with strong conservation concerns, such as the critically endangered elephant (*Loxodonta cyclotis* Matschie, 1900), gorilla (*Gorilla gorilla gorilla* Savage, 1847), chimpanzee (*Pan troglodytes troglodytes* lumenbash, 1775) and buffalo (*Syncerus caffer nanus* Boddaert, 1785; near threatened) which were also detected. Species that showed at least one interaction with seedlings in the gaps were: (i) the *Cephalophus* species complex with 146 detections, (ii) *Cephalophus silvicultor* Afzelius, 1815 (76 detections), (iii) *Gorilla gorilla* (14 detections) and (iv) *Loxodonta cyclotis* (64 detections). Species of the *Cephalophus* complex visited the plantations the most, with an average of 4.87 visits ($\sigma = 4.39$) per plantation and spent about 1.5 min per visit. *C. silvicultor* visited the plantations, with an average of 2.57 visits ($\sigma = 3.18$) per plantation and spent about 3.4 min per visit consuming the plants. The gorilla (*Gorilla gorilla*) had the lowest number of visits (0.47 on average; $\sigma = 0.73$), with an average time of 1.25 min. Compared to the other species detected, *Loxodonta*

cyclotis did not have a very high average number of visits (2.13 visits on average; $\sigma = 1.57$) but it spent more time in the plantations (about 6 min) (Table 5.1).

Loxodonta cyclotis was the most damaging species in the plantations (Figures 5 and 6). In 39% of the cases, it consumed plants of *C. gabunensis* and other species. Damage ranged from complete leaflet tearing and stem breakage to complete soil tearing of *C. gabunensis* seedlings (Annex 11; Figure 5.5). The other species detected were only interested in the leaflets of *C. gabunensis* seedlings. *Cephalophus* sp., *Cephalophus silvicultor* and *Gorilla gorilla* consumed seedling leaflets during 1.37%, 6.58% and 28.57% observation events, respectively (Figure 5.5).

Table 5.1. List of detected species involved in seedling consumption with: the number of detections, number of visits (average \pm SD) and duration of consumption on the visits (average \pm SD) within the plantations.

Species	Total Number of Detections	Average Number of Visits	Average Duration of Visits (min)
<i>Cephalophus</i> sp.	146	4.87 \pm 4.39	1.5 \pm 0.71
<i>Cephalophus silvicultor</i>	76	2.53 \pm 3.18	3.4 \pm 2.88
<i>Gorilla gorilla</i>	14	0.47 \pm 0.73	1.25 \pm 0.5
<i>Loxodonta cyclotis</i>	64	2.13 \pm 1.57	5.8 \pm 4.64

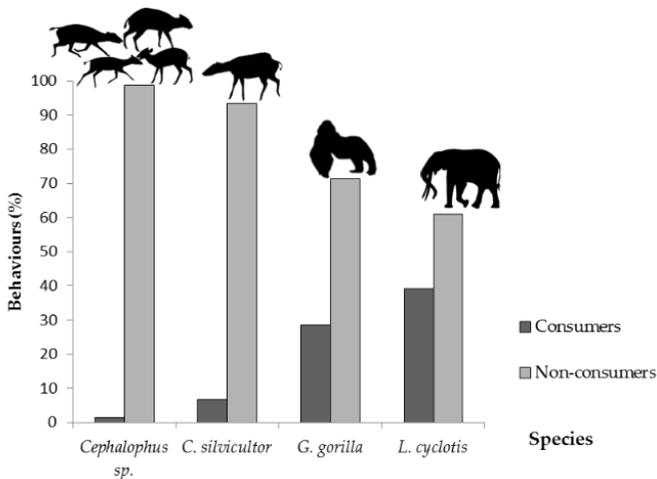


Figure 5.5. Distribution of behaviour for each species of interest.



Figure 5.6. Consumers of *C. gabunensis* seedlings in plantations; (a–e): *L. cyclotis*; (f): *G. gorilla*.

5.4. Discussion

5.4.1. Growth and mortality of *C. gabunensis* Seedlings in logging gaps

In logging gaps, we obtained average annual growth rates of 31.7 cm and 3.4 mm in height and diameter, respectively. These values were rather low. Doucet et al. (2016) introduced the species in multispecies plantations (subplots of 25 plants) in south-east Cameroon. These plantations were carried out in areas of degraded forest where the forest understory was removed by machete and only a few large trees were retained. Under moderate shade, mean diameter growth (after 690 days of observation; number monitored: $n = 102$) was 5.1 mm.yr^{-1} ($\sigma = 0.8 \text{ mm}$). In the same country, in a nursery, in bags with enriched forest soil substrates, *C. gabunensis* seedlings show growth in height between 30 and 40 cm after 8 to 10 months (Daïnou et al., 2021). The results of this study showed that the height growth rate of *C. gabunensis* seedlings was higher when fertilizer was applied in combination with biochar, although these results were not significantly different from the control treatment (Annexes 8 and 9). Neither the application of fertilizers alone nor the mixture of fertilizer and biochar had a significant influence on the height growth of *C. gabunensis* seedlings. The lack of significance of the growth rate in height in our study could probably be explained by the variability of heights because of wildlife breaking the stems of the plants, which could confuse the signal (Figure 5.3; Annex 8). It is also possible that fertilizers may not influence height growth of the seedlings (Opuni-Frimpong et al., 2020), but this seems unlikely for *C. gabunensis* seedlings, which prefer relatively fertile soils for their establishment (Ndonda Makemba et al., 2022). The effect of light on the growth of *C. gabunensis* seedlings followed the same path as the effect of fertilization in this study. The light had no significant effect on the growth rate in height, while for the growth rate in diameter the effect was significant. This means that the growth in diameter tended to increase with increasing light. In evergreen forest, Daïnou et al. (2021) suggest annual height growth is less than 50 cm in logging gaps, whereas it is higher in plantations on log yards where annual height growth is between 50 and 100 cm. This suggests that the conditions for plant growth are better in this type of environment. In Cameroon, *P. elata*, a light-demanding species established as a result of past human disturbance similar to *C. gabunensis* (Ndonda Makemba et al., 2022; Bourland et al., 2015), was introduced into logging gaps that were either left without maintenance or cleared (Ouédraogo et al., 2014). Over a period of 5 years, seedlings in gaps without any maintenance showed a relatively lower average annual growth in diameter (2.8 mm.yr^{-1} , $\sigma = 1.4 \text{ mm}$) compared to that obtained in our study over a relatively short period. Meanwhile, the height performance of the seedlings was much better (44.8 cm.yr^{-1} , $\sigma = 23.5 \text{ cm}$) in both the sites with and without maintenance (Ouédraogo et al., 2014). The results showed an overall, but modest, improvement in the rate of diameter growth of seedlings following the application of fertilizer alone

or in combination with biochar, compared with control seedlings. However, it is important to note that this growth rate was not statistically different between seedlings that received fertilizer alone and those that received both fertilizer and biochar. By examining the survival and growth of two tropical tree species in Amazonia under six nursery treatments over a six-month period, Lefebvre et al. (2019) showed a positive effect of the addition of biochar and fertilizer on the height and diameter growth of the seedlings of *Guazuma crinita* Mart. and *Terminalia amazonia* (JF Gmel.) Exell. Similar patterns were also observed in southern Africa (Sileshi et al., 2007). In combination with unsterilized forest soil, NPK fertilizers and foliar fertilizer (a solution consisting of: 41.5 g/L N, 58.2 g/L P, 1409 mg/L Zn, 1409 mg/L Cu, 2818 mg/L Fe, 1409 mg/L Mn, 198 mg/L Mo, 2818 mg/L B, 2.2 mg/L Auxin and 0.006 mg/L Cytokinins) Sileshi et al. (2007) showed the positive effect of artificial fertilizers inputs on the growth in height, diameter and biomass allocation of *Uapaca kirkiana* seedlings in a nursery after 11 months. Román-Dañobeytia et al. (2015) demonstrated, in Amazonia, that the addition of a biofertilizer (a macro and micronutrient-rich solution resulting from the fermentation of organic and mineral matter at a rate of 55 and 555 L/ha) significantly increased monthly seedling growth in height and diameter during annual monitoring of the growth of native species in former gold mining areas. For one of the species studied (*Ceiba pentandra*), growth rates in seedling diameter and height were improved by adding dilute or pure biofertilizer in both bare-root planting and transplanting methods. However, in their study, the authors treated the plants with biofertilizer every 15 days for the first 6 months, whereas the increase in growth observed in our study was based on a single application of fertilizer after transplanting the plants in logging gaps. The combination of fertilization and cleaning after planting would thus probably improve the growth performance of *C. gabunensis* seedlings in logging gaps, as has been achieved for other tree species (Schwartz et al., 2013; Ouédraogo et al., 2014; Lefebvre et al., 2019).

Plant survival was significantly lower in control seedlings compared to plants with fertilizers alone and with fertilizer and biochar in the logging gaps. Indeed, it has been shown in previous studies that fertilizer inputs to the soil reduce the probability of plant mortality compared to substrates without fertilizers (Sileshi et al., 2007). In a study carried out in southeastern Cameroon, Doucet et al. (2016) introduced *C. gabunensis* seedlings into multispecies plantations (in plots of 25 seedlings). These plantations were established in degraded forest areas under moderate shade, with a survival rate of 83% after 690 days (number of plants monitored: n = 102). In our study, the survival rate was close to 80% at 455 days for the fertilizer only and fertilizer and biochar treatments, while it was lower for the control treatment. Field observations revealed that mortality was mainly caused by wildlife damage within the plantations, as observed by many authors in plantations of varying ages (Leroy-Deval, 1976; Fayolle et al., 2015).

5.4.2. Predators of *C. gabunensis* seedlings in logging gaps

Very little information is available on the damage caused by wildlife to vegetation of African moist forest. For example, little is known about the damage caused by elephants in their biotope compared to their role as seed dispersers (Poulsen et al., 2017). Some studies mentioned the damage caused by wildlife in plantations (Dainou et al. 2021). Brunck (1965), for example, reports that antelopes were damaging several tree species in plantations in Congo. This damage, described as severe, could lead to the death of plants in plantations/plots when caused by elephants and/or buffalo in Gabon (Brunck, 1965; Fuhr et al., 1998). In the same country, Brunck et al. (1990) found that in some plantations four to five years old, mortality due to elephants affected more than half the plants. Fayolle et al. (2015) also observed high mortality of *Milicia excelsa* (Welw.) C.C.Berg stems in plantations that could be linked to herbivory. In addition, Leroy-Deval (1976) reported significant damage by elephants in five to six-year-old Okoumé (*A. klaineana*) plantations in Gabon. The results of this study show that *C. gabunensis* seedlings were significantly more consumed than other species in logging gaps. In addition, indirect observations identified four main animal species involved in predation on *C. gabunensis* seedlings: *Cephalophus* sp., *C. silvicultor*, *G. gorilla* and *L. cyclotis*. In this study, *L. cyclotis* was the main consumer of seedlings and preferentially consumed those of *C. gabunensis*. *Loxodonta cyclotis* took longer in the plantations and caused more impetuous damage to the plants than other species. Based on the evidence from our photographic and video observations, the consumption of *C. gabunensis* seedlings by *L. cyclotis* was not always systematic. Some individuals sniffed the *C. gabunensis* plants without consuming them. Because adult *C. gabunensis* trees are frequently debarked by *L. cyclotis* (Short, 1981), it is likely that the pachyderm has a particular interest for *C. gabunensis*. Scalbert et al. (2022) listed *C. gabunensis* among the most frequently debarked species and Holvoet (2021) attributed this behavior to self-medication. It is likely that the animals consumed the seedlings of this species as a parasite killer because *C. gabunensis* is frequently used in traditional medicine for this purpose (Ndonda Makemba et al., 2019). Studying the ecophysiology of forest elephants in Gabon, Ngama (2018) showed that parasitized forest elephants had a diet heavily dominated by the leaves of plant species whose medicinal properties are recognized by local human populations. This suggests that the forest elephant selects its food not only for its nutritional value, but also for its medicinal properties, as suggested by our study. In western Uganda, elephants regularly frequent logging gaps, resulting in a slower regeneration than in unlogged areas (Chapman and Chapman, 1997; Omeja et al., 2016). In such areas the direct impact of elephants is greater than that of herbaceous plants (Lawes and Chapman, 2006). It is likely that within logging gaps, elephants trample seedlings (Piironen et al., 2017; Rosin et al., 2020) and break stems (Wing and Buss, 1970). Seedlings that manage to survive this damage may

experience a slowdown in growth. Indeed, felling gaps and skidding trail networks caused by logging operations could encourage the proliferation of herbaceous plants and facilitate the movement of elephants in the logged areas (Chapman and Chapman, 1997). This would probably increase breakage of seedlings and saplings and slow their growth. Therefore, in areas with high wildlife densities, a balance must be struck between stimulating plant growth by clearing and preserving wildlife damage. In temperate forest managed for production, this is also a crucial issue (Bernes et al., 2018; Ramirez et al., 2019, 2018).

5.5. Conclusions

In this study, we obtained moderate growth rates of *C. gabunensis* in logging gaps. Impacts of elephants were important and, by breaking or consuming the most vigorous stems, they reduce the average growth rates of the population. We also emphasized a positive influence of the light on the seedling performance. Logging gaps, which are relatively open areas in a forest following the felling of trees, may be interesting areas to carry out enrichment for *C. gabunensis*, but several factors need to be considered, including competition with fast growing pioneer species and the damage that could be caused by wildlife. The planting of *C. gabunensis* should thus be only recommended in large gaps and in areas with low elephant densities. Numerous studies have shown that without plantings, populations of many light-demanding species will collapse in the next decades. In central Africa, very few logging companies implement planting programs in natural forests and most of them are FSC-certified. The use of fertilizer in forests is not allowed by the FSC standards. In our experiment, we showed that a single application of fertilizer at the start of the experiment significantly increased survival and diameter growth of *C. gabunensis* while an additional impact of biochar was not detected. We therefore suggest that current certification standards should be revised to tolerate local applications of fertilizer in high-value timber species plantations whose natural regeneration is lacking. This would increase the chances of recruiting commercial trees which is a key issue of sustainable management.

Chapitre 6

Discussion générale et perspectives



La présente recherche doctorale avait pour ambition de mieux appréhender l'écologie de *Cylicodiscus gabunensis*, une espèce de bois d'œuvre très prisée en Afrique centrale dont les populations affichent des déficits de régénération naturelle en forêt sempervirente. L'objectif ultime était de proposer des pratiques sylvicoles adaptées pour remédier à cette situation. Pour ce faire, des approches expérimentales pluridisciplinaires combinant anthracologie, archéologie, pédologie, écologie et sylviculture ont été menées, afin non seulement de comprendre le cycle de vie de l'espèce, mais aussi d'identifier les étapes ou les actions qui aideraient à atteindre nos objectifs. Le cycle de développement de l'espèce décrit par la figure 6.1 présente une vue d'ensemble de résultats obtenus dans cette thèse.

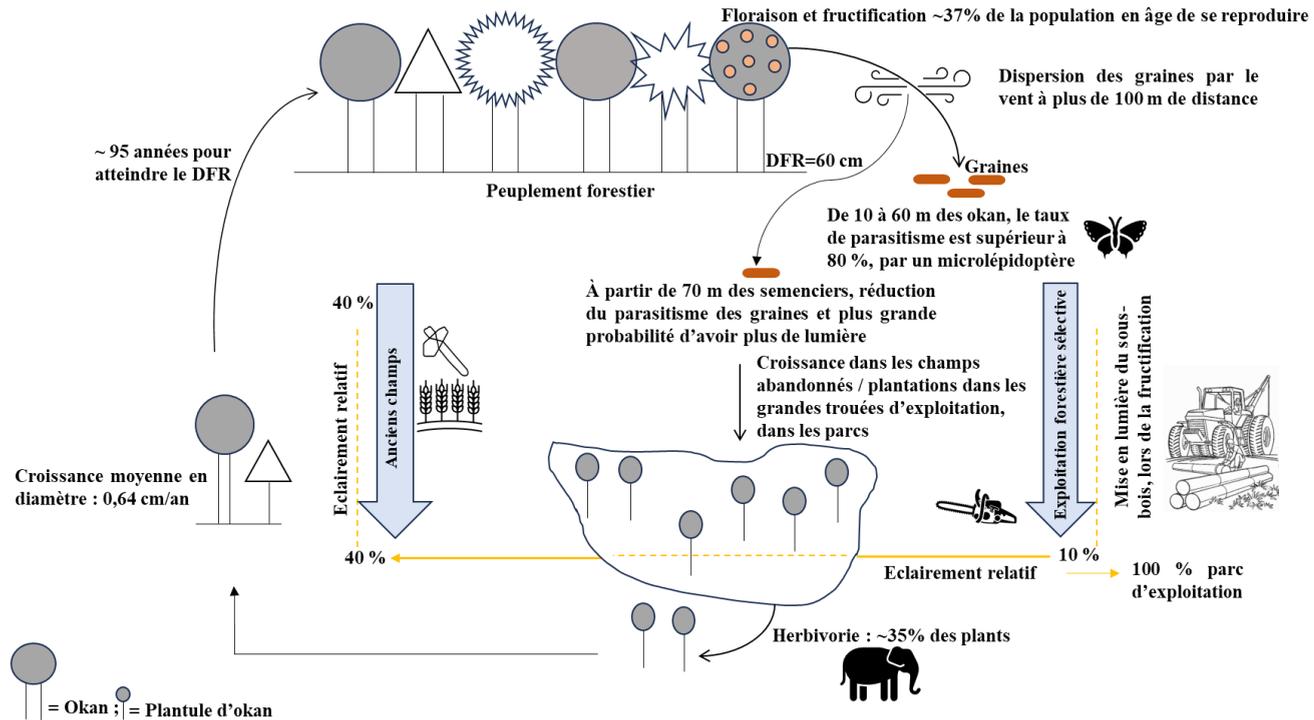


Figure 6.1. Cycle de développement de *Cylicodiscus gabunensis*.

6.1. Cycle de vie de *C. gabunensis* et optimum écologique

Les découvertes réalisées au cours de cette thèse ont permis de reconstituer les phases du cycle de vie de *Cylicodiscus gabunensis* en forêt sempervirente (Figure 6.1).

Dans un peuplement forestier adulte, 50% des arbres d'okan sont matures à partir de 60 cm de diamètre. Ils fleurissent et fructifient chaque année mais seulement en moyenne 37% des individus d'une population. La maturation des fruits prend un an. Les fruits matures s'ouvrent dans la cime des arbres et les graines sont dispersées par le vent à des distances pouvant dépasser 100 m. Environ une semaine après leur dispersion, plus de 80% des graines sont parasitées. Le taux de parasitisme est plus important au pied des arbres et diminue progressivement avec la distance. Si on combine les deux (dispersion et parasitisme), la probabilité qu'une graine puisse germer parce qu'elle n'a pas été parasitée est optimale à partir de 70 m des semenciers (Figure 6.2). Pour que la plantule puisse se développer, elle a besoin d'un éclaircissement relatif compris entre 10 et 40%, voire 100%. L'éclaircissement relatif de 10% correspond plutôt à une trouée et 40% correspond à un champ où les arbres ont été laissés sur pied et 100% à des milieux ouverts sans végétation. Si une ouverture de la canopée survient au même moment que la période de développement des plantules, on peut espérer que les plantules puissent se développer. Toutefois, peut intervenir un prédateur important, l'éléphant de forêt et qui peut, dans les trouées étudiées, impacter 35% des plants. Les plants qui arrivent à être épargnés par les éléphants croissent en diamètre en moyenne de 0,64 cm/an et mettront environ 95 années pour atteindre la maturité.

Le cycle précédent est simplifié à l'extrême et devrait être nuancé, notamment en raison des interactions entre les facteurs biotiques et abiotiques. En effet, en considérant l'optimum d'une espèce d'arbre (Figure 6.3), on peut supposer que la distribution et le comportement de la population d'une espèce suit une loi normale. La gamme de valeurs optimales réunit à tout point de vue, les conditions nécessaires où une espèce va bien se développer et avoir une taille de population efficace (en vert ; Figure 6.3). En marge de cet optimum écologique, les espèces peuvent subir des stress physiologiques qui pourraient affecter leur taille ou leur distribution (en jaune ; Figure 6.3) et au-delà existent des zones d'intolérance (en rouge ; Figure 6.3) qui correspondent aux milieux où l'espèce est absente (Ternjej and Mihaljevic, 2017). Les facteurs abiotiques et biotiques interagissent pour déterminer la répartition des espèces. Chaque facteur écologique possède une plage de fluctuation, appelée valence écologique selon la loi de tolérance de Shelford à l'intérieur de laquelle une espèce peut survivre. Pour chaque facteur écologique, il existe une plage optimale avec un minimum et un maximum. En dehors de cette plage optimale se trouve la zone de stress, ou zone pessimum (du latin '*pessimus*' signifiant très mauvais). L'optimum étant la quantité ou l'intensité du facteur écologique qui

favorise la croissance et le développement maximum d'une espèce (Ternjej and Mihaljevic, 2017).

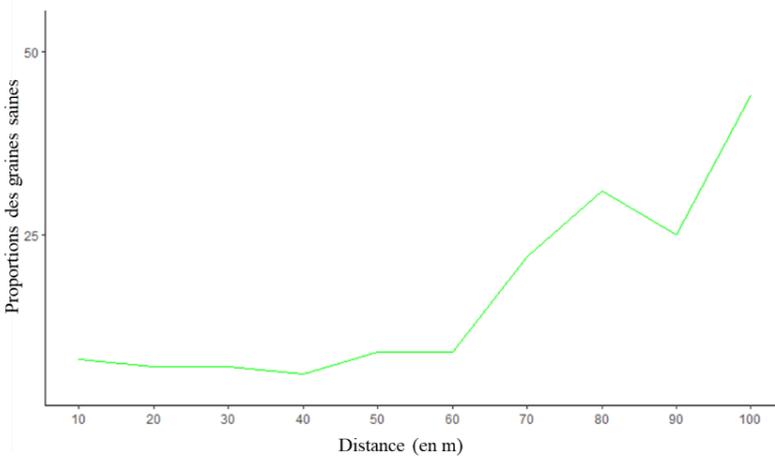


Figure 6.2. Répartition des proportions de graines saines (en vert) en fonction de la distance aux semenciers.

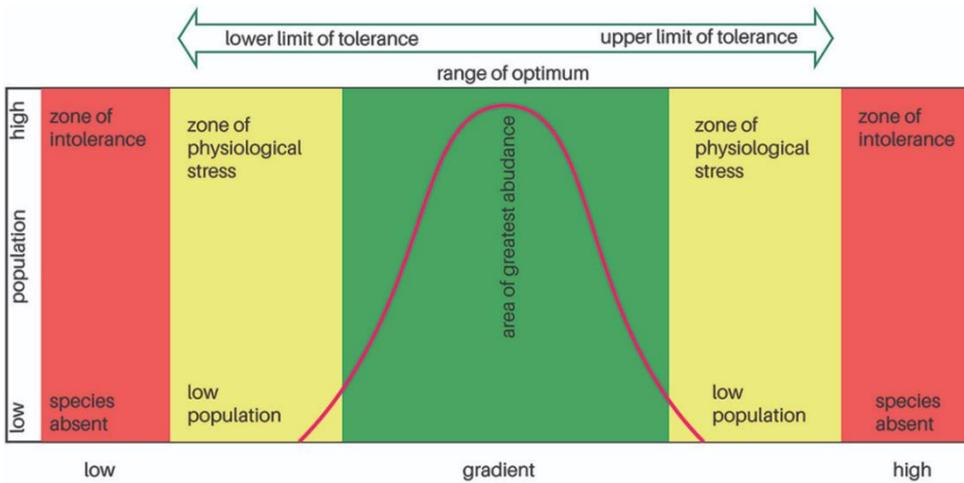


Figure 6.3. Graphique de la valence écologique (Ternjej and Mihaljevic, 2017).

De façon générale, l'optimum écologique des espèces d'arbres est principalement expliqué par les facteurs environnementaux. Par la suite, interviennent les effets de recrutement, les effets de survie liés à la capacité adaptative de l'espèce elle-même et pour finir les interactions biotiques (dispersion, herbivorie). Dans ce contexte, si une espèce se retrouve dans son optimum écologique et que son développement est optimal, ces derniers facteurs n'affecteraient qu'une partie de la population et ne

seraient pas de nature à modifier significativement la taille de sa population (Maron et al., 2014).

Dans le cas de l'okan, l'optimum de développement en termes d'ouverture de la canopée se situe vraisemblablement entre 10 et 40%. Toutefois, dans cette gamme la concurrence est très importante et l'espèce doit faire face à une croissance en hauteur plus élevée des espèces colonisatrices, laquelle se traduira in fine par un ralentissement de croissance et vraisemblablement par la mort des plants. En conséquence, les jeunes okan auraient plus de chance de se développer dans des milieux très ouverts. Considérant le parasitisme et la prédation dont est victime l'espèce, la probabilité de survie serait vraisemblablement optimale là où les densités de plantules sont faibles et où les populations d'éléphants sont réduites.

Au regard des informations écologiques qui précèdent. Nous avons tenté de comprendre dans les prochains paragraphes pourquoi *C. gabunensis* semble mieux se régénérer en forêt semi-décidue qu'en forêt sempervirente (Chapitre 2 ; Loubota Panzou et al., 2023).

6.2. Comment expliquer une meilleure régénération en forêt dense humide semi-décidue ?

En évaluant le statut de vulnérabilité (statut UICN) de 21 espèces d'arbre d'intérêt commercial en Afrique centrale, sur base de données d'inventaire forestier ($dhp \geq 10$ cm) couvrant une superficie d'environ 22 millions d'hectares, Loubota Panzou et al. (2023) ont mis en évidence que *C. gabunensis* présentait un déficit de régénération en forêts sempervirentes (structure de population en cloche), tandis qu'en forêts semi-décidues, la structure de population de l'espèce suivait une courbe exponentielle décroissante traduisant une meilleure régénération. Plusieurs facteurs peuvent être avancés pour l'expliquer. Premièrement, la physionomie des forêts semi-décidues est différente de celle des forêts sempervirentes (Figure 6.4) : la stratification est plus simple, mieux marquée, les lianes moins nombreuses, les palmiers rotins plus rares (Guillaumet and Adjanohoun, 1971). Les arbres à feuillage décidue peuvent constituer plus du tiers des arbres. Ces forêts connaissant des périodes de sécheresses saisonnières au cours desquelles les arbres perdent leurs feuilles pour éviter les pertes en eau et permettent ainsi, une mise en lumière du sous-bois plus importante (Mille and Louppe, 2015). En revanche, les forêts sempervirentes sont souvent caractérisées par des arbres à feuillage persistant, donc sans période défoliation marquée au niveau de la canopée (Vande wenghe, 2004 ; Mille and Louppe, 2015). Les arbres renouvellent leur feuillage de façon continue (Guillaumet and Adjanohoun, 1971). Ces feuilles forment un couvert végétal dense et persistant (Mille and Louppe, 2015) qui a tendance à créer des conditions de très faible luminosité. De plus, la canopée des forêts sempervirentes comprend davantage des lianes, comparativement aux forêts semi-décidues où elles sont moins

nombreuses (Vande wenghe, 2004 ; Mille and Louppe, 2015). Ces lianes peuvent elles aussi créer un feuillage dense qui réduit davantage la lumière disponible arrivant dans le sous-bois (Clark and Clark, 1990; Fauset et al., 2017). Aussi, ces lianes s'appuient sur d'autres plantes pour leur soutien physique, et leur présence est reconnue pour entraver la régénération des arbres, limiter les taux de croissance des jeunes arbres et diminuer la valeur économique des arbres commerciaux en raison de l'augmentation concomitante de la déformation des tiges (Carse et al., 2000). Les conditions d'éclaircissement probablement meilleures en forêts semi-décidues expliqueraient en partie, la présence de nombreuses espèces de grands arbres exigeants en lumière comme *Erythrophleum suaveolens* (Gorel et al., 2015), *Pericopsis elata* (Bourland 2013, Bourland et al., 2015), *Terminalia superba* (De Ridder et al., 2013a), et *Triplochiton scleroxylon* (Gorel, 2012). De telles espèces ne persistent en forêt sempervirente qu'à la faveur des défriches agricoles.

Deuxièmement, en lien avec la déciduité intervient le climat. Globalement, les forêts denses humides sempervirentes africaines sont localisées là où la saison sèche est nuageuse, fortement déficiente en lumière, fraîche et humide, suit aux courants marins froids le long des côtes (Philippon et al., 2018, 2019). À l'inverse, la saison sèche est plus ensoleillée là où se développent les forêts semi-décidues. Cela signifie que lorsque les arbres perdent leurs feuilles, l'éclaircissement dans le sous-bois augmente fortement.

Troisièmement, un sol potentiellement plus riche en forêts semi-décidues pourrait également expliquer une meilleure régénération de l'espèce. En effet, les propriétés du sol sont connues pour exercer une influence importante sur la croissance, la distribution et la densité des espèces d'arbres (Freycon et al., 2003; Nguyen et al., 2015). John et al. (2007) ont ainsi mis en exergue le rôle fondamental des conditions édaphiques dans la distribution spatiale de 36-51% des espèces d'arbres de forêts tropicales d'Amérique centrale et du sud. Une comparaison des sols des forêts sempervirentes et ceux des forêts semi-décidues tend à donner à nouveau l'avantage à ces dernières, du moins au Ghana (Swaine, 1996; Veenendaal et al., 1996). Les sols plus acides et moins fertiles des milieux sempervirents (Guillaumet and Adjanohoun, 1971) affectent davantage négativement la teneur organique des plants, voire leur développement et les distributions spécifiques (Veenendaal et al., 1996; Mwavu and Witkowski, 2009). Les sols ferrallitiques des forêts semi-décidues sont issus de granites, des roches métamorphiques schisteuses et basiques. Ils se caractérisent aussi par un horizon humifère peu épais mais riche en matière organique et sont faiblement acides. Cela confère à ces sols une fertilité plus élevée (Guillaumet and Adjanohoun, 1971). Cela expliquerait probablement aussi les plus fortes dimensions d'arbres, de biomasses et de densités de populations d'arbres dans les forêts semi-décidues (Fayolle et al., 2016). Plusieurs espèces de grands arbres héliophiles et anémochores s'établissent sur ces sols fertiles, comme *Terminalia superba* (De Ridder et al., 2013a), et *Triplochiton scleroxylon* (Gorel, 2012). Par exemple, *T. scleroxylon*, une espèce confinée exclusivement dans les forêts semi-

décidues (Meunier et al., 2015) est reconnue comme étant un bon indicateur de fertilité du sol (Gorel, 2012 ; Freycon, 2015). En effet, les arbres nécessitent des éléments minéraux pour leur nutrition, ces éléments se divisent en deux catégories : les éléments majeurs, tels que l'azote (N), le phosphore (P), le soufre (S), le magnésium (Mg), le calcium (Ca) et le potassium (K), et les oligoéléments, parmi lesquels on compte le fer (Fe), le manganèse (Mn), le zinc (Zn), le cuivre (Cu), le molybdène (Mo), le bore (B) et le chlore (Cl) (Freycon, 2015). Ces propriétés chimiques des sols agissent sur les processus tels que la compétition inter-individuelle et la sylvigénèse (Freycon et al., 2003). En évaluant l'effet des facteurs influençant la croissance des arbres dans les forêts d'Afrique centrale sur base des données d'un réseau de grandes parcelles permanentes, Gourlet-Fleury et al. (2023) ont mis en évidence une croissance significativement élevée des arbres sur des sites présentant (i) des niveaux élevés de potassium échangeable, de carbone organique, d'azote total et de phosphore total, particulièrement bénéfiques pour les espèces à faible densité de bois et (ii) des niveaux élevés de phosphore et un rapport carbone-azote favorables aux petits arbres, ainsi que des niveaux élevés de calcium et de magnésium échangeable pour les arbres de taille moyenne à grande, tous appartenant à des espèces à densité de bois moyenne et élevée.

Quatrièmement, le parasitisme pourrait être moindre en forêts semi-décidues. Dans celles-ci, la saison de dispersion des graines de *C. gabunensis* s'étend de décembre à février, coïncidant avec la grande saison sèche (Daïnou et al., 2021). Cette période est caractérisée par des niveaux d'humidité relativement bas et un éclaircissement plus important. En revanche, en forêts sempervirentes, la dispersion des graines a lieu durant la petite saison et la grande saison pluvieuse de décembre à avril, marquée par une humidité élevée. En forêt semi-décidue, la saison sèche peut agir comme un facteur limitant pour les parasites spécialisés dans le parasitisme des graines. Les agents pathogènes ont en effet, un impact négatif plus important sur les graines dans les habitats caractérisés par une forte humidité, des températures élevées et une densité de couvert végétal élevée (Roth and Riker, 1943; Vaartaja, 1962; Kozlowski, 1971; Bewley and Black, 1982; Augspurger, 1983a, 1983b, 1984), comme c'est le cas dans notre zone d'étude. Les conditions relativement sèches peuvent réduire la viabilité des parasites et limiter leur capacité à infecter les graines de manière efficace.

Enfin, dans les forêts semi-décidues, les densités d'éléphants sont moindres (Bruce et al., 2018; Brittain et al., 2020), probablement en lien avec une pression démographique plus élevée. D'un autre côté, les forêts sempervirentes, caractérisées par une pression de chasse relativement réduite en raison de la faible démographie humaine, offrent un habitat plus favorable qui se traduit par des densités importantes d'éléphants (Fonteyn et al., 2021). Ainsi, le Gabon abrite la plus grande population d'éléphants de forêt estimée à 95.110 individus (Intervalle de confiance à 95% : 58.872-131349) (Laguardia et al., 2021). Cependant, cette coexistence avec les

éléphants a un revers : ces derniers causent d'importants dommages aux semis d'arbres (Scalbert et al., 2022).

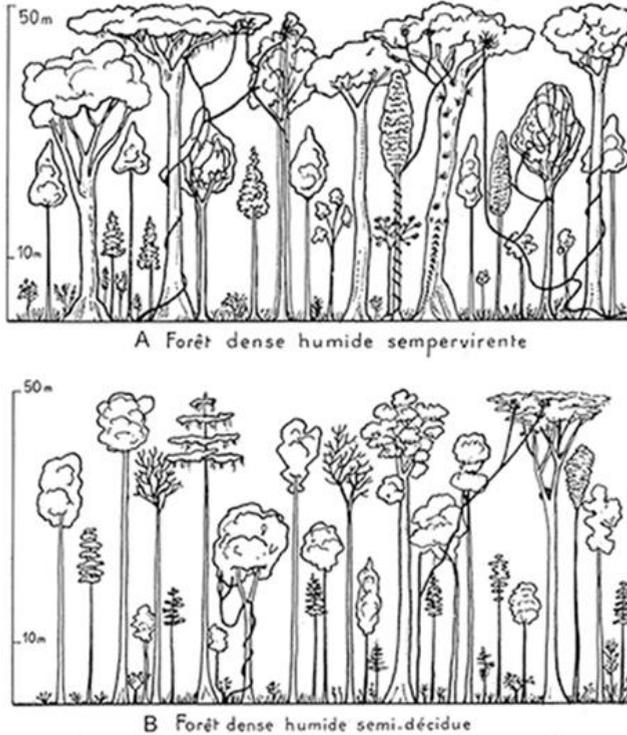


Figure 6.4. Physionomie des forêts denses humides sempervirentes (A) et semi-décidues (B) (Letouzey, 1982b).

6.3. Quelle sylviculture pour *C. gabunensis* ?

L'examen des besoins en lumière de *C. gabunensis* a permis de ressortir l'effet prépondérant de l'éclaircissement qui expliquerait un faible recrutement des tiges de *C. gabunensis* en forêt sempervirente. D'autre part, la courbe de croissance (chapitre 4) suggère que dans un milieu complètement ouvert (éclairage important) où la compétition est peu présente, l'espèce va maximiser le développement de son appareil souterrain (système racinaire). Sous des niveaux d'éclaircissement intermédiaires à élevés, *C. gabunensis* semble maintenir ses performances de croissance en diamètre, ce qui pourrait conférer à l'espèce un avantage compétitif et expliquerait pourquoi dans les conditions parcs forestiers où l'éclaircissement est très élevé et la concurrence est faible, l'espèce a de bonnes performances en termes de croissance (Daïnou et al., 2021). De tels milieux sont aussi fréquentés par *Lophira alata* dont les besoins en lumière sont relativement proches. Des observations

réalisées sur des carrières réhabilitées dans la concession de Precious Woods CEB au Gabon semblent le confirmer (JL. Doucet, obser. Personnelles) (Figure 6.5).



Figure 6.5. Plants de *C. gabunensis* dans une carrière réhabilitée © JL. Doucet.

Nous préconisons en conséquence de réaliser des plantations dans les mêmes conditions que celles qui semblent avoir permis la régénération de sa population actuelle, à savoir les champs abandonnés. Ceux-ci sont toutefois a priori absents des concessions forestières lesquelles font partie du domaine forestier permanent. Une alternative serait de planter l'espèce dans les grandes trouées correspondant à des chablis d'exploitation multiples. Il faudrait toutefois pratiquer des entretiens réguliers pour éviter une éventuelle domination par les espèces héliophiles pionnières. Pour limiter cette concurrence, la plantation sur les parcs de chargement en forêt pourrait être envisagée.

Quelque soit le mode de plantation envisagé, il faudrait être attentif à deux aspects. Premièrement, il faut éviter les zones à forte densité d'éléphants. Deuxièmement, il ne faut pas faire des plantations pures pour les mêmes raisons. Outre la régénération artificielle, la régénération naturelle assistée pourrait être envisagée. Doucet et al. (2004) ont obtenu d'excellents résultats en utilisant cette technique pour l'okoumé, espèce héliophile et anémochore. Cette technique consiste à ouvrir le couvert sur des surfaces d'au moins un quart d'hectare après une fructification abondante et dans les zones à forte densité de semis. Cette technique pose néanmoins question alors que l'exploitation à faible impact limitant l'ouverture du couvert est d'application.

Enfin, il serait opportun d'examiner l'intérêt de dégager les pieds n'ayant pas encore atteint le DME et dont la croissance serait ralentie par les arbres voisins. Ligot et al. (2019) ont en effet montré que la croissance des Ayous était fortement améliorée par cette pratique.

6.4. Conclusions et perspectives

Cette thèse nous a permis d'avoir une meilleure compréhension de l'écologie de *C. gabunensis* dans les forêts sempervirentes d'Afrique centrale, ce qui a permis de dresser un certain nombre de recommandations en vue d'une gestion durable des populations. Cependant, il convient de rappeler que les investigations menées dans le cadre de cette thèse ont été réalisées dans une zone relativement réduite comparativement à l'aire de distribution de l'espèce. Ce qui pourrait ouvrir un vaste champ de possibilités de recherche. Non seulement pour des recherches visant à quantifier les paramètres étudiés à plus large échelle, mais aussi en couvrant les différents types forestiers où l'espèce est rencontrée (forêts semi-décidues et forêts sempervirentes). Dans nos travaux, nous avons pu quantifier les besoins en lumière des plants âgés d'un an. Les besoins antérieurs restent méconnus, or ils sont primordiaux, notamment pour la mise en place de techniques de régénération assistée. Un suivi du parasitisme sur plusieurs années serait aussi nécessaire afin de quantifier les variations temporelles de l'abondance des microlépidoptères. Une meilleure compréhension de ses interactions avec les facteurs environnementaux permettrait d'envisager des interventions sylvicoles limitant des dégâts qu'ils occasionnent.

Enfin, la mise en place en commun de l'ensemble des connaissances devrait pouvoir permettre de modéliser l'évolution des populations sur le long terme, tant en forêt exploitée que préservée, tant en forêt sempervirente que semi-décidue.

Références bibliographiques



- Ada, O.R., Ureigho, U.N., Okunomo, K., 2020. Regeneration potentials of the tree species at bc 32/4 in Sakponba Forest Reserve, Edo State, Nigeria. *Pol. J. Nat. Sci.* 35.
- Adam, B., Benoit, J.C., Sinoquet, H., Balandier, P., Marquier, A., 2013. *PiafPHOTHEM : Un logiciel de seuillage de photographies hémisphériques* (No. F-45290). Nogent-sur-Vernisson - France.
- Adamescu, G.S., Plumptre, A.J., Abernethy, K.A., Polansky, L., Bush, E.R., Chapman, C.A., Shoo, L.P., Fayolle, A., Janmaat, K.R.L., Robbins, M.M., Ndangalasi, H.J., Cordeiro, N.J., Gilby, I.C., Wittig, R.M., Breuer, T., Hockemba, M.B.-N., Sanz, C.M., Morgan, D.B., Pusey, A.E., Mugerwa, B., Gilagiza, B., Tutin, C., Ewango, C.E.N., Sheil, D., Dimoto, E., Baya, F., Bujo, F., Ssali, F., Dikangadissi, J.-T., Jeffery, K., Valenta, K., White, L., Masozera, M., Wilson, M.L., Bitariho, R., Ndolo Ebika, S.T., Gourlet-Fleury, S., Mulindahabi, F., Beale, C.M., 2018. Annual cycles are the most common reproductive strategy in African tropical tree communities. *Biotropica* 50, 418–430. <https://doi.org/10.1111/btp.12561>
- Agyeman, V.K., Swaine, M.D., Thompson, J., 1999. Responses of tropical forest tree seedlings to irradiance and the derivation of a light response index. *J. Ecol.* 87, 815–827.
- Aldulaimi, O., Uche, F.I., Hameed, H., Mbye, H., Ullah, I., Drijfhout, F., Claridge, T.D.W., Horrocks, P., Li, W.-W., 2017. A characterization of the antimalarial activity of the bark of *Cylicodiscus gabunensis* Harms. *J. Ethnopharmacol.* 198, 221–225. <https://doi.org/10.1016/j.jep.2017.01.014>
- Alexandre, D.-Y., 1982. Aspects de la régénération naturelle en forêt dense de Côte d'Ivoire. *Candollea* 37, 579–588.
- Allaby, M., 2006. *BIOMES OF THE EARTH GRASSLANDS*. Chelsea House, New York.
- Angone, S.A., Mathouet, H., Souza, A., Bivigoua, F., Mba, C.E.M., Lamidi, M., 2009. Quelques plantes utilisées en médecine traditionnelle pour le traitement de la stérilité chez les femmes au Gabon. *Ethnopharmacologia* 43, 52–58.
- Anhuf, D., Ledru, M.-P., Behling, H., Da Cruz, F.W., Cordeiro, R.C., Van der Hammen, T., Karmann, I., Marengo, J.A., De Oliveira, P.E., Pessenda, L., Siffedine, A., Albuquerque, A.L., Da Silva Dias, P.L., 2006. Paleo-environmental change in Amazonian and African rainforest during the LGM. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 239, 510–527. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2006.01.017>
- ASF, 2018. AP_12775_FBD_F7170_RT1.dem. CFAD_CEB. <https://asf.alaska.edu>, Alaska Satellite Facility.
- Ashton, P.S., Hall, P., 1992. Comparisons of Structure Among Mixed Dipterocarp Forests of North-Western Borneo. *J. Ecol.* 80, 459–481. <https://doi.org/10.2307/2260691>
- Assi Kaudjhis, C.C.M., Digbehi, B.Z., Roche, E., Lezine, A.-M., 2010. Synthèse sur l'évolution des paléoenvironnements de l'Afrique occidentale atlantique

- depuis la fin de la dernière période glaciaire. Influences climatiques et anthropiques. *Geo-Eco-Trop Rev. Int. Géologie Géographie DÉcologie Trop.* 34.
- Assoko Ndong, A., 2002. Synthèse des données archéologiques récentes sur le peuplement à l'Holocène de la réserve de faune de la Lopé, Gabon. *Anthropol. Paris* 106, 135–158.
- ATIBT (Association Technique Internationale des Bois Tropicaux), 2012. La lettre de l'ATIBT n°34 : statistiques 2010. Paris : ATIBT.
- ATIBT (Association Technique Internationale des Bois Tropicaux), 2010. La lettre de l'ATIBT n°32 : statistiques 2009. Paris : ATIBT.
- ATIBT (Association Technique Internationale des Bois Tropicaux), 1986. Atlas des bois tropicaux. Tome I. Afrique. Paris : ATIBT.
- Aubréville, A., 1959. La flore forestière de la Côte d'Ivoire. 2e éd. Nogent-sur-Marne, France : Centre Technique Forestier Tropical.
- Aubréville, A., 1957. Accord à Yangambi sur la nomenclature des types africains de végétation. *BOIS Forêts Trop.* 51, 23–27.
- Augspurger, C.K., 1984. Seedling Survival of Tropical Tree Species: Interactions of Dispersal Distance, Light-Gaps, and Pathogens. *Ecology* 65, 1705–1712. <https://doi.org/10.2307/1937766>
- Augspurger, C.K., 1983a. Seed Dispersal of the Tropical Tree, *Platypodium Elegans*, and the Escape of its Seedlings from Fungal Pathogens. *J. Ecol.* 71, 759–771. <https://doi.org/10.2307/2259591>
- Augspurger, C.K., 1983b. Offspring Recruitment around Tropical Trees: Changes in Cohort Distance with Time. *Oikos* 40, 189–196. <https://doi.org/10.2307/3544582>
- Ayarkwa, J., Owusu, F.W., 2008. *Cylicodiscus gabunensis* Harms. In: Louppe D., Oteng-Amoako A.A. & Brink M., eds. *Prota 7(1): timbers/bois d'oeuvre 1*. Wageningen, The Netherlands: Prota.
- Baldeck, C.A., Harms, K.E., Yavitt, J.B., John, R., Turner, B.L., Valencia, R., Navarrete, H., Davies, S.J., Chuyong, G.B., Kenfack, D., Thomas, D.W., Madawala, S., Gunatilleke, N., Gunatilleke, S., Bunyavejchewin, S., Kiratiprayoon, S., Yaacob, A., Supardi, M.N.N., Dalling, J.W., 2013. Soil resources and topography shape local tree community structure in tropical forests. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 280, 20122532. <https://doi.org/10.1098/rspb.2012.2532>
- Bañares-de-Dios, G., Macía, M.J., de Carvalho, G.M., Arellano, G., Cayuela, L., 2022. Soil and Climate Drive Floristic Composition in Tropical Forests: A Literature Review. *Front. Ecol. Evol.* 10.
- Baraloto, C., 2003. Régénération forestière naturelle: de la graine à la jeune tige. *Rev. For. Fr.* 55, 179–187.
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B., Walker, S., 2014. Fitting linear mixed-effects models using lme4. *ArXiv Prepr. ArXiv14065823*.

- Bationo, A.B., 1996. Etude de la régénération seminale des ligneux dans les jachères de Sobaka (Forêt classée de Nazinon, Burkina Faso). Diplôme d'Etudes Approfondies en Sciences Biologiques Appliquées 72.
- Benjamini, Y., Hochberg, Y., 1995. Controlling the false discovery rate: a practical and powerful approach to multiple testing. *J. R. Stat. Soc. Ser. B Methodol.* 57, 289–300.
- Bernes, C., Macura, B., Jonsson, B.G., Junninen, K., Müller, J., Sandström, J., Lõhmus, A., Macdonald, E., 2018. Manipulating ungulate herbivory in temperate and boreal forests: effects on vegetation and invertebrates. A systematic review. *Environ. Evid.* 7, 13. <https://doi.org/10.1186/s13750-018-0125-3>
- Betti, J.L., 2004. An ethnobotanical study of medicinal plants among the Baka pygmies in the Dja biosphere reserve, Cameroon. *Afr. Study Monogr.* 25, 1–27.
- Bewley, J.D., Black, M., 1982. Physiology and biochemistry of seeds in relation to germination. Vol.2. Viability, dormancy, and environmental control. *Physiol. Biochem. Seeds Relat. Germination Vol2 Viability Dormancy Environ. Control.*
- Biraud, J., 1959. Reconstitution naturelle et amélioration des peuplements d'Okoumé au Gabon. *BOIS FORETS Trop.* 66, 3–28.
- Biwolé, A., 2015. Origine et dynamique des populations d'arbres des forêts denses humides d'Afrique Centrale, le cas de *Lophira alata* Banks ex Gaertn C.F. (Ochnaceae). Thèse de doctorat : Gembloux Agro-Bio Tech, Université de Liège (Belgique).
- Biwolé, A.B., Dainou, K., Fayolle, A., Hardy, O.J., Brostaux, Y., Coste, S., Delion, S., Betti, J.L., Doucet, J.-L., 2015b. Light Response of Seedlings of a Central African Timber Tree Species, *Lophira alata* (Ochnaceae), and the Definition of Light Requirements. *Biotropica* 47, 681–688. <https://doi.org/10.1111/btp.12258>
- Biwolé, A.B., Morin-Rivat, J., Fayolle, A., Bitondo, D., Dedry, L., Dainou, K., Hardy, O.J., Doucet, J.-L., 2015a. New data on the recent history of the littoral forests of southern Cameroon: an insight into the role of historical human disturbances on the current forest composition. *Plant Ecol. Evol.* 148, 19–28. <https://doi.org/10.5091/plecevo.2015.1011>
- Boldrini, S., Meunier, Q., Boukouendji, B., Ibinga Bouka, S., Federspiel, M., Doucet, J.-L., 2015. Approche agroforestière. Synthèse des travaux menés par le projet DACEFI2 en agroforesterie. Document de capitalisation.
- Bonaventure, T., Etoa, F.X., Kouam, J., Kouitchou Mabeku, L.B., Ngadjui, Z.T., Penpla Beng, V., 2007. Evaluation of Antimicrobial Activity of the Stem Bark of *Cylicodiscus Gabunensis* (Mimosaceae). *Afr J Tradit Complement Altern MedOnline* 87–93.
- Bostoen, K., Clist, B., Doumenge, C., Grollemund, R., Hombert, J.-M., Muluwa, J.K., Maley, J., 2015. Middle to Late Holocene Paleoclimatic Change and

- the Early Bantu Expansion in the Rain Forests of Western Central Africa. *Curr. Anthropol.* 56, 354–384. <https://doi.org/10.1086/681436>
- Bouchenak-Khelladi, Y., Maurin, O., Hurter, J., van der Bank, M., 2010. The evolutionary history and biogeography of Mimosoideae (Leguminosae): An emphasis on African acacias. *Mol. Phylogenet. Evol.* 57, 495–508. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2010.07.019>
- 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. Thesis, Université de Liège, Gembloux Agro Bio Tech.
- Bourland, N., Cerisier, F., Daïnou, K., Smith, A.L., Hubau, W., Beeckman, H., Brostaux, Y., Fayolle, A., Biwolé, A.B., Fétéké, F., Gillet, J.-F., Morin-Rivat, J., Lejeune, P., Tiba, E.N., Van Acker, J., Doucet, J.-L., 2015. How Tightly Linked Are *Pericopsis elata* (Fabaceae) Patches to Anthropogenic Disturbances in Southeastern Cameroon? *Forests* 6, 293–310. <https://doi.org/10.3390/f6020293>
- Bourland, N., Kouadio, Y.L., Colinet, G., Doucet, J.-L., 2010. *Pericopsis elata* (Harms) Meeuwen in southeastern Cameroon: ecological and pedological approaches to improve the management of an endangered commercial timber species. *Int. For. Rev.* 12.
- Braucher, R., Oslisly, R., Mesfin, I., Ntoutoume, P.P., Team, A., 2022. In situ-produced ¹⁰Be and ²⁶Al indirect dating of Elarmékora Earlier Stone Age artefacts: first attempt in a savannah forest mosaic in the middle Ogooué valley, Gabon. *Philos. Trans. R. Soc. B* 377, 20200482.
- Brittain, S., Bata, M.N., Ornellas, P.D., Milner-Gulland, E.J., Rowcliffe, M., 2020. Combining local knowledge and occupancy analysis for a rapid assessment of the forest elephant *Loxodonta cyclotis* in Cameroon's timber production forests. *Oryx* 54, 90–100. <https://doi.org/10.1017/S0030605317001569>
- Brown, N.D., Whitmore, T.C., 1992. Do dipterocarp seedlings really partition tropical rain forest gaps? *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 335, 369–378. <https://doi.org/10.1098/rstb.1992.0028>
- Bruce, T., Ndjassi, C., Fowler, A., Ndimbe, M., Fankem, O., Tabue Mbobda, R.B., Kobla, A.-S., Wabo Puemo, F.A., Amin, R., Wacher, T., 2018. Faunal inventory of the Dja faunal reserve, Cameroon–2018. *Minist. For. Wildl. MINFOF*.
- Brunck, F., 1965. Parasites des plantations forestières d'Afrique tropicale et de Madagascar et mesures de protection. *BOIS FORETS Trop.* 103, 17–25.
- Brunck, F., Grison, F., Maître, H.-F., 1990. L'okoumé *Aucoumea klaineana* Pierre : monographie, JOUVE. ed. CIRAD-CTFT, Nogent-sur-Marne Cedex - France.
- Bush, Mark B., Flenley, J.R., Bush, M. B., Hanselman, J.A., Hooghiemstra, H., 2007. Andean montane forests and climate change. *Trop. Rainfor. Responses Clim. Change* 33–54.

- Bush, M.B., Rozas-Davila, A., Raczka, M., Nascimento, M., Valencia, B., Sales, R.K., McMichael, C.N.H., Gosling, W.D., 2022. A palaeoecological perspective on the transformation of the tropical Andes by early human activity. *Philos. Trans. R. Soc. B.* <https://doi.org/10.1098/rstb.2020.0497>
- Cabaillé, G., Fontès, J., 1978. Les inventaires forestiers au Gabon: applications à la phytogéographie. *BOIS FORETS Trop.* 177, 15–33.
- Caravaggi, A., Gatta, M., Vallely, M.-C., Hogg, K., Freeman, M., Fadaei, E., Dick, J.T., Montgomery, W.I., Reid, N., Tosh, D.G., 2018. Seasonal and predator-prey effects on circadian activity of free-ranging mammals revealed by camera traps. *PeerJ* 6, e5827.
- 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. <https://doi.org/10.1007/s11104-011-1063-9>
- Carrière, S., 2003. Les orphelins de la forêt: pratiques paysannes et écologie forestière (Ntumu du Sud-Cameroun), IRD, INSTITUT DE RECHERCHE POUR LE DEVELOPPEMENT. ed, Collection à travers les champs. Paris.
- Carse, L.E., Fredericksen, T.S., Licona, J.C., 2000. Liana -Tree species associations in a Bolivian dry forest. *Trop. Ecol.* 41, 1–10.
- CEB, 2015. Plan d'aménagement de la Concession Forestière sous Aménagement Durable de la société Precious woods -CEB 2000-2024. CEB, 2015. Libreville : TEREAA.
- Chapman, C.A., Chapman, L.J., 1997. Forest regeneration in logged and unlogged forests of Kibale National Park, Uganda. *Biotropica* 29, 396–412.
- Chazdon, R.L., 2008. Beyond Deforestation: Restoring Forests and Ecosystem Services on Degraded Lands. *Science* 320, 1458–1460. <https://doi.org/10.1126/science.1155365>
- CIRAD, 2014. Projet DYNAFFOR, dynamique des forêts d'Afrique centrale, <https://www.dynaffor.org>, (12/03/2019).
- CJBG (Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève), 2018. Base de données des plantes d'Afrique. Genève, Suisse : CJBG, <https://www.ville-ge.ch/cjb/bd.php>, (19/03/2019).
- Clark, D.B., Clark, D.A., 1990. Distribution and Effects on Tree Growth of Lianas and Woody Hemiepiphytes in a Costa Rican Tropical Wet Forest. *J. Trop. Ecol.* 6, 321–331.
- Clist, B., 2006. Mais où se sont taillées nos pierres en Afrique Centrale entre 7.000 et 2.000 bp? *Grundlegungen Beitr. Zur Eur. Afr. Archäol. Für Manfred KH Eggert* 291–302.
- Clist, B., 1990. Des derniers chasseurs aux premiers métallurgistes: sédentarisation et débuts de la métallurgie du fer (Cameroun, Gabon, Guinée équatoriale). *Paysages Quat. L'Afrique Cent. Atl.* 458–478.
- Coley, P.D., Barone, J.A., 1996. Herbivory and Plant Defenses in Tropical Forests. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 27, 305–335. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.27.1.305>

- Connell, J.H., 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. *Dyn. Popul.* 298.
- Crane-Droesch, A., Abiven, S., Jeffery, S., Torn, M.S., 2013. Heterogeneous global crop yield response to biochar: a meta-regression analysis. *Environ. Res. Lett.* 8, 044049. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/8/4/044049>
- CTFT (Centre Technique Forestier Tropical), 1955. Fiches botaniques, forestières, industrielles et commerciales : okan. *Bois For. Trop.*, 43, 11-14.
- Dainou, K., Tosso, D.F., Bracke, C., Bourland, N., Forni, E., Hubert, D., Kankolongo, M., Loumeto, J.J., Louppe, D., Ngomanda, A., 2021. Guide pratique des plantations d'arbres des forêts denses humides d'Afrique ; Les Presses Universitaires de Liège : Agronomie Gembloux, Belgique.
- Davies, S.J., Palmiotto, P.A., Ashton, P.S., Lee, H.S., Lafrankie, J.V., 1998. Comparative ecology of 11 sympatric species of *Macaranga* in Borneo: tree distribution in relation to horizontal and vertical resource heterogeneity. *J. Ecol.* 86, 662–673. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.1998.00299.x>
- De La Mensbrugge, G., 1966. La germination et les plantules des essences arborées de la forêt dense humide de la Côte d'Ivoire. CTFT.
- De Ridder, M., Toirambe, B., Van den Bulcke, J., Bourland, N., Van Acker, J., Beeckman, H., 2014. Dendrochronological potential in a semi-deciduous rainforest: the case of *Pericopsis elata* in Central Africa. *Forests* 5, 3087–3106.
- De Ridder, M., Trouet, V., Van den Bulcke, J., Hubau, W., Van Acker, J., Beeckman, H., 2013a. A tree-ring based comparison of *Terminalia superba* climate–growth relationships in West and Central Africa. *Trees* 27, 1225–1238. <https://doi.org/10.1007/s00468-013-0871-3>
- De Ridder, M., Van den Bulcke, J., Van Acker, J., Beeckman, H., 2013b. Tree-ring analysis of an African long-lived pioneer species as a tool for sustainable forest management. *For. Ecol. Manag.* 304, 417–426. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.05.007>
- De Saint Aubin, G., 1963. La forêt du Gabon. Publication n°21. Nogent-Sur-Marne, France : Centre Technique Forestier Tropical.
- De Wasseige, C., Flynn, J., Louppe, D., Hiol Hiol, F., Mayaux, P., 2014. Les forêts du bassin du Congo-Etat des forêts 2013. Weyrich.
- Déon, G., Chadenson, M., Hauteville, M., 1980. Influence des extraits naturels du bois sur sa résistance à la pourriture.
- Din, N., Dibong, S.D., Mpondo, E.M., Priso, R.J., Kwin, N.F., Ngoye, A., 2011. Inventory and identification of plants used in the treatment of diabetes in Douala Town (Cameroon). *Eur. J. Med. Plants* 1, 60–73.
- Doucet, J.-L., 2003a. L'alliance délicate de la gestion forestière et de la biodiversité dans les forêts du centre du Gabon (PhD Thesis). Thèse de doctorat: Faculté universitaire des Sciences agronomiques de ...
- Doucet, J.-L., 2003b. L'alliance délicate de la gestion forestière et de la biodiversité dans les forêts du centre du Gabon (PhD Thesis). Thèse de doctorat: Faculté universitaire des Sciences agronomique de Gembloux (Belgique).

- 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. *Int. J. Biodivers. Sci. Ecosyst. Serv. Manag.* 12, 83–95. <https://doi.org/10.1080/21513732.2016.1168868>
- Doucet, J.-L. et al., 2007. Dynamique des peuplements forestiers d’Afrique centrale. Libreville : ENEF ; Gembloux, Belgique : Faculté universitaire des Sciences agronomiques de Gembloux.
- Doucet, J.-L., Kouadio, Y.L., 2007. Le moabi, une espèce «phare» de l’exploitation forestière en Afrique centrale. *Parcs Réserves* 62, 25–31.
- Doucet, J.-L., Kouadio, Y.L., Monticelli, D., Lejeune, P., 2009. Enrichment of logging gaps with moabi (*Baillonella toxisperma* Pierre) in a Central African rain forest. *For. Ecol. Manag.* 258, 2407–2415. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.08.018>
- Doucet, J.-L., Otimbo, P.-A.N., Boubady, A.-G., 2004. Comment assister la régénération naturelle de l’okoumé dans les concessions forestières ? *BOIS FORETS Trop.* 279, 59–72. <https://doi.org/10.19182/bft2004.279.a20250>
- Droissart, V., Dauby, G., Hardy, O.J., Deblauwe, V., Harris, D.J., Janssens, S., Mackinder, B.A., Blach-Overgaard, A., Sonké, B., Sosef, M.S.M., Stévant, T., Svenning, J.-C., Wieringa, J.J., Couvreur, T.L.P., 2018. Beyond trees: Biogeographical regionalization of tropical Africa. *J. Biogeogr.* 45, 1153–1167. <https://doi.org/10.1111/jbi.13190>
- Duah-Gyamfi, A., Kyereh, B., Adam, K.A., Agyeman, V.K., Swaine, M.D., 2014a. Natural Regeneration Dynamics of Tree Seedlings on Skid Trails and Tree Gaps Following Selective Logging in a Tropical Moist Semi-Deciduous Forest in Ghana. *Open J. For.* 04, 49–57. <https://doi.org/10.4236/ojf.2014.41009>
- Duah-Gyamfi, A., Kyereh, B., Agyeman, V.K., Adam, K.A., Swaine, K.A.M., 2015. Seedling abundance, composition and growth forecast under two logging intensities in a moist tropical forest in Ghana. *Ghana J. Forestry* 31, 1–20.
- Duah-Gyamfi, A., Swaine, E.K., Adam, K.A., Pinard, M.A., Swaine, M.D., 2014b. Can harvesting for timber in tropical forest enhance timber tree regeneration? *For. Ecol. Manag.* 314, 26–37. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.11.025>
- Dupuy, B., 1998a. Bases pour une sylviculture en forêt dense tropicale humide africaine. Proj. FORAFRI CIRAD.
- Dupuy, B., 1998b. Bases pour une sylviculture en forêt dense tropicale humide africaine. Proj. FORAFRI CIRAD.
- Durrieu De Madron, L., Fontez, B., Dipapoundji, B., 2000. Dégâts d’exploitation et de débardage en fonction de l’intensité d’exploitation en forêt dense humide d’Afrique Centrale.
- DYNAFAC, 2021. Dynamique des forêts d’Afrique centrale. Pour une amélioration de la durabilité des plans d’aménagement forestiers. Capitalisation des projets DynafFor et P3FAC.

- Eba'a Atyi, R., Hiol Hiol, F., Lescuyer, G., Mayaux, P., Defourny, P., Bayol, N., Saracco, F., Pokem, D., Sufo Kankeu, R., Nasi, R., 2022. Les forêts du bassin du Congo : État des Forêts 2021. Center for International Forestry Research (CIFOR). <https://doi.org/10.17528/cifor/008565>
- Egoh, B.N., O'Farrell, P.J., Charef, A., Josephine Gurney, L., Koellner, T., Nibam Abi, H., Egoh, M., Willemen, L., 2012. An African account of ecosystem service provision: Use, threats and policy options for sustainable livelihoods. *Ecosyst. Serv.* 2, 71–81. <https://doi.org/10.1016/j.ecoser.2012.09.004>
- Eichhorn, M.P., Nilus, R., Compton, S.G., Hartley, S.E., Burslem, D.F.R.P., 2010. Herbivory of tropical rain forest tree seedlings correlates with future mortality. *Ecology* 91, 1092–1101. <https://doi.org/10.1890/09-0300.1>
- Engone Obiang, N.L., Ngomanda, A., Hymas, O., Chézeaux, É., Picard, N., 2014. Diagnosing the demographic balance of two light-demanding tree species populations in central Africa from their diameter distribution. *For. Ecol. Manag.* 313, 55–62.
- Engone Obiang, N.L., Ngomanda, A., Mboma, R., Nzabi, T., Ngoye, A., Atsima, L., Picard, N., 2011. Biodiversité et perturbations anthropiques: le cas de la forêt du Haut Abanga au Gabon.
- Fargeot, C., Forni, É., Nasi, R., 2004. Réflexions sur l'aménagement des forêts de production dans le bassin du Congo. *BOIS FORETS Trop.* 281, 19–34.
- Fauset, S., Gloor, M.U., Aidar, M.P.M., Freitas, H.C., Fyllas, N.M., Marabesi, M.A., Rochelle, A.L.C., Shenkin, A., Vieira, S.A., Joly, C.A., 2017. Tropical forest light regimes in a human-modified landscape. *Ecosphere* 8, e02002. <https://doi.org/10.1002/ecs2.2002>
- Fay, J.M., 1997. The ecology, social organization, populations, habitat and history of the western lowland gorilla (*Gorilla gorilla gorilla* Savage and Wyman, 1847). Washington University in St. Louis.
- 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. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0042381>
- Fayolle, A., Loubota Panzou, G.J., Drouet, T., Swaine, M.D., Bauwens, S., Vleminckx, J., Biwole, A., Lejeune, P., Doucet, J.-L., 2016. Taller trees, denser stands and greater biomass in semi-deciduous than in evergreen lowland central African forests. *For. Ecol. Manag.* 374, 42–50. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.04.033>
- Fayolle, A., Ouedraogo, D.-Y., Ligot, G., Daïnou, K., Bourland, N., Tekam, P., Doucet, J.-L., 2015. Differential performance between two timber species in forest logging gaps and in plantations in Central Africa. *Forests* 6, 380–394.
- Fayolle, A., Rondeux, J., Doucet, J.-L., Ernst, G., Bouissou, C., Quevauvillers, S., Bourland, N., Fétéké, R., Lejeune, P., 2013. Réviser les tarifs de cubage pour mieux gérer les forêts du Cameroun. *Bois Forests Trop.* 317, 35–49.

- Feer, F., Julliot, C., Simmen, B., Forget, P.-M., Bayart, F., Chauvet, S., 2001. La régénération, un processus multi-étape au résultat imprévisible : L'exemple d'une Sapotaceae en Forêt de Guyane française. *Rev. Ecol. Terre Vie* 56, 119.
- Fétéké, F., Fayolle, A., Dainou, K., Bourland, N., Dié, A., Lejeune, P., Doucet, J.-L., Beeckman, H., 2016. Variations saisonnières de la croissance diamétrique et des phénologies foliaire et reproductive de trois espèces ligneuses commerciales d'Afrique centrale. *Bois For. Trop.* 330, 3–21.
- Fick, S.E., Hijmans, R.J., 2017. WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *Int. J. Climatol.* 37, 4302–4315. <https://doi.org/10.1002/joc.5086>
- Flores, O., 2005. Déterminisme de la régénération chez quinze espèces d'arbres tropicaux en forêt guyanaise : les effets de l'environnement et de la limitation par la dispersion (phdthesis). Université Montpellier II - Sciences et Techniques du Languedoc.
- Fonteyn, D., Vermeulen, C., Deflandre, N., Cornelis, D., Lhoest, S., Houngbégnon, F.G.A., Doucet, J.-L., Fayolle, A., 2021. Wildlife trail or systematic? Camera trap placement has little effect on estimates of mammal diversity in a tropical forest in Gabon. *Remote Sens. Ecol. Conserv.* 7, 321–336. <https://doi.org/10.1002/rse2.191>
- Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO) (Ed.), 2006. World reference base for soil resources, 2006: a framework for international classification, correlation, and communication, 2006 ed. ed, World soil resources reports. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome.
- Forni, E., 1997. Types de forêts dans l'est du Cameroun et étude de la structure diamétrique de quelques essences. Mémoire de DEA. Faculté Universitaire des Sciences agronomiques de Gembloux, p. 64.
- Frazer, G.W., Canham, C.D., Lertzman, K.P., 1999. Gap Light Analyzer (GLA): Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs, users manual and program documentation. Copyright © 1999: Simon Fraser University, Burnaby, British Columbia, and the Institute of Ecosystem Studies, Millbrook, New York.
- Freycon, V., 2015. Sols tropicaux-Pédologie. In Mille G., Louppe D. (éd.): *Mémento du Forestier Tropical.*, Quae. ed. Versailles Cedex, France.
- Freycon, V., Sabatier, D., Paget, D., Ferry, B., 2003. Influence du sol sur la végétation arborescente en forêt guyanaise : état des connaissances. *Rev. For. Fr.* 55, 60–73. <https://doi.org/10.4267/2042/5787>
- FRMi, 2018. Vision stratégique et industrialisation de la filière bois dans les 6 pays du bassin du Congo, Horizon 2030. Rapport stratégique régional ; FRMi: Montpellier, France.
- Fuhr, M., Delègue, M.-A., Nasi, R., Minkoué, J.-M., 1998. Dynamique et croissance de l'Okoumé en zone côtière du Gabon. CIRAD-Forêt.

- Gartlan, J.S., Newbery, D.McC., Thomas, D.W., Waterman, P.G., 1986. The influence of topography and soil phosphorus on the vegetation of Korup Forest Reserve, Cameroun. *Vegetatio* 65, 131–148. <https://doi.org/10.1007/BF00044814>
- Gautier-Hion, A., Duplantier, J.-M., Emmons, L., Feer, F., Heckestweiler, P., Mougazi, A., Quris, R., Sourd, C., 1985. Coadaptation entre rythmes de fructification et frugivorie en forêt tropicale humide du Gabon : mythe ou réalité ? *Rev. DÉcologie Terre Vie* 40, 405–434. <https://doi.org/10.3406/revec.1985.5294>
- GBIF (The Global Biodiversity Information Facility), 2019. GBIF, <https://www.gbif.org/what-is-gbif>, (28/03/2019).
- Gérard et al, J., 2011. The main technological characteristics of 245 tropical wood species (Africa). *Tropix 7*. Montpellier, France : CIRAD.
- Gérard, J., Guibal, D., Paradis, S., Cerre, J.-C., 2016. Atlas des bois tropicaux : caractéristiques technologiques et utilisations. Versailles, France : Éditions Quæ.
- Ghazoul, J., 2004. Reproductive ecology of forest trees. In : Burley J, Evans J., Youngquist JA (eds), *Encyclopedia of forest sciences*. Elsevier, San Diego, USA. pp. 63-68.
- Gill, R., Webber, J., Peace, A., n.d. A review of current evidence 53.
- Gillet, J.F., 2013. Les forêts à Marantaceae au sein de la mosaïque forestière du nord de la République du Congo: origines et modalités des gestion. Thèse de doctorat, Université de Liège-Gembloux Agro-Bio Tech, Belgique : 194 p.
- Gillet, J.-F., Doucet, J.-L., 2013. The abundance of charcoal fragments emphasizes the assumption of huge palaeofires in the mixed moist semi-evergreen rainforest of the northern republic of Congo, in: *Fourth International Meeting of Anthracology*. Archaeopress, Oxford, United Kingdom.
- Glaser, B., Lehmann, J., Zech, W., 2002. Ameliorating physical and chemical properties of highly weathered soils in the tropics with charcoal – a review. *Biol. Fertil. Soils* 35, 219–230. <https://doi.org/10.1007/s00374-002-0466-4>
- Goel, M.K., Khanna, P., Kishore, J., 2010. Understanding survival analysis: Kaplan-Meier estimate. *Int. J. Ayurveda Res.* 1, 274–278. <https://doi.org/10.4103/0974-7788.76794>
- Gorel, A., Fayolle, A., Doucet, J.-L., 2015. Écologie et gestion des espèces multi-usages du genre *Erythrophleum* (Fabaceae-Caesalpinioideae) en Afrique (synthèse bibliographique). *Biotechnol. Agron. Société Environ.* 19, 415–429.
- Gorel, A.-P., 2012. Étude de l'origine des populations d'Ayous (*Triplochiton scleroxylon* K. SCHUM) dans les forêts du sud-est du Cameroun. Master Dissertation. Université de Liège – Gembloux Agro-Bio tech, Gembloux, Belgique.
- Gourlet-Fleury, S., Mortier, F., Fayolle, A., Baya, F., Ouédraogo, D., Bénédet, F., Picard, N., 2013. Tropical forest recovery from logging: a 24 year

- silvicultural experiment from Central Africa. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 368, 20120302.
- Gourlet-Fleury, S., Rossi, V., Forni, E., Fayolle, A., Ligot, G., Allah-Barem, F., Baya, F., Bénédet, F., Boyemba, F., Cornu, G., Doucet, J.-L., Gillet, J.-F., Mazengue, M., Mbasi Mbula, M., Van Hoef, Y., Zombo, I., Freycon, V., 2023. Competition and site weakly explain tree growth variability in undisturbed Central African moist forests. *J. Ecol.* <https://doi.org/10.1111/1365-2745.14152>
- Graves, S., Piepho, H.-P., Selzer, M.L., 2015. Package ‘multcompView.’ *Vis. Paired Comp.*
- Greenberg, S., 2022. *Timelapse Quick Start Guide*. A minimalist guide to downloading and using Timelapse to tag image and video files. Available at <https://saul.cpsc.ucalgary.ca/timelapse/pmwiki.php?n=Main.Download2> (accessed 20 May 2022).
- Grogan, J., Galvão, J., 2006. Factors Limiting Post-logging Seedling Regeneration by Big-leaf Mahogany (*Swietenia macrophylla*) in Southeastern Amazonia, Brazil, and Implications for Sustainable Management. *Biotropica* 38, 219–228. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2006.00121.x>
- Grogan, J., Landis, R.M., Free, C.M., Schulze, M.D., Lentini, M., Ashton, M.S., 2014. Big-leaf mahogany *Swietenia macrophylla* population dynamics and implications for sustainable management. *J. Appl. Ecol.* 51, 664–674.
- Guevara Andino, J.E., Pitman, N.C.A., ter Steege, H., Peralvo, M., Cerón, C., Fine, P.V.A., 2021. The contribution of environmental and dispersal filters on phylogenetic and taxonomic beta diversity patterns in Amazonian tree communities. *Oecologia* 196, 1119–1137. <https://doi.org/10.1007/s00442-021-04981-0>
- Guillaumet, J.-L., Adjanohoun, E., 1971. La végétation de la Côte d’Ivoire. *Milieu Nat. Côte D’Ivoire* 166–262.
- Habibullah, M.S., Din, B.H., Tan, S.-H., Zahid, H., 2022. Impact of climate change on biodiversity loss: global evidence. *Environ. Sci. Pollut. Res.* 29, 1073–1086. <https://doi.org/10.1007/s11356-021-15702-8>
- Hall, J.B., Swaine, M.D., 1976. Classification and Ecology of Closed-Canopy Forest in Ghana. *J. Ecol.* 64, 913–951. <https://doi.org/10.2307/2258816>
- Hall, J.S., 2008. Seed and seedling survival of African mahogany (*Entandrophragma* spp.) in the Central African Republic: Implications for forest management. *For. Ecol. Manag.* 255, 292–299. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.09.050>
- Hall, J.S., McKenna, J.J., Ashton, P.M.S., Gregoire, T.G., 2004. Habitat Characterizations Underestimate the Role of Edaphic Factors Controlling the Distribution of *Entandrophragma*. *Ecology* 85, 2171–2183. <https://doi.org/10.1890/03-0043>
- 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. <https://doi.org/10.1126/science.1244693>
- Haq, S.M., Rashid, I., Khuroo, A.A., Malik, Z.A., Malik, A.H., 2019. Anthropogenic disturbances alter community structure in the forests of Kashmir Himalaya. *Trop. Ecol.* 60, 6–15. <https://doi.org/10.1007/s42965-019-00001-8>
- Harrell, F.E., 2001. Regression modeling strategies: with applications to linear models, logistic regression, and survival analysis. Springer.
- Harris, I., Jones, P. d., Osborn, T. j., Lister, D. h., 2014. Updated high-resolution grids of monthly climatic observations – the CRU TS3.10 Dataset. *Int. J. Climatol.* 34, 623–642. <https://doi.org/10.1002/joc.3711>
- Hawthorne, W., Gyakari, N., 2006. Photoguide for the forest trees of Ghana: a tree-spotter's field guide for identifying the largest trees. Oxford, UK: University of Oxford.
- Hawthorne, W.D., 1995. Ecological profiles of Ghanaian forest trees. *Trop. For. Pap.*
- Heckestweiler, P., 1992. Phénologie et saisonnalité en forêt gabonaise, l'exemple de quelques espèces ligneuses. Thèse de doctorat : Université de Montpellier II, France.
- Hédin, L., 1929. Note sur le bois d'Adoum (*Cylicodiscus gabunensis* Harms). *J. Agric. Traditionnelle Bot. Appl.*, 95, 446-448.
- Herbier National du Gabon, 2019. Plateforme de l'Herbier National du Gabon, <http://vmtropical-ird.fr/gabon/collection/collections>, (06/05/2019).
- Hogg, A.G., Hua, Q., Blackwell, P.G., Niu, M., Buck, C.E., Guilderson, T.P., Heaton, T.J., Palmer, J.G., Reimer, P.J., Reimer, R.W., Turney, C.S.M., Zimmerman, S.R.H., 2013. SHCal13 Southern Hemisphere Calibration, 0–50,000 Years cal BP. *Radiocarbon* 55, 1889–1903. https://doi.org/10.2458/azu_js_rc.55.16783
- Holvoet, J., 2021. Ecorcement des espèces ligneuses par l'éléphant de forêt (*Loxodonta cyclotis* Matschie, 1900) dans le Parc National de la Lopé (Gabon). Mémoire, Gembloux Agro-Bio Tech (Université de Liège), Gembloux, Belgium.
- Hunt, R., 1982. Plant growth analysis, volume 4. Institute of Terrestrial Ecology.
- Husson, F., Josse, J., Le, S., Mazet, J., Husson, M.F., 2016. Package 'factominer.' R Package 96, 698.
- Igu, N.I., Marchant, R., 2017. Freshwater swamp forest use in the Niger Delta: perception and insights. *J. For. Res.* 22, 44–52. <https://doi.org/10.1080/13416979.2017.1280887>
- Irvine, F.R., 1961. Woods plants of Ghana. Oxford, UK: Oxford University Press.
- Issembé, Y.R., 2007. Études des stades juvéniles d'espèces ligneuses des forêts denses humides tropicales du Gabon. Mémoire de fin d'études : Faculté universitaire des Sciences agronomiques de Gembloux (Belgique).

- Jacobs, B.F., 2004. Palaeobotanical studies from tropical Africa: relevance to the evolution of forest, woodland and savannah biomes. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 359, 1573–1583.
- Janzen, D.H., 1970. Herbivores and the Number of Tree Species in Tropical Forests. *Am. Nat.* 104, 501–528. <https://doi.org/10.1086/282687>
- Jeffery, S., Verheijen, F.G.A., Van Der Velde, M., Bastos, A.C., 2011. A quantitative review of the effects of biochar application to soils on crop productivity using meta-analysis. *Agric. Ecosyst. Environ.* 144, 175–187. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2011.08.015>
- John, R., Dalling, J.W., Nuit, K.E., Yavitt, J.B., Stallard, R.F., Mirabello, M., Hubbell, S.P., Valencia, R., Navarrete, H., Vallejo, M., Adoptif, R.B., 2007. Soil nutrients influence spatial distributions of tropical tree species. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 104, 864–869. <https://doi.org/10.1073/pnas.0604666104>
- Jolyet, A., 1916. *Traité pratique de Sylviculture*, Baillière et fils. ed. Paris.
- Jones, A., H, B.-M., M, B., Dampha, A., Deckers, J., Dewitte, O., T, G., S, H., Jones, R., M, K., P, L.R., E, M., L, M., O, S., Thiombiano, L., Ranst, E., Yemefack, M., Zougmore, R.B., 2013. *Soil Atlas of Africa*. European Commission. <https://doi.org/10.2788/52319>
- Joseph, S., Downie, A., Munroe, P., Crosky, A., Lehmann, J., 2007. *Biochar for Carbon Sequestration, Reduction of Greenhouse Gas Emissions and Enhancement of Soil Fertility; A Review of the Materials Science*.
- Joseph, S.D., Camps-Arbestain, M., Lin, Y., Munroe, P., Chia, C.H., Hook, J., Zwieten, L. van, Kimber, S., Cowie, A., Singh, B.P., Lehmann, J., Foidl, N., Smernik, R.J., Amonette, J.E., Joseph, S.D., Camps-Arbestain, M., Lin, Y., Munroe, P., Chia, C.H., Hook, J., Zwieten, L. van, Kimber, S., Cowie, A., Singh, B.P., Lehmann, J., Foidl, N., Smernik, R.J., Amonette, J.E., 2010. An investigation into the reactions of biochar in soil. *Soil Res.* 48, 501–515. <https://doi.org/10.1071/SR10009>
- Kalema, J., Kasenene, J.M., 2007. A comparative study of regeneration under live and dead canopy trees in a tropical rain forest ecosystem of Kibale National Park, Uganda. *Afr. J. Ecol.* 45, 11–17. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2028.2007.00845.x>
- Karsenty, A., Gourlet-Fleury, S., 2006. Assessing sustainability of logging practices in the Congo Basin's managed forests: the issue of commercial species recovery. *Ecol. Soc.* 11.
- Kennedy, J.D., 1935. The group method of natural regeneration in the rain forest at Sapoba, Southern Nigeria. *Emp. For. J.* 14, 19–24.
- Kingdon, J., 2015. *The Kingdon field guide to African mammals*, Second Edition. ed. Bloomsbury Publishing.
- Kouadio, Y.L., 2009. *Mesures sylvicoles en vue d'améliorer la gestion des populations d'essences forestières commerciales de l'Est du Cameroun*. Thèse de doctorat: Faculté universitaire des Sciences agronomique de Gembloux (Belgique), S.I.

- Kouitcheu, M.L.B., Penlap, B.V., Kouam, J., Ngadjui, B.T., Fomum, Z.T., Etoa, F.X., 2006. Evaluation of antidiarrhoeal activity of the stem bark of *Cylicodiscus gabunensis* (Mimosaceae). *Afr. J. Biotechnol.* 5.
- Kozłowski, T.T., 1971. Growth and development of trees. Volume I: Seed germination, ontogeny and shoot growth. *Growth Dev. Trees Vol. Seed Germination Ontog. Shoot Growth I.*
- Kryn, J.M., Fobes, E.W., 1959. The woods of Liberia. Madison, WI, USA: Forest Products Laboratory.
- Kuznetsov, G.V., Filatova, T.N., 2008. On the structure of rodent communities in tropical forests of southern Vietnam. *Biol. Bull.* 35, 515–523.
- Kuznetsova, A., Brockhoff, P.B., Christensen, R.H.B., 2017. lmerTest Package: Tests in Linear Mixed Effects Models. *J. Stat. Softw.* 82, 1–26. <https://doi.org/10.18637/jss.v082.i13>
- Kyalangalilwa, B., Boatwright, J.S., Daru, B.H., Maurin, O., van der Bank, M., 2013. Phylogenetic position and revised classification of *Acacia* s.l. (Fabaceae: Mimosoideae) in Africa, including new combinations in *Vachellia* and *Senegalia*. *Bot. J. Linn. Soc.* 172, 500–523. <https://doi.org/10.1111/boj.12047>
- Laguardia, A., Bourgeois, S., Strindberg, S., Gobush, K.S., Abitsi, G., Bikang Bi Ateме, H.G., Ebouta, F., Fay, J.M., Gopalswamy, A.M., Maisels, F., Simira Banga Daouda, E.L.F., White, L.J.T., Stokes, E.J., 2021. Nationwide abundance and distribution of African forest elephants across Gabon using non-invasive SNP genotyping. *Glob. Ecol. Conserv.* 32, e01894. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2021.e01894>
- Lanly, J.-P., 1965. Les tarifs de cubage : 1re partie. *BOIS FORETS Trop.* 100, 19–35. <https://doi.org/10.19182/bft1965.100.a18962>
- Lawes, M.J., Chapman, C.A., 2006. Does the herb *Acanthus pubescens* and/or elephants suppress tree regeneration in disturbed Afrotropical forest? *For. Ecol. Manag.* 221, 278–284.
- Lefebvre, D., Román-Dañobeytia, F., Soete, J., Cabanillas, F., Corvera, R., Ascorra, C., Fernandez, L.E., Silman, M., 2019. Biochar Effects on Two Tropical Tree Species and Its Potential as a Tool for Reforestation. *Forests* 10, 678. <https://doi.org/10.3390/f10080678>
- Lehmann, J., 2007. Bio-energy in the black. *Front. Ecol. Environ.* 5, 381–387. [https://doi.org/10.1890/1540-9295\(2007\)5\[381:BITB\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1540-9295(2007)5[381:BITB]2.0.CO;2)
- Lenth, R.V., Buerkner, P., Herve, M., Jung, M., Love, J., Miguez, F., Riebl, H., Singmann, H., 2022. Package ‘emmeans’: Estimated Marginal Means, aka Least-Squares Means. Version 1.8.1-1 [WWW Document]. URL <https://www.google.com/search?q=emmeans+package+r&oq=emmeans+package+r&aqs=chrome.0.69i59j0i22i30j69i60l3.8130j0j7&sourceid=chrome&ie=UTF-8> (accessed 9.13.22).
- Leroy-Deval, J., 1976. La Sylviculture de l’Okoumé (Maladies et défauts de l’Okoumé). *CENTRE TECHNIQUE FORESTIER TROPICAL* Tome 2, 75.

- Letouzey, R., 1982a. Manuel de botanique forestière Afrique tropicale. Tome 2A. Nogent-sur-Marne, France : Centre technique forestier tropical.
- Letouzey, R., 1982b. Manuel de botanique forestière. Afrique tropicale. Tome 1, 2 édition. CTFT, Nogent-sur-Marne, France.
- Letouzey, R., 1968. Étude phytogéographique du Cameroun, Lechevalier. ed. Paris.
- Lhoest, S., Dufrière, M., Vermeulen, C., Oszwald, J., Doucet, J.-L., Fayolle, A., 2019. Perceptions of ecosystem services provided by tropical forests to local populations in Cameroon. *Ecosyst. Serv.* 38, 100956. <https://doi.org/10.1016/j.ecoser.2019.100956>
- Libalah, M.B., Droissart, V., Sonké, B., Barbier, N., Dauby, G., Fortunel, C., Kamdem, G., Kamdem, N., Lewis, S.L., Mofack, G.I., Momo, S.T., Péliissier, R., Ploton, P., Texier, N., Zebazé, D., Couteron, P., 2020. Additive influences of soil and climate gradients drive tree community composition of Central African rain forests. *J. Veg. Sci.* 31, 1154–1167. <https://doi.org/10.1111/jvs.12918>
- Ligot, G., Dubart, N., Tchowo Hapi, M., Bauwens, S., Doucet, J.-L., Fayolle, A., 2018. Réviser les tarifs de cubage pour prendre en compte l'évolution de la ressource au Cameroun. *Bois For. Trop.* 338. <https://doi.org/10.19182/bft2018.338.a31677>
- Ligot, G., Fayolle, A., Gourlet-Fleury, S., Dainou, K., Gillet, J.-F., De Ridder, M., Drouet, T., Groenendijk, P., Doucet, J.-L., 2019. Growth determinants of timber species *Triplochiton scleroxylon* and implications for forest management in central Africa. *For. Ecol. Manag.* 437, 211–221. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.01.042>
- Ligot, G., Mackels, B., 2011. Photographies hémisphériques ; Université de Liège, Gembloux, Belgique P. 27.
- Liu, Haodong, Chen, Q., Chen, Y., Xu, Z., Dai, Y., Liu, Y., Jiang, Y., Peng, X., Li, H., Wang, J., Liu, Hua, 2020. Effects of biotic/abiotic factors on the seedling regeneration of *Dacrydium pectinatum* formations in tropical montane forests on Hainan Island, China. *Glob. Ecol. Conserv.* 24, e01370. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2020.e01370>
- Loo, J.A., Jalonen, R., Thomas, E., Bozzano, M., 2015. Is there a need for a forest restoration certification scheme?
- Loubota Panzou, G.J., Monthe, F., Ligot, G., Julve, C., Doucet, J.-L., 2023. Actualisation du statut de vulnérabilité des espèces ligneuses exploitées en Afrique centrale. Belgique.
- LPWG, 2017. A new subfamily classification of the Leguminosae based on a taxonomically comprehensive phylogeny. *Taxon* 66, 44–77.
- LPWG, 2013. Legume phylogeny and classification in the 21st century: Progress, prospects and lessons for other species-rich clades. *TAXON* 62, 217–248. <https://doi.org/10.12705/622.8>
- Luckow, M., Grimes, J., 1997. A Survey of Anther Glands in the Mimosoid Legume Tribes Parkieae and Mimoseae. *Am. J. Bot.* 84, 285–297. <https://doi.org/10.2307/2446002>

- Luckow, M., Miller, J., Murphy, D.J., Livshultz, T., 2003. A phylogenetic analysis of the Mimosoideae (Leguminosae) based on chloroplast DNA sequence data. In: Klitgaard B.B. & Bruneau A., eds. *Advances in legume systematics* (part 10). Kew, UK: The Royal Botanic Garden, 197-220.
- Ma, Y., Eziz, A., Halik, Ü., Abliz, A., Kurban, A., 2023. Precipitation and Temperature Influence the Relationship between Stand Structural Characteristics and Aboveground Biomass of Forests—A Meta-Analysis. *Forests* 14, 896. <https://doi.org/10.3390/f14050896>
- Maley, J., 2003. Synthèse sur l'histoire de la végétation et du climat en Afrique centrale au cours du Quaternaire récent. *Peuplements Anc. Actuels For. Trop. Montp. IRD Éditions* P 53–75.
- Maley, J., 2001. La destruction catastrophique des forêts d'Afrique centrale survenue il y a environ 2500 ans exerce encore une influence majeure sur la répartition actuelle des formations végétales. *Syst. Geogr. Plants* 71, 777–796. <https://doi.org/10.2307/3668717>
- Maley, J., 1996. The African rain forest—main characteristics of changes in vegetation and climate from the Upper Cretaceous to the Quaternary. *Proc. R. Soc. Edinb. Sect. B Biol. Sci.* 104, 31–73.
- Malhi, Y., Wright, J., 2004. Spatial patterns and recent trends in the climate of tropical rainforest regions. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 359, 311–329.
- Mangama-Koumba, L.B., Ella, G.W.E., Akomo-Okoue, E.F., Nguelet, F.L.M., M'batchi, B., Mavoungou, J.F., 2016. Vegetarian diet in Guenon and Mangabey monkeys of Moukalaba-Doudou National Park, Gabon: similarities and differences. *Int. J. Biol. Chem. Sci.* 10, 2435–2446. <https://doi.org/10.4314/ijbcs.v10i6.3>
- Manzanilla, V., Bruneau, A., 2012. Phylogeny reconstruction in the Caesalpinieae grade (Leguminosae) based on duplicated copies of the sucrose synthase gene and plastid markers. *Mol. Phylogenet. Evol.* 65, 149–162. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2012.05.035>
- Mapaga, D., Ingueza, D., Louppe, D., 2002. Moabi.
- Marien, J.-N., Gourlet-Fleury, S., Peltier, R., Dainou, K., Vermeulen, C., Doucet, J.-L., Gillet, J.-F., Lusenge, T., Van Geit, M., Lejeune, G., 2014. Les plantations forestières en Afrique centrale: des sylvicultures nouvelles pour répondre aux nouveaux besoins des sociétés.
- Marien, J.-N., Mallet, B., 2004. Nouvelles perspectives pour les plantations forestières en Afrique centrale.
- Markesteyn, L., Poorter, L., 2009. Seedling root morphology and biomass allocation of 62 tropical tree species in relation to drought- and shade-tolerance. *J. Ecol.* 97, 311–325. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2008.01466.x>
- Maron, J.L., Baer, K.C., Angert, A.L., 2014. Disentangling the drivers of context-dependent plant–animal interactions. *J. Ecol.* 102, 1485–1496. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12305>

- Martin, D., Chatelin, Y., Collinet, J., Guichard, E., Sala, G.-H., Le Rouget, G., 1981. Les sols du Gabon: pedogenese, repartition et aptitudes: cartes a 1: 2.000. 000 ; ORSTOM : Paris, France.
- Medjibe, V., Hall, J.S., Ashton, M.S., Harris, D.J., 2011. Distribution of Selected Timber Species of a Central African Rain Forest in Relation to Topography and Soil Heterogeneity: Implications for Forest Management. *J. Sustain. For.* 30, 343–359. <https://doi.org/10.1080/10549811.2011.534030>
- Meek, P.D., Ballard, G., Claridge, A., Kays, R., Moseby, K., O'brien, T., O'connell, A., Sanderson, J., Swann, D.E., Tobler, M., 2014. Recommended guiding principles for reporting on camera trapping research. *Biodivers. Conserv.* 23, 2321–2343.
- Meister, C., Eggert, M.K.H., 2008. On the Early Iron Age in Southern Cameroon: The Sites of Akonétye. *J. Afr. Archaeol.* 6, 183–202.
- Menga, P., Nasi, R., Bayol, N., Fayolle, A., 2012. Phénologie et diamètre de fructification du wengé, *Millettia laurentii* De Wild: implications pour la gestion. *Bois For. Trop.* 312.
- Meunier, Q., Moubogou, C., Doucet, J.-L., 2015. Les arbres utiles du Gabon, Les Presses agronomiques de Gembloux. ed. Gembloux, Belgique.
- Mille, G., Louppe, D., 2015. Mémento du forestier tropical. Editions Quae.
- 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. Thèse de doctorat : Université de Liège, Gembloux Agro-Bio Tech (Belgique). *Afr. Archéologie Arts* 124–125.
- 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. <https://doi.org/10.1177/0959683616646184>
- 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., 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.
- Moupela, C., Doucet, J.-L., Daïnou, K., Tagg, N., Bourland, N., Vermeulen, C., 2014. Dispersal and predation of diaspores of *C. oula edulis* B aill. in an evergreen forest of G abon. *Afr. J. Ecol.* 52, 88–96.
- Mpondo, M.E., Vandi, D., Ngouondjou, T., Mvogo, O.P.B., Embolo, E.E., Dibond, S.D., 2017. Contribution des populations des villages du centre Cameroun aux traitements traditionnels des affections des voies respiratoires. *J Anim Plant Sci* 32, 5223–5242.

- Mwavu, E.N., Witkowski, E.T.F., 2009. Population structure and regeneration of multiple-use tree species in a semi-deciduous African tropical rainforest: Implications for primate conservation. *For. Ecol. Manag.* 258, 840–849. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.03.019>
- Nascimento, M.N., Heijink, B.M., Bush, M.B., Gosling, W.D., McMichael, C.N.H., 2022. Early to mid-Holocene human activity exerted gradual influences on Amazonian forest vegetation. *Philos. Trans. R. Soc. B.* <https://doi.org/10.1098/rstb.2020.0498>
- Nasi, R., Billand, A., van Vliet, N., 2012. Managing for timber and biodiversity in the Congo Basin. *For. Ecol. Manag., Multiple Use of Tropical Forests: From Concept to Reality* 268, 103–111. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.04.005>
- Nasto, M.K., Alvarez-Clare, S., Lekberg, Y., Sullivan, B.W., Townsend, A.R., Cleveland, C.C., 2014. Interactions among nitrogen fixation and soil phosphorus acquisition strategies in lowland tropical rain forests. *Ecol. Lett.* 17, 1282–1289. <https://doi.org/10.1111/ele.12335>
- Ndah, N.R., Egbe, A.E., Bechem, E., Asaha, S., Yengo, T., Chia, E.L., Eyenieh, N.M., 2013. Ethnobotanical study of commonly used medicinal plants of the Takamanda Rainforest South West, Cameroon. *Afr J Plant Sci* 7, 21–34.
- Ndonda Makemba, R., Moupela, C., Tosso, F., Brostaux, Y., Drouet, T., Oslisly, R., Freycon, V., Doucet, J.-L., 2022. New evidence on the role of past human activities and edaphic factors on the fine-scale distribution of an important timber species: *Cylicodiscus gabunensis* Harms. *For. Ecol. Manag.* 521, 120440. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2022.120440>
- Ndonda Makemba, R., Tosso, D.F., Moupela, C., Daïnou, K., Doucet, J.-L., 2019. *Cylicodiscus gabunensis* Harms: une espèce prisée dans le commerce international (synthèse bibliographique). *Biotechnol. Agron. Société Environ.* 23. <https://doi.org/10.25518/1780-4507.18006>
- Neumann, K., Bostoen, K., Höhn, A., Kahlheber, S., Ngomanda, A., Tchiengué, B., 2012. First farmers in the Central African rainforest: A view from southern Cameroon. *Quat. Int.* 249, 53–62.
- Newbery, D.McC., Gartlan, J.S., McKey, D.B., Waterman, P.G., 1986. The influence of drainage and soil phosphorus on the vegetation of Douala-Edea Forest Reserve, Cameroun. *Vegetatio* 65, 149–162. <https://doi.org/10.1007/BF00044815>
- Newstrom, L.E., Frankie, G.W., Baker, H.G., 1994. A New Classification for Plant Phenology Based on Flowering Patterns in Lowland Tropical Rain Forest Trees at La Selva, Costa Rica. *Biotropica* 26, 141–159. <https://doi.org/10.2307/2388804>
- Nga, E.N., Pouka, C.K., Boumsong, P.C.N., Dibong, S.D., Mpondo, E.M., 2016. Inventaire et caractérisation des plantes médicinales utilisées en thérapeutique dans le département de la Sanaga Maritime: Ndom, Ngambe et Pouma. *J. Appl. Biosci.* 106, 10333–10352. <https://doi.org/10.4314/jab.v106i0.13>

- Ngama, S., 2018. Introduction to elephant ecophysiology: principles, methods and case studies on forest elephant (*Loxodonta africana cyclotis*) crop raiders in Gabon.
- Ngomanda, A., Neumann, K., Schweizer, A., Maley, J., 2009. Seasonality change and the third millennium BP rainforest crisis in southern Cameroon (Central Africa). *Quat. Res.* 71, 307–318. <https://doi.org/10.1016/j.yqres.2008.12.002>
- Nguyen, T.V., Mitlohner, R., Bich, N.V., Do, T.V., 2015. Environmental Factors Affecting the Abundance and Presence of Tree Species in a Tropical Lowland Limestone and Non-limestone Forest in Ben En National Park, Vietnam. *J. For. Environ. Sci.* 31, 177–191. <https://doi.org/10.7747/JFES.2015.31.3.177>
- Nimbot, M.M., 2005. Étude de la germination, de la croissance et de la morphologie des plantules d'espèces ligneuses des forêts denses humides tropicales de la province de l'Ogooué-Lolo (Gabon). Mémoire de fin d'études : Faculté universitaire des Sciences agronomiques de Gembloux (Belgique).
- Nlom, H., 2011. The Economic Value of Congo Basin Protected Areas Goods and Services. *J. Sustain. Dev.* 4. <https://doi.org/10.5539/jsd.v4n1p130>
- Noce, S., Caporaso, L., Santini, M., 2020. A new global dataset of bioclimatic indicators. *Sci. Data* 7, 398. <https://doi.org/10.1038/s41597-020-00726-5>
- Norghauer, J.M., Newbery, D.M., 2014. Herbivores differentially limit the seedling growth and sapling recruitment of two dominant rain forest trees. *Oecologia* 174, 459–469. <https://doi.org/10.1007/s00442-013-2769-6>
- Oberbauer, S.F., Donnelly, M.A., 1986. Growth Analysis and Successional Status of Costa Rican Rain Forest Trees. *New Phytol.* 104, 517–521. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1986.tb02917.x>
- O'Brien, T.G., Kinnaird, M.F., Wibisono, H.T., 2003. Crouching tigers, hidden prey: Sumatran tiger and prey populations in a tropical forest landscape, in: *Animal Conservation Forum*. Cambridge University Press, pp. 131–139.
- Okokon, J.E., Ita, B.N., Udokpoh, A.E., 2006. Antiplasmodial activity of *Cylicodiscus gabunensis*. *J. Ethnopharmacol.* 107, 175–178.
- OLAM, 2009. Plan d'aménagement de l'UFA de Makokou (Gabon). Libreville : TERA.
- Oldeman, R.A.A., van Dijk, J., 1991. Diagnosis of the temperament of tropical rain forest trees. In : Gomez-Pompa A., Whitmore T. C., Hadley M. (Eds). *Rain Forest Regeneration and Management. Man and the Biosphere Series. Volume 6*, pp. 21-65. UNESCO, Paris, France.
- Olivry, J.-C., 1986. Fleuves et rivières du Cameroun. Monogr. Hydrol. ORSTOM.
- Omeja, P.A., Lawes, M.J., Corriveau, A., Valenta, K., Sarkar, D., Paim, F.P., Chapman, C.A., 2016. Recovery of tree and mammal communities during large-scale forest regeneration in Kibale National Park, Uganda. *Biotropica* 48, 770–779. <https://doi.org/10.1111/btp.12360>
- ONADEF (Office National de Développement des Forêts du Cameroun), 1992. Normes d'études d'arbres. Yaoundé : Ministère de l'Environnement et des Forêts.

- Onguene, N.A., Kuyper, T.W., 2001. Mycorrhizal associations in the rain forest of South Cameroon. *For. Ecol. Manag.* 140, 277–287. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(00\)00322-4](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(00)00322-4)
- Opuni-Frimpong, E., Opoku, S.M., Opoku, E.M., Storer, A.J., 2020. Silvicultural systems for plantation mahogany in Africa: effect of mixed species stands on growth and *Hypsipyla* attack of African mahogany (*Khaya anthotheca* and *Khaya ivorensis*). *Ghana J. For.* 36, 72–88.
- Oslisly, R., 1999. Contribution de l'anthracologie à l'étude de la relation homme milieu au cours de l'holocène dans la vallée de l'Ogooué au Gabon. *Ann. Econ. Wet. Ann. Sci. Econ.* 25, 185–195.
- Oslisly, R., Bentaleb, I., Favier, C., Fontugne, M., Gillet, J.F., Morin-Rivat, J., 2013b. West Central African Peoples: Survey of Radiocarbon Dates over the Past 5000 Years. *Radiocarbon* 55, 1377–1382. <https://doi.org/10.1017/S003382220004830X>
- Oslisly, R., Mbida, C., White, L., 2000. Les premiers résultats de la recherche archéologique dans le sanctuaire de Banyang Mbo (Sud-Ouest du Cameroun). *L'Anthropologie* 104, 341–354.
- Oslisly, R., White, L., 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, in: Froment, A., Guffroy, J. (Eds.), *Peuplements anciens et actuels des forêts tropicales*. IRD Éditions, pp. 77–87. <https://doi.org/10.4000/books.irdeditions.1496>
- 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. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 368, 20120304. <https://doi.org/10.1098/rstb.2012.0304>
- 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. <https://doi.org/10.1111/btp.12531>
- Ouédraogo, D.-Y., Fayolle, A., Daïnou, K., Demaret, C., Bourland, N., Lagoute, P., Doucet, J.-L., 2014. Enrichment of logging gaps with a high conservation value species (*Pericopsis elata*) in a central African moist forest. *Forests* 5, 3031–3047.
- 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. *J. Ecol.* 104, 924–935. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12589>
- Palla, F., Louppe, D., 2002. Obeché.
- Palla, Florence, Louppe, D., Forni, E., 2002. Sapelli.
- Palla, F., Louppe, D., Forni, E., 2002. Sapelli. Fiche technique, écologique et sylvicole.

- PALLISCO, 2004. Plan d'aménagement des UFA 10.041, 10.042 et 10.044 regroupées. Douala, Cameroun : PALLISCO.
- Pansu, M., Gautheyrou, J., 2006. Handbook of Soil Analysis: Mineralogical, Organic and Inorganic Methods. Springer, Berlin, Germany. Springer.
- Paoli, G.D., Curran, L.M., Zak, D.R., 2006. Soil nutrients and beta diversity in the Bornean Dipterocarpaceae: evidence for niche partitioning by tropical rain forest trees. *J. Ecol.* 94, 157–170. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2005.01077.x>
- Pascal, J.-P., 1986. Explanatory Booklet on the Forest Map of South India. Sheets: Belgaum-Dharwar-Panaji, Shimoga, Mercara-Mysore., Travaux de la Section Scientifique et Technique. Hors Série N° 18. Institut Français de Pondichéry.
- Pendje, G., 1994. STRATEGIES DE REGENERATION DE NEUF ESSENCES COMMERCIALES DE FORET TROPICALE (Mayombe, Zaïre) (phdthesis). Université Pierre et Marie Curie (Paris 6).
- Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., Bret-Harte, M.S., Cornwell, W.K., Craine, J.M., Gurvich, D.E., Urcelay, C., Veneklaas, E.J., Reich, P.B., Poorter, L., Wright, I.J., Ray, P., Enrico, L., Pausas, J.G., de Vos, A.C., Buchmann, N., Funes, G., Quétier, F., Hodgson, J.G., Thompson, K., Morgan, H.D., ter Steege, H., Sack, L., Blonder, B., Poschlod, P., Vaieretti, M.V., Conti, G., Staver, A.C., Aquino, S., Cornelissen, J.H.C., 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Aust. J. Bot.* 61, 167. <https://doi.org/10.1071/BT12225>
- Philippon, N., Cornu, G., Gond, V., Lou, M., Moron, V., Pergaud, J., Sèze, G., Bigot, S., Camberlin, P., Doumenge, C., 2018. Diurnal cycles of solar radiation and forests evergreenness in Central Africa., in: 31ème Colloque de l'Association Internationale de Climatologie. Association Internationale de Climatologie, pp. 38–42.
- Philippon, N., Cornu, G., Monteil, L., Gond, V., Moron, V., Pergaud, J., Sèze, G., Bigot, S., Camberlin, P., Doumenge, C., Fayolle, A., Ngomanda, A., 2019. The light-deficient climates of western Central African evergreen forests. *Environ. Res. Lett.* 14, 034007. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/aaf5d8>
- Picard, N., Gourlet-Fleury, S., 2011. Optimisation des hypothèses et paramètres d'aménagement. Rapport de mission : PAPPFG, mission 16.
- Piironen, T., Valtonen, A., Roininen, H., 2017a. Vertebrate herbivores are the main cause of seedling mortality in a logged African rainforest—implications for forest restoration. *Restor. Ecol.* 25, 442–452. <https://doi.org/10.1111/rec.12460>
- Piironen, T., Valtonen, A., Roininen, H., 2017b. Vertebrate herbivores are the main cause of seedling mortality in a logged African rainforest—implications for forest restoration. *Restor. Ecol.* 25, 442–452. <https://doi.org/10.1111/rec.12460>

- Poncet, P., Poncet, M.P., 2019. the packages “modeest”. Mode Estimation. R package version 2.4.0. URL <https://github.com/paulponcet/modeest> [WWW Document]. URL https://scholar.google.com/scholar?hl=fr&as_sdt=0%2C5&q=the+packages+%E2%80%9Cmodeest%E2%80%9D+%28Poncet+%26+Poncet%2C+2019%29&btnG= (accessed 3.16.22).
- Poorter, L., 1999a. Growth responses of 15 rain-forest tree species to a light gradient: the relative importance of morphological and physiological traits. *Funct. Ecol.* 396–410.
- Poorter, L., 1999b. Growth responses of 15 rain-forest tree species to a light gradient: the relative importance of morphological and physiological traits. *Funct. Ecol.* 396–410.
- Poulsen, J.R., Koerner, S.E., Moore, S., Medjibe, V.P., Blake, S., Clark, C.J., Akou, M.E., Fay, M., Meier, A., Okouyi, J., 2017. Poaching empties critical Central African wilderness of forest elephants. *Curr. Biol.* 27, R134–R135.
- Puig, H., 1995. Éléments pour une réflexion sur la modélisation de la forêt tropicale humide : a-t-on les connaissances requises ? *Rev. Ecol. Terre Vie* 50, 199.
- Putz, F.E., Sist, P., Fredericksen, T., Dykstra, D., 2008. Reduced-impact logging: Challenges and opportunities. *For. Ecol. Manag., Moving beyond reduced impact-logging towards a more holistic management of tropical forests* 256, 1427–1433. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.03.036>
- Quattrocchi, U., 2012. CRC world dictionary of medicinal and poisonous plants: common names, scientific names, eponyms, synonyms, and etymology (5 Volume Set). Boca Raton, FL, USA: CRC Press.
- Quiroz, D., Van Andel, T., 2015. Evidence of a link between taboos and sacrifices and resource scarcity of ritual plants. *J. Ethnobiol. Ethnomedicine* 11, 1–11.
- R Core Team, 2021. R : A language and environment for statistical computing.
- Ramirez, J.I., Jansen, P.A., den Ouden, J., Goudzwaard, L., Poorter, L., 2019. Long-term effects of wild ungulates on the structure, composition and succession of temperate forests. *For. Ecol. Manag.* 432, 478–488. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.09.049>
- Ramirez, J.I., Jansen, P.A., Poorter, L., 2018. Effects of wild ungulates on the regeneration, structure and functioning of temperate forests: A semi-quantitative review. *For. Ecol. Manag.* 424, 406–419. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.05.016>
- Ramsey, C.B., 2009. Bayesian Analysis of Radiocarbon Dates. *Radiocarbon* 51, 337–360. <https://doi.org/10.1017/S0033822200033865>
- Rebetez, M., Reinhard, M., Buttler, A., 2004. TREE PHYSIOLOGY | Forests, Tree Physiology and Climate, in: Burley, J. (Ed.), *Encyclopedia of Forest Sciences*. Elsevier, Oxford, pp. 1644–1655. <https://doi.org/10.1016/B0-12-145160-7/00114-9>
- Réjou-Méchain, M., Fayolle, A., Nasi, R., Gourlet-Fleury, S., Doucet, J.-L., Gally, M., Hubert, D., Pasquier, A., Billand, A., 2011. Detecting large-scale diversity patterns in tropical trees: Can we trust commercial forest

- inventories? *For. Ecol. Manag.* 261, 187–194.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.10.003>
- Réjou-Méchain, M., Flores, O., Péliissier, R., Fayolle, A., Fauvet, N., Gourlet-Fleury, S., 2014. Tropical tree assembly depends on the interactions between successional and soil filtering processes. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 23, 1440–1449.
- Réjou-Méchain, M., Mortier, F., Bastin, J.-F., Cornu, G., Barbier, N., Bayol, N., Bénédet, F., Bry, X., Dauby, G., Deblauwe, V., Doucet, J.-L., Doumenge, C., Fayolle, A., Garcia, C., Kibambe Lubamba, J.-P., Loumeto, J.-J., Ngomanda, A., Ploton, P., Sonké, B., Trottier, C., Vimal, R., Yongo, O., Péliissier, R., Gourlet-Fleury, S., 2021. Unveiling African rainforest composition and vulnerability to global change. *Nature* 593, 90–94.
<https://doi.org/10.1038/s41586-021-03483-6>
- Réjou-Méchain, M., Péliissier, R., Gourlet-Fleury, S., Couteron, P., Nasi, R., Thompson, J.D., 2008. Regional variation in tropical forest tree species composition in the Central African Republic: an assessment based on inventories by forest companies. *J. Trop. Ecol.* 24, 663–674.
- Ripley, B., Venables, B., Bates, D.M., Hornik, K., Gebhardt, A., Firth, D., Ripley, M.B., 2013. Package ‘mass.’ *Cran R* 538, 113–120.
- Rollet, B., 1971. L’architecture des forêts denses humides sempervirentes de plaine 298p.
- Rollet, B., 1969. La régénération naturelle en forêt dense sempervirente de plaine de la Guyane Vénézuélienne. *BOIS FORETS Trop.* 124, 19–38.
- Rondeux, J., 1999. La mesure des arbres et des peuplements forestiers. 2e ed. Gembloux, Belgique : Les Presses agronomiques de Gembloux.
- Rosin, C., Beals, K.K., Belovitch, M.W., Harrison, R.E., Pendred, M., Sullivan, M.K., Yao, N., Poulsen, J.R., 2020. Assessing the effects of elephant foraging on the structure and diversity of an Afrotropical forest. *Biotropica* 52, 502–508. <https://doi.org/10.1111/btp.12758>
- Roth, L.F., Riker, A.J., 1943. Influence of Temperature, Moisture, and Soil Reaction on the Damping-Off of Red Pine Seedlings by *Pythium* and *Rhizoctonia*. *J. Agric. Res* 67, 273-293.
- ROUGIER, 2002. Plan d’aménagement de l’UFA de l’Ogooué Ivindo. Gabon : FRM.
- ROUGIER, 2001. Plan d’aménagement de l’UFA du HautAbanga. Gabon : FRM.
- Ruiz Pérez, M., Ezzine de Blas, D., Nasi, R., Sayer, J.A., Sassen, M., Angoué, C., Gami, N., Ndoeye, O., Ngono, G., Nguingui, J.-C., Nzala, D., Toirambe, B., Yalibanda, Y., 2005. Logging in the Congo Basin: A multi-country characterization of timber companies. *For. Ecol. Manag.* 214, 221–236.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.04.020>
- Sanchez, P.A., 1976. *Properties and Management of Soils in the Tropics*. Wiley, New York, NY, USA.

- Scalbert, M., Vermeulen, C., Breuer, T., Doucet, J.-L., 2022. The challenging coexistence of forest elephants *Loxodonta cyclotis* and timber concessions in central Africa. *Mammal Rev.*
- Scerri, E.M., Roberts, P., Yoshi Maezumi, S., Malhi, Y., 2022. Tropical forests in the deep human past. *Philos. Trans. R. Soc. B.*
- Schwartz, D., 1992. Assèchement climatique vers 3000 BP et expansion Bantu en Afrique centrale atlantique: quelques réflexions. *Bull. Société Géologique Fr.* 163, 353–361.
- Schwartz, G., Lopes, J.C.A., Mohren, G.M.J., Peña-Claros, M., 2013. Post-harvesting silvicultural treatments in logging gaps: A comparison between enrichment planting and tending of natural regeneration. *For. Ecol. Manag.* 293, 57–64. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.12.040>
- SFID, 2005. Plan d'aménagement (Rougier) de l'UFA 10.054. Douala, Cameroun : ROUGIER.
- Sheil, D., Salim, A., Chave, J., Vanclay, J., Hawthorne, W.D., 2006. Illumination-Size Relationships of 109 Coexisting Tropical Forest Tree Species. *J. Ecol.* 94, 494–507.
- Short, J., 1981. Diet and feeding behaviour of the forest elephant.
- Sileshi, G., Akinnifesi, F.K., Mkonda, A., Ajayi, O.C., 2007. Effect of growth media and fertilizer application on biomass allocation and survival of *Uapaca kirkiana* Müell Arg seedlings. *Sci Res Essays* 2, 408–415.
- Sollins, P., 1998. Factors Influencing Species Composition in Tropical Lowland Rain Forest: Does Soil Matter? *Ecology* 79, 23–30. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1998\)079\[0023:FISCIT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1998)079[0023:FISCIT]2.0.CO;2)
- Sosef, M.S.M., 2006. Check-list des plantes vasculaires du Gabon. Meise, Belgique : National Botanic Garden of Belgium.
- Souza, A.F., 2021. A review of the structure and dynamics of araucaria mixed forests in southern Brazil and northern Argentina. *N. Z. J. Bot.* 59, 2–54. <https://doi.org/10.1080/0028825X.2020.1810712>
- Svenning, J.-C., Engelbrecht, B.M.J., Kinner, D.A., Kursar, T.A., Stallard, R.F., Wright, S.J., 2006. The relative roles of environment, history and local dispersal in controlling the distributions of common tree and shrub species in a tropical forest landscape, Panama. *J. Trop. Ecol.* 22, 575–586. <https://doi.org/10.1017/S0266467406003348>
- Svenning, J.-C., Kinner, D.A., Stallard, R.F., Engelbrecht, B.M.J., Wright, S.J., 2004. Ecological Determinism in Plant Community Structure Across a Tropical Forest Landscape. *Ecology* 85, 2526–2538. <https://doi.org/10.1890/03-0396>
- Swaine, M.D., 1996. Rainfall and Soil Fertility as Factors Limiting Forest Species Distributions in Ghana. *J. Ecol.* 84, 419–428. <https://doi.org/10.2307/2261203>
- Swaine, M.D., Hall, J.B., 1988. The mosaic theory of forest regeneration and the determination of forest composition in Ghana. *J. Trop. Ecol.* 4, 253–269. <https://doi.org/10.1017/S0266467400002819>

- Swaine, M.D., Whitmore, T.C., 1988. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Vegetatio* 75, 81–86. <https://doi.org/10.1007/BF00044629>
- Swift, M.J., Andrén, O., Brussaard, L., Briones, M., Couteaux, M.-M., Ekschmitt, K., Kjoller, A., Loiseau, P., Smith, P., 1998. Global change, soil biodiversity, and nitrogen cycling in terrestrial ecosystems: three case studies. *Glob. Change Biol.* 4, 729–743. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.1998.00207.x>
- Tabi Ekebil, P., Verheggen, F., Doucet, J.-L., Malaisse, F., Daïnou, K., Cerutti, P.O., Vermeulen, C., 2017. *Entandrophragma cylindricum* (Sprague) Sprague (Meliaceae), une espèce ligneuse concurrentielle en Afrique centrale (synthèse bibliographique). *Biotechnol. Agron. Société Environ.* 21.
- Tadese, S., Soromessa, T., Gebeyehu, G., 2023. Effects of Environmental and Disturbance Factors on Plant Community Distribution in Tropical Moist Afromontane Forests, South-West Ethiopia. *Int. J. For. Res.* 2023, e8521303. <https://doi.org/10.1155/2023/8521303>
- Talon, B., 2010. Reconstruction of Holocene high-altitude vegetation cover in the French southern Alps: evidence from soil charcoal. *The Holocene* 20, 35–44. <https://doi.org/10.1177/0959683609348842>
- Talon, B., Payette, S., Filion, L., Delwaide, A., 2005. Reconstruction of the long-term fire history of an old-growth deciduous forest in Southern Québec, Canada, from charred wood in mineral soils. *Quat. Res.* 64, 36–43. <https://doi.org/10.1016/j.yqres.2005.03.003>
- Tan, Z., Lin, C.S.K., Ji, X., Rainey, T.J., 2017. Returning biochar to fields: A review. *Appl. Soil Ecol.* 116, 1–11. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2017.03.017>
- Tauger, M.B., 2020. *Agriculture in World History*. Routledge.
- Tedersoo, L., Laanisto, L., Rahimlou, S., Toussaint, A., Hallikma, T., Pärtel, M., 2018. Global database of plants with root-symbiotic nitrogen fixation: NodDB. *J. Veg. Sci.* 29, 560–568. <https://doi.org/10.1111/jvs.12627>
- TEREA, 2015. Plan d'aménagement de la Concession Forestière sous Aménagement Durable de la société Precious woods -CEB 2000-2024. CEB. Libreville : TERA. Libreville : TERA.
- Ternjej, I., Mihaljevic, Z., 2017. *Ecology. Phys. Sci. Rev.* 2. <https://doi.org/10.1515/psr-2016-0116>
- Thomas, E., Jalonen, R., Loo, J., Boshier, D., Gallo, L., Cavers, S., Bordács, S., Smith, P., Bozzano, M., 2014. Genetic considerations in ecosystem restoration using native tree species. *For. Ecol. Manag., Global Forest Genetic Resources: Taking Stock* 333, 66–75. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.07.015>
- Thomas, S.C., Gale, N., 2015. Biochar and forest restoration: a review and meta-analysis of tree growth responses. *New For.* 46, 931–946. <https://doi.org/10.1007/s11056-015-9491-7>

- Tittensor, D.P., Walpole, M., Hill, S.L.L., Boyce, D.G., Britten, G.L., Burgess, N.D., Butchart, S.H.M., Leadley, P.W., Regan, E.C., Alkemade, R., Baumung, R., Bellard, C., Bouwman, L., Bowles-Newark, N.J., Chenery, A.M., Cheung, W.W.L., Christensen, V., Cooper, H.D., Crowther, A.R., Dixon, M.J.R., Galli, A., Gaveau, V., Gregory, R.D., Gutierrez, N.L., Hirsch, T.L., Höft, R., Januchowski-Hartley, S.R., Karmann, M., Krug, C.B., Leverington, F.J., Loh, J., Lojenga, R.K., Malsch, K., Marques, A., Morgan, D.H.W., Mumby, P.J., Newbold, T., Noonan-Mooney, K., Pagad, S.N., Parks, B.C., Pereira, H.M., Robertson, T., Rondinini, C., Santini, L., Scharlemann, J.P.W., Schindler, S., Sumaila, U.R., Teh, L.S.L., van Kolck, J., Visconti, P., Ye, Y., 2014. A mid-term analysis of progress toward international biodiversity targets. *Science* 346, 241–244. <https://doi.org/10.1126/science.1257484>
- Tobler, M., 2015. Camera Base Version 1.7, User Guide. Available at <https://www.atrium-biodiversity.org/tools/camerabase/> (accessed 13 May 2022).
- Tosso, D.F., 2018. Evolution et adaptation fonctionnelle des arbres tropicaux : le cas du genre *Guibourtia* Benn. Evolution and functional adaptation of tropical trees species : the case study of *Guibourtia* Benn.
- Tosso, D.F., Daïnou, K., Sonké, B., Levicek, C., Bracke, C., Forni, E., Jobbé-Duval, B., Ligot, G., Tchuanté Tité, V., Gourlet-Fleury, S., Doucet, J.-L., 2020. Sentiers de suivi de la croissance, de la mortalité et de la phénologie des arbres tropicaux : Guide méthodologique. Presses Universitaires de Liège, Liège, Belgium.
- Tosso, F., Cherche, G., Hardy, O.J., Daïnou, K., Lognay, G., Tagg, N., Haurez, B., Souza, A., Heuskin, S., Doucet, J.-L., 2018. Characterization of animal communities involved in seed dispersal and predation of *Guibourtia tessmannii* (Harms) J.Léonard, a species newly listed on Appendix II of CITES. *Afr. J. Ecol.* 56, 468–476. <https://doi.org/10.1111/aje.12480>
- Tovar, C., Breman, E., Brncic, T., Harris, D.J., Bailey, R., Willis, K.J., 2014. Influence of 1100 years of burning on the central African rainforest. *Ecography* 37, 1139–1148. <https://doi.org/10.1111/ecog.00697>
- Turner, M., 2013. Les semences. éditions Quae. <https://doi.org/10.35690/978-2-7592-1893-6>
- UICN, 2019. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2018-2, <http://www.iucnredlist.org>, (16/03/2019).
- Umunay, P.M., Gregoire, T.G., Gopalakrishna, T., Ellis, P.W., Putz, F.E., 2019. Selective logging emissions and potential emission reductions from reduced-impact logging in the Congo Basin. *For. Ecol. Manag.* 437, 360–371. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.01.049>
- Vaartaja, O., 1962. The Relationship of Fungi to Survival of Shaded Tree Seedlings. *Ecology* 43, 547–549. <https://doi.org/10.2307/1933389>
- van Breugel, M., Craven, D., Lai, H.R., Baillon, M., Turner, B.L., Hall, J.S., 2019. Soil nutrients and dispersal limitation shape compositional variation in

- secondary tropical forests across multiple scales. *J. Ecol.* 107, 566–581. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13126>
- van Gernerden, B.S., Olf, H., Parren, M.P.E., Bongers, F., 2003. The pristine rain forest? Remnants of historical human impacts on current tree species composition and diversity. *J. Biogeogr.* 30, 1381–1390. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2003.00937.x>
- Van Steenis, C., 1958. Rejuvenation as a factor of judging the status of végétation types: the biological nomad theory. Actes Coll. Kandy. Unesco de 1956.
- Vancutsem, C., Achard, F., Pekel, J.-F., Vieilledent, G., Carboni, S., Simonetti, D., Gallego, J., Aragao, L., Nasi, R., 2020. Long-term (1990-2019) monitoring of tropical moist forests dynamics. *bioRxiv* 2020–09.
- Vande weghe, J.P., 2004. Forêts d’Afrique Centrale, la nature et l’homme, Lannoo (ECOFAC), Tielt. ed. Belgique.
- Veenendaal, E.M., Swaine, M.D., Lecha, R.T., Walsh, M.F., Abebrese, I.K., Owusu-Afriyie, K., 1996. Responses of West African forest tree seedlings to irradiance and soil fertility. *Funct. Ecol.* 10, 501–511. <https://doi.org/10.2307/2389943>
- Vernay, M., Fouquet, D., 2000. Essences tropicales à forte durabilité naturelle. *BOIS FORETS Trop.* 264, 73–76.
- Villiers, J.F., 1989. Leguminosae-Mimosoideae. Flore du Gabon : 31. Paris : Musée National d’Histoire Naturelle.
- Vivien, J., Faure, J.J., 1985. Arbres des forêts denses d’Afrique centrale. Paris : ACCT.
- Vleminckx, J., 2015. The influence of soil factors and anthropogenic disturbances on tree species assemblages in central African forests Université libre de Bruxelles, Faculté des Sciences – Sciences biologiques, Bruxelles.
- Vleminckx, J., Barrantes, O.V., Fortunel, C., Paine, C.E.T., Bauman, D., Engel, J., Petronelli, P., Dávila, N., Rios, M., Valderrama Sandoval, E.H., Mesones, I., Allié, E., Goret, J.-Y., Draper, F.C., Guevara Andino, J.E., Bérroujon, S., Fine, P.V.A., Baraloto, C., 2023. Niche breadth of Amazonian trees increases with niche optimum across broad edaphic gradients. *Ecology* n/a, e4053. <https://doi.org/10.1002/ecy.4053>
- Vleminckx, J., Bauman, D., Demanet, M., Hardy, O.J., Doucet, J.-L., Drouet, T., 2020. Past human disturbances and soil fertility both influence the distribution of light-demanding tree species in a Central African tropical forest. *J. Veg. Sci.* 31, 440–453. <https://doi.org/10.1111/jvs.12861>
- Vleminckx, J., Doucet, J.-L., Morin-Rivat, J., Biwolé, A.B., Bauman, D., Hardy, O.J., Fayolle, A., Gillet, J.-F., Daïnou, K., Goret, A., Drouet, T., 2017. The influence of spatially structured soil properties on tree community assemblages at a landscape scale in the tropical forests of southern Cameroon. *J. Ecol.* 105, 354–366. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12707>
- Vleminckx, J., Drouet, T., Amani, C., Lisingo, J., Lejoly, J., Hardy, O.J., 2015. Impact of fine-scale edaphic heterogeneity on tree species assembly in a

- central African rainforest. *J. Veg. Sci.* 26, 134–144. <https://doi.org/10.1111/jvs.12209>
- Vleminckx, J., Morin-Rivat, J., Biwolé, A.B., Daïnou, K., Gillet, J.-F., Doucet, J.-L., Drouet, T., Hardy, O.J., 2014. Soil Charcoal to Assess the Impacts of Past Human Disturbances on Tropical Forests. *PLOS ONE* 9, e108121. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0108121>
- White, F., 1986. La végétation de l'Afrique: mémoire accompagnant la carte de végétation de l'Afrique Unesco/AETFAT/UNSO. IRD Editions.
- White, F., 1983. The vegetation of Africa, a descriptive memoir to accompany the UNESCO/AETFAT/UNSO vegetation map of Africa (3 Plates, Northwestern Africa, Northeastern Africa, and Southern Africa, 1: 5,000,000). Paris: United Nations Educational, Scientific and Cultural Organization.
- White, L., Abernethy, K., 1996. Guide de la Végétation de la Réserve de la Lopé, Gabon.
- White, LeE.J.T., Oates, JohN.F., 1999. New data on the history of the plateau forest of Okomu, southern Nigeria: an insight into how human disturbance has shaped the African rain forest. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 8, 355–361. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.1999.00149.x>
- Whitmore, T.C., 1989. Canopy Gaps and the Two Major Groups of Forest Trees. *Ecology* 70, 536–538. <https://doi.org/10.2307/1940195>
- Wieringa, J.J., 1999. *Monopetalanthus* exit.: a systematic study of *Aphanocalyx*, *Bikinia*, *Icuria*, *Michelsonia* and *Tetraberlinia* (Leguminosae, Casalpinioideae). Phd thesis: Wageningen Agricultural University (The Netherlands).
- Wieringa, J.J., Poorter, L., 2004. Biodiversity hotspots in West Africa; patterns and causes. *Biodivers. West Afr. For. Ecol. Atlas Woody Plant Species* 61–72.
- WIJMA, S.A., 2011. Plan d'aménagement durable UFA 09021. Douala: FORM Ecology Consultants SARL.
- Wilks, C., Issembé, Y., 2000. Guide pratique d'identification: les arbres de la Guinée équatoriale. Région continentale. Bata, Guinée équatoriale: Projet CUREF.
- Willis, K.J., Gillson, L., Brncic, T.M., 2004. How “Virgin” Is Virgin Rainforest? *Science* 304, 402–403. <https://doi.org/10.1126/science.1093991>
- Willson, M.F., Crome, F.H.J., 1989. Patterns of seed rain at the edge of a tropical Queensland rain forest. *J. Trop. Ecol.* 5, 301–308. <https://doi.org/10.1017/S0266467400003680>
- Wing, L.D., Buss, I.O., 1970. Elephants and forests. *Wildl. Monogr.* 3–92.
- Wisn, M.S., Pottier, J., Kissling, W.D., Pellissier, L., Lenoir, J., Damgaard, C.F., Dormann, C.F., Forchhammer, M.C., Grytnes, J.-A., Guisan, A., Heikkinen, R.K., Høye, T.T., Kühn, I., Luoto, M., Maiorano, L., Nilsson, M.-C., Normand, S., Öckinger, E., Schmidt, N.M., Termansen, M., Timmermann, A., Wardle, D.A., Aastrup, P., Svenning, J.-C., 2013. The role of biotic interactions in shaping distributions and realised assemblages of species:

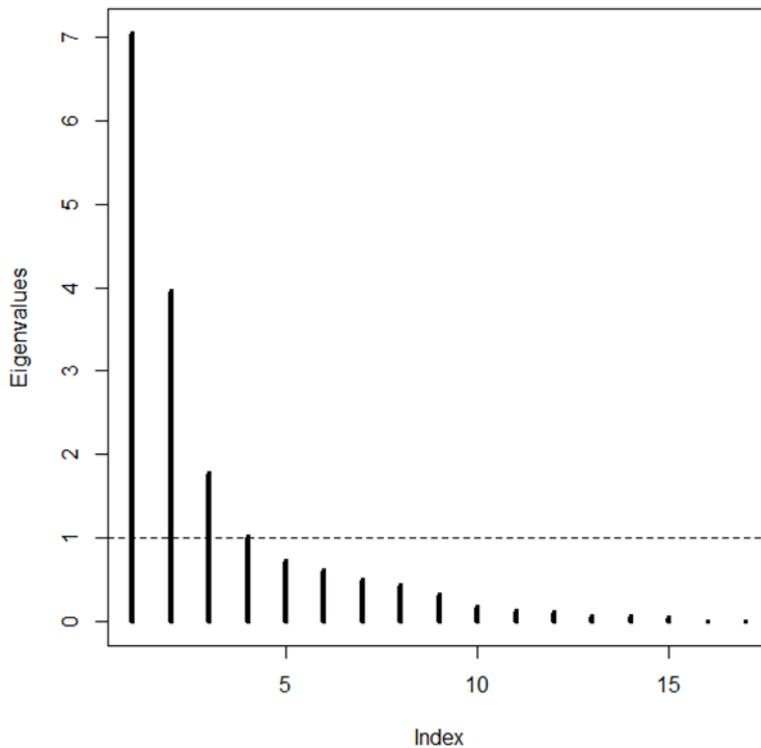
- implications for species distribution modelling. *Biol. Rev.* 88, 15–30.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2012.00235.x>
- Wotzka, H.-P., 2006. Records of activity: radiocarbon and the structure of Iron Age settlement in Central Africa. *Grundlegungen Beitr. Zur Eur. Afr. Archäol. Für Manfred KH Eggert* 271–289.
- Zhang, H., Lu, N., Feng, C., Thurston, S.W., Xia, Y., Zhu, L., Tu, X.M., 2011. On fitting generalized linear mixed-effects models for binary responses using different statistical packages. *Stat. Med.* 30, 2562–2572.

Annexes

Annex 1. Table of physico-chemical properties and associated methods (adapted from Pansu and Gautheyrou, 2006) (Appendix A).

Variables	Methods
Clay (%)	Wet sieving, pipette method after destruction of the organic matter by hydrogen peroxide (H ₂ O ₂) and dispersion of the clay by sodium citrate.
Sand (%)	
Silt (%)	
pH-H ₂ O	pH-H ₂ O and electrical conductivity were measured with glass electrodes (Mettler-Toledo) and a conductivity meter (VWR EC300) respectively on a soil: deionised water 1:5 suspension.
Electrical conductivity (EC) [$\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$]	
pH-Cohex	pH obtained by extraction of a cobaltihexamine salt solution
Plant-available elements: Ca, Mg, K, Al, Fe, Mn, P and Zn ($\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$)	The available elements (Ca, Mg, K, Al, Fe, Mn, P and Zn) were extracted with 0.5 M EDTA 0.03 M ammonium acetate at pH 4.65 and measured by Inductively Coupled Plasma Optical Emission Spectroscopy (ICP-OES) with a CCD detector (Varian, Vista MPX).
Cation exchange capacity (CEC) [$\text{cmolc}\cdot\text{kg}^{-1}$]	The cation exchange capacity (CEC) was determined by molar ammonium acetate at pH 7 and was calculated as the sum of the concentrations of exchangeable Ca, K, Mg and titrated Al (Alexch).
Total nitrogen (N)	Measured by flash combustion at 1350°C in a CN elemental analyser (Dumas method, ISO 10694).
Organic matter (OM) [%]	The organic matter content was calculated by the mass loss of a sample from an ash dried at 550°C.
Charcoal (g)	Total mass of charcoal from each dig site.

Annex 2. The eigenvalue graph (screeplot); the x-axis represents the number of axes (Index) and the y-axis the eigenvalues. The axes with an eigenvalue above the mean (equal to 1 in the case of a standardized value analysis) were retained (Appendix B).



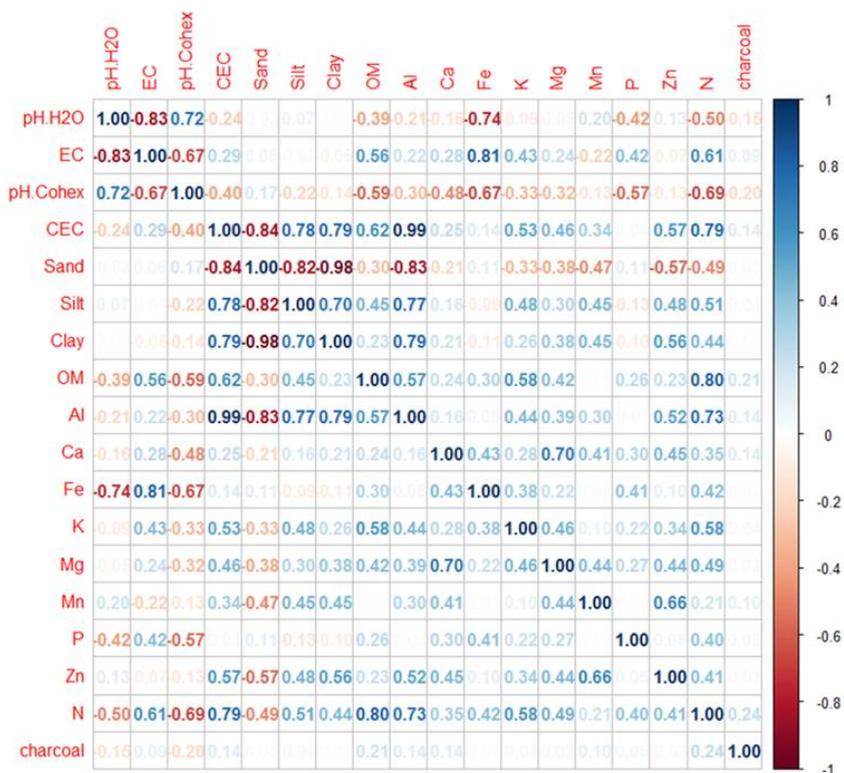
Annex 3. Contribution of soil variables on the PCA axes (Appendix C).

Variables	Axis.1	Axis.2	Axis.3	Axis.4
pH-H2O	2.1	14.2	3.1	17.7
Electrical conductivity (EC)	3.2	15.6	1.6	0.0
pH-Cohex	5.7	9.0	0.2	4.6
CEC	11.8	1.6	3.8	0.2
Sand	7.8	8.2	1.0	4.0
Silt	7.3	6.0	2.3	0.3
Clay	6.9	7.7	0.6	6.9
OM	7.3	1.9	4.1	13.5
Al	10.2	2.4	6.2	0.5
Ca	3.7	0.8	27.7	0.0
Fe	2.3	13.9	1.8	3.5
K	6.0	0.4	0.1	33.6
Mg	5.8	0.0	14.5	8.4
Mn	2.6	4.7	18.7	6.1
P	1.1	8.4	3.7	0.1
Zn	5.4	3.8	9.3	0.2
N	11.1	1.5	1.4	0.6

Annex 4. Summary of physical and chemical properties (averages \pm SD) as a function of sites (with *C. gabunensis* vs control) for the 0 – 20 cm layer (Appendix D).

Soil properties	<i>C. gabunensis</i>	Control	P values Kruskal- Wallis test
pH-H₂O	3.87 \pm 0.09	4.05 \pm 0.15	p < 0.05
EC (μS.cm⁻¹)	76.75 \pm 16.08	52.05 \pm 11.60	p < 0.05
pH-Cohex	3.16 \pm 0.12	3.25 \pm 0.09	p < 0.05
CEC (cmolc.kg⁻¹)	3.75 \pm 0.93	2.80 \pm 1.58	p < 0.05
Sand (%)	69.45 \pm 6.82	70.15 \pm 12.24	p > 0.05
Silt (%)	7.30 \pm 1.56	6.55 \pm 3.27	p > 0.05
Clay (%)	23.5 \pm 6.24	23.01 \pm 9.30	p > 0.05
OM (%)	2.90 \pm 0.97	1.70 \pm 0.98	p < 0.05
Al (μg.g⁻¹)	261 \pm 71.81	196.5 \pm 114.53	p < 0.05
Ca (μg.g⁻¹)	11.05 \pm 5.65	10.40 \pm 4.56	p > 0.05
Fe (μg.g⁻¹)	9.45 \pm 3.04	6.05 \pm 2.55	p < 0.05
K (μg.g⁻¹)	52.25 \pm 21.56	32.20 \pm 23.11	p < 0.05
Mg (μg.g⁻¹)	7.15 \pm 2.58	6.90 \pm 2.11	p > 0.05
Mn (μg.g⁻¹)	0.41 \pm 0.49	0.99 \pm 0.60	p < 0.05
P (μg.g⁻¹)	0.24 \pm 0.11	0.16 \pm 0.09	p < 0.05
Zn (μg.g⁻¹)	0.25 \pm 0.11	0.90 \pm 0.15	p > 0.05
N	0.14 \pm 0.03	0.09 \pm 0.04	p < 0.05

Annex 5. Correlation matrix of environmental variables (Appendix E).



Annex 6. Table of posterior probabilities of membership of the sample sites according to the two groups formed from the LDA (Appendix F).

ID	Probability of Control	Probability of <i>C. gabunensis</i>
C.g2	3.191049e-03	0.996808951
C.g3	5.544686e-03	0.994455314
C.g4	1.095549e-02	0.989044515
C.g5	2.773297e-02	0.972267031
C.g6	5.431429e-02	0.945685706
C.g8	1.145275e-02	0.988547253
C.g9	1.616860e-01	0.838313951
C.g13	4.141010e-01	0.585898961
C.g14	1.439339e-01	0.856066105
C.g19	4.211462e-01	0.578853845
C.g22	5.740191e-01	0.425980907
C.g25	6.100498e-05	0.999938995
C.g27	5.600344e-01	0.439965610
C.g33	3.344969e-01	0.665503118
C.g35	5.780943e-02	0.942190574
C.g37	2.760346e-01	0.723965403
C.g38	6.277792e-01	0.372220794
C.g40	2.003781e-01	0.799621930
C.g45	2.973803e-02	0.970261973
C.g50	2.105659e-01	0.789434098
T1	9.948559e-01	0.005144092
T2	9.802731e-01	0.019726935
T3	7.717902e-01	0.228209832
T4	5.042571e-01	0.495742871
T5	8.558252e-01	0.144174777
T6	9.956926e-01	0.004307383
T7	9.688848e-01	0.031115233
T8	8.727353e-01	0.127264707
T9	7.699795e-01	0.230020466
T10	9.931042e-01	0.006895751
T11	9.782979e-01	0.021702110
T12	4.764739e-01	0.523526081
T13	9.601498e-01	0.039850158
T14	9.881275e-01	0.011872542
T15	9.560959e-01	0.043904126
T16	1.990767e-01	0.800923347
T17	8.503377e-01	0.149662268
T18	8.230522e-01	0.176947756
T19	9.119999e-01	0.088000115
T20	8.684147e-01	0.131585337

Annex 7. Correlation of LD1 with the variables (Appendix G).

Variable	Correlation Coefficient
pH-Cohex	0.02
Clay	0.18
OM	0.46
Ca	-0.27
Fe	0.61
K	0.34
Mn	-0.68
P	0.48
Zn	-0.08
Charcoal	0.46

Annex 8. Average height and diameter and associated standard errors as a function of time steps. F and C = Fertilizer and biochar (Table A1).

Treatment	Time (Months)	Mean Height (cm)	Standard Error	Mean Diameter (cm)	Standard Error
Control	0	64.04	1.65	0.49	0.01
Fertilizer	0	63.00	1.40	0.49	0.01
F and C	0	66.17	1.37	0.51	0.01
Control	6	69.18	2.83	0.64	0.02
Fertilizer	6	77.19	3.95	0.75	0.03
F and C	6	81.44	3.43	0.81	0.03
Control	12	84.48	4.75	0.78	0.02
Fertilizer	12	91.31	4.69	0.91	0.04
F and C	12	92.65	4.26	0.92	0.03
Control	18	99.05	6.52	0.85	0.03
Fertilizer	18	100.87	5.22	0.96	0.04
F and C	18	113.84	5.76	0.97	0.04

Annex 9. Effect of treatments on seedling performance**Table A2.** Effect of treatment on the growth rate in plant height.

	npar	AIC	BIC	logLik	Deviance	Chisq	Df	Pr(>Chisq)
m0	6	8645.6	8674.3	-4316.8	8633.6	/	/	/
m1	8	8645.4	8683.8	-4314.7	8629.4	4.1841	2	0.1234

Table A3. Effect of treatment on the growth rate in plant diameter.

	npar	AIC	BIC	logLik	Deviance	Chisq	Df	Pr(>Chisq)
m2	6	-334.86	-306.07	173.43	-346.86	/	/	/
m3	8	-342.73	-304.34	179.36	-358.73	11.87	2	0.002645

Table A4. Effect of light on the growth rate in plant height.

	npar	AIC	BIC	logLik	Deviance	Chisq	Df	Pr(>Chisq)
m4	7	8647.0	8680.6	-4316.5	8633.0	/	/	/
m5	8	8648.8	8687.2	-4316.4	8632.8	0.183	1	0.6688

Table A5. Effect of light on the growth rate in plant diameter.

	npar	AIC	BIC	logLik	Deviance	Chisq	Df	Pr(>Chisq)
m6	7	-346.23	-312.64	180.11	-360.23	/	/	/
m7	8	-369.25	-330.87	192.63	-385.25	25.027	1	5.652×10^{-7}

Annex 10. List of detected species with the IUCN status ('Least Concern' [LC], 'Near Threatened' [NT], 'Vulnerable' [VU], 'Endangered' [EN], or 'Critically Endangered' [CR]), and number of detections by species (Table A6).

Species	IUCN Status	No. of Detections
<i>Philantomba monticola simpsoni</i> Thunberg, 1789	LC	4
<i>Cephalophus ogilbyi crusalbus</i> Grubb, 1978	NT	9
<i>Cephalophus silvicultor</i> Afzelius, 1815	NT	76
<i>Cephalophus</i> sp.	/	146
<i>Pan troglodytes troglodytes</i> Blumenbush, 1775	NT	47
<i>Civettictis civetta</i> Schreber, 1776	LC	20
<i>Loxodonta cyclotis</i> Matschie, 1900	CR	64
<i>Genetta</i> sp.	/	15
<i>Gorilla gorilla gorilla</i> Savage, 1847	CR	14
Unidentified bird species	/	4
<i>Panthera pardus pardus</i> Linnaeus, 1758	VU	2
<i>Potamochoerus porcus</i> Linnaeus, 1758	LC	4
<i>Syncerus caffer nanus</i> Boddaert, 1785	NT	13

Annex 11. List of detected species with their behaviors (Table A7).

Behaviours	<i>C. silvicultor</i>	<i>Cephalophus sp.</i>	<i>L. cyclotis</i>	<i>G. gorilla</i>
Pulling up a <i>C. gabunensis</i> plant and eat their leaves	-	-	1	-
Circulating	24	27	9	8
Interacting with camera	3	8	2	-
Playing	-	-	1	-
Eating other vegetation	33	71	20	1
Eating <i>C. gabunensis</i> leaves and breaking the plant	-	-	5	-
Eating <i>C. gabunensis</i> leaves without breaking the plant	5	2	13	4
Sniffing other plants and eating their leaves	-	1	-	-
Sniffing other plants without eating	-	1	2	-
Sniffing <i>C. gabunensis</i> plants and eating their leaves	-	-	6	-
Sniffing <i>C. gabunensis</i> plants without eating their leaves	3	6	3	-
Sniffing vegetation on the ground	8	30	1	-
Staying static	-	-	1	1