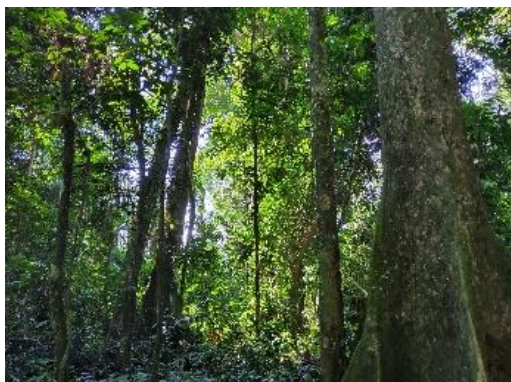


Déforestation, dégradation et reconstitution forestière dans la province de la Tshopo (République démocratique du Congo)



Lisette MANGAZA NONDO

Communauté française de Belgique
Université de Liège – Gembloux Agro-Bio Tech

**Déforestation, dégradation et reconstitution forestière
dans la province de la Tshopo (République
démocratique du Congo)**

Lisette MANGAZA NONDO

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

Promoteur : Pr. Philippe LEJEUNE (ULiège)
Copromoteurs : Pr. Jean-Remy MAKANA (UNIKIS)
Dr. Adeline FAYOLLE (Cirad)

Année civile : 2026

Copyright

Citation : Lisette MANGAZA NONDO (2026). Déforestation, dégradation et reconstitution forestière dans la province de la Tshopo (République démocratique du Congo). Thèse de doctorat, Université de Liège, Gembloux Agro-Bio Tech, Belgique. 160 Pages.

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, Gustave Nondo, un héros parti si tôt

Ma mère, Marthe Wabigwa

Mon cher mari, Germain Batsi

Mon fils, Elier Byamukama

Résumé

Les forêts tropicales du bassin du Congo constituent un réservoir majeur de carbone et de biodiversité à l'échelle mondiale, jouant un rôle déterminant dans la régulation du climat. La République démocratique du Congo (RDC), qui abrite à elle seule environ 60 % de ce massif forestier, est aujourd'hui confrontée à une déforestation et une dégradation forestière en forte accélération depuis 2010. Pourtant, les données empiriques quantifiant l'impact de ces perturbations sur les stocks de carbone, la diversité des arbres et la composition des espèces restent rares dans cette région. De même, les connaissances relatives aux trajectoires de leur reconstitution dans les forêts secondaires et leurs déterminants locaux demeurent limitées.

Cette thèse vise à évaluer l'influence des pressions anthropiques sur la structure, la diversité et la dynamique du couvert forestier (déforestation, dégradation et reconstitution) dans la province de la Tshopo, en RDC. A travers une approche multidisciplinaire intégrée, cette thèse poursuit quatre objectifs spécifiques : (i) évaluer l'impact de l'utilisation des terres sur la biomasse aérienne (AGB) et la diversité dans la réserve de biosphère de Yangambi ; (ii) généraliser cet impact à l'échelle de la province de la Tshopo ; (iii) analyser la dynamique du couvert forestier et leurs déterminants socio-économiques dans la Tshopo ; et (iv) modéliser les trajectoires de reconstitution de l'AGB, de la richesse spécifique et de la composition des espèces en forêts secondaires.

Premièrement, nous avons réalisé les inventaires de terrain dans huit types d'utilisation des terres de la réserve de biosphère de Yangambi (32 parcelles de 0,25 ha). Les forêts matures atteignent des stocks de biomasse aérienne d'environ 380 à 400 Mg ha⁻¹, respectivement dans les forêts matures mixtes et les forêts matures à *Gilbertiodendron dewevrei* (chapitre 2). Leur conversion en autres types d'utilisation des terres entraîne des pertes d'AGB de 50, 70 et 90 % pour les plantations de cacaoyers, caféiers et palmiers à huile respectivement, et de 99 % pour les cultures vivrières. Si la richesse spécifique se reconstitue plus rapidement que la biomasse en jachère, la composition floristique demeure profondément altérée.

Deuxièmement, nous avons généralisé cet impact à l'échelle régionale, pour la province de la Tshopo, à partir d'un réseau plus étendu de 161 parcelles de 0,25 ha (chapitre 3). Ces parcelles étaient établies autour de 27 villages de la province de la Tshopo répartis sur trois axes routiers et jusqu'à 150 km de la capitale, Kisangani, et couvrant dans chaque village six types d'utilisation des terres. Les tendances identifiées à l'échelle locale dans la réserve de biosphère de Yangambi se confirment à l'échelle régionale.

Troisièmement, nous avons suivi la dynamique du couvert forestier, en utilisant des images satellitaires (produits TMF sur la période 1990-2023) et évaluant les déterminants de changements via des enquêtes de terrain (850 ménages interviewés à travers la province, dans 50 villages). L'analyse des paysages forestiers dans la province de la Tshopo a montré que la province a perdu 9,7 % des forêts matures entre 1990 et 2023, soit 1 905 800 ha (chapitre 4). Cette déforestation s'est accélérée depuis 2010, portée par l'expansion urbaine et l'emprise agricole sur les forêts. Les facteurs géographiques et de production, à savoir la proximité à la ville de Kisangani et le capital économique des ménages, sont les principaux déterminants des pratiques agricoles dans la province. Bien que l'agriculture à petite échelle individuelle ait un impact limité sur le couvert forestier, l'effet cumulatif de la conversion saisonnière des terres est substantiel.

Quatrièmement, à l'aide d'une approche bayésienne, nous avons modélisé les trajectoires de reconstitution de l'AGB, de la richesse spécifique et de la composition des espèces dans les forêts secondaires de la Tshopo, le long d'une chronoséquence de 80 parcelles, âgées de 5 à 60 ans (chapitre 5). La vitesse instantanée de reconstitution est la plus élevée pour la richesse spécifique (0.025 an^{-1}), suivie de celle de l'AGB (0.018 an^{-1}), et la plus lente pour la composition des espèces (0.017 an^{-1}). Après 60 ans de reconstitution, la richesse spécifique est rétablie à environ 88 %, l'AGB à environ 69 % et la composition des espèces à 74 %. La vitesse de reconstitution des forêts secondaires de la Tshopo est influencée par des facteurs locaux, paysagers et spatiaux, parmi lesquels les facteurs locaux dominent largement. L'espèce pionnière *Musanga cecropioides* accélérant l'AGB, mais ralentissant significativement la richesse spécifique, tandis que les arbres rémanents constituent le déterminant le plus favorable à tous les trois attributs forestiers.

En conclusion, cette thèse démontre que les pressions anthropiques affectent profondément la structure, la diversité et la dynamique des forêts de la Tshopo. La déforestation s'est accélérée depuis 2010, portée par l'expansion urbaine et l'emprise agricole. La reconstitution des forêts secondaires, bien qu'effective, demeure incomplète et différenciée selon les attributs forestiers, soulignant l'irremplaçabilité des forêts matures pour la conservation du carbone et de la biodiversité. Ces résultats appellent à protéger en priorité les forêts matures, à différencier les stratégies d'intensification agricole selon les contextes locaux, et à valoriser les arbres rémanents comme levier à faible coût et fort impact pour la restauration des paysages forestiers.

Abstract

Tropical forests of the Congo Basin represent a major reservoir of carbon and biodiversity at the global scale, playing a determining role in climate regulation. The Democratic Republic of Congo (DRC), which alone harbors around 60 % of this forest massif, is currently facing accelerating deforestation and forest degradation since 2010. Yet empirical data quantifying the impacts of these disturbances on carbon stocks, tree diversity and species composition remain scarce in this region. Likewise, knowledge of the recovery trajectories of these attributes in secondary forests, and of their local determinants, remains limited.

This thesis aims to assess the influence of anthropogenic pressures on the structure, diversity, and dynamics of forest cover (deforestation, degradation, and recovery) in Tshopo province, DRC. Through an integrated multidisciplinary approach, this thesis pursues four specific objectives: (i) to assess the impact of land-use types on aboveground biomass (AGB) and diversity in the Yangambi Biosphere Reserve; (ii) to generalize this impact at the scale of Tshopo province; (iii) to analyze forest cover dynamics and their socio-economic determinants in Tshopo; and (iv) to model the recovery trajectories of AGB, species richness and composition in secondary forests.

First, field inventories conducted across eight land-use types in the Yangambi Biosphere Reserve (32 plots of 0.25 ha). Mature forests reach AGB stocks of approximately 380 to 400 Mg ha⁻¹ in mixed mature forests and *Gilbertiodendron dewevrei*-dominated forests respectively (chapter 2). Their conversion to other land-use types results in AGB losses of 50, 70 and 90 % for cocoa, coffee and oil palm plantations respectively, and 99% for food crop fields. While species richness recovers more rapidly than biomass following field abandonment, floristic composition remains profoundly altered.

Second, we generalized this impact to the regional scale, for Tshopo province, based on a broader network of 161 plots of 0.25 ha (chapter 3). These plots were established around 27 villages in Tshopo province, distributed along three road axes and up to 150 km from the capital, Kisangani, covering six land-use types in each village. The trends identified at the local scale in the Yangambi biosphere reserve are confirmed at the regional scale.

Third, we monitored forest cover dynamics using satellite imagery (Tropical Moist Forest products, 1990–2023) and assessed the determinants of change through household surveys (850 households interviewed across the region, in 50 villages). Analysis of forest landscapes in Tshopo province showed that the province lost 9.7% of its mature forests between 1990 and 2023, corresponding to 1,905,800 ha (chapter

4). This deforestation accelerated markedly after 2010. The spatial pattern of this loss indicates that urban expansion and agricultural encroachment into forests are the main drivers. Geographic and production factors, namely proximity to Kisangani and household economic capital, were identified as the main determinants of agricultural practices in the province. Although individual small-scale farming has a limited impact on forest cover, the cumulative effect of seasonal land conversion is substantial.

Fourth, using a Bayesian framework, we modelled the recovery trajectories of AGB, species richness and composition in secondary forests of the Tshopo, along a chronosequence of 80 secondary forest plots aged 5 to 60 years (chapter 5). The instantaneous recovery rate was highest for species richness (0.025 yr^{-1}), intermediate for AGB (0.018 yr^{-1}), and slow for species composition (0.017 yr^{-1}). After 60 years of recovery, species richness reached approximately 88 %, AGB reached approximately 69 % and species composition approximately 74 % of old-growth reference values. The recovery rate of secondary forests in the Tshopo province is influenced by local, landscape, and spatial factors, among which local factors predominate: the pioneer species *Musanga cecropioides* accelerated AGB recovery but slowed significantly species richness recovery, while remnant trees were the most favorable determinant of all three forest attributes.

In conclusion, this thesis demonstrates that anthropogenic pressures profoundly affect the structure, diversity, and dynamics of forests in Tshopo province. Deforestation has also accelerated markedly since 2010, driven by urban expansion and agricultural encroachment. It further reveals that, although effective, the recovery of secondary forests remains incomplete and differs across forest attributes, underscoring the irreplaceability of mature forests for carbon and biodiversity conservation. These findings call for prioritizing the protection of mature forests, tailoring agricultural intensification strategies to local contexts, and leveraging remnant trees as a low-cost, high-impact lever for forest landscape restoration.

Remerciements

Ce travail, fruit de plusieurs années de recherche sur le terrain et au labo, dans les forêts tropicales et les jachères, au contact des communautés locales et de la richesse silencieuse des écosystèmes forestiers, n'aurait jamais vu le jour sans le soutien, la confiance et la générosité de nombreuses personnes et institutions. Il porte en lui les empreintes de toutes celles et tous ceux qui m'ont accompagnée, encadrée, soutenue et encouragée tout au long de ce parcours. C'est avec beaucoup d'émotion et de sincérité que je leur adresse ici ma profonde gratitude. Avant toute chose, je rends grâce à l'Éternel Dieu Tout-Puissant, dont la grâce et la providence m'ont soutenue à chaque étape de ce parcours.

Mes premiers remerciements s'adressent à mes promoteurs, **Pr. Philippe Lejeune**, **Pr. Jean-Remy Manaka** et **Dr. Adeline Fayolle**, dont l'encadrement scientifique, la rigueur intellectuelle et la disponibilité ont été déterminants tout au long de ce parcours. Vos conseils avisés, votre patience et votre confiance m'ont guidée à travers les défis de la recherche et m'ont permis de mener ce travail à son terme. Je remercie également le **Pr. Wannes Hubau** pour son encadrement et ses orientations scientifiques, qui ont contribué à la construction de ce travail. Ses conseils avisés et sa disponibilité m'ont permis d'affiner mes analyses tout au long de ce parcours. Je tiens également à exprimer ma sincère gratitude au **Dr. Bruno Hérault**, pour son encadrement, ses conseils éclairés et son soutien précieux durant les dernières étapes de cette thèse. Son expertise et sa disponibilité ont été d'une aide considérable pour finaliser ce travail.

Je remercie chaleureusement l'**Académie de Recherche et d'Enseignement Supérieur (ARES, bourses de mobilité doctorale)**, l'**Agence belge de développement (Enabel, bourse de thèse)** à travers son programme PRECOB, l'**International Foundation for Science (IFS, the Basic Research Grant)** et l'**Ecole régionale postuniversitaire d'aménagement et de gestion intégrés des forêts et territoires tropicaux (ERAIFT, bourse complémentaire de recherche)** à travers le projet Yangambi Pôle Scientifique, pour avoir financé cette thèse. Leur soutien institutionnel et financier a rendu possible cette aventure scientifique, et je mesure chaque jour la chance d'avoir bénéficié de ressources aussi précieuses pour conduire mes recherches.

Je remercie sincèrement mes collaborateurs et partenaires scientifiques et institutionnels qui ont contribué, à divers titres, à l'avancement de cette recherche. Vos échanges, vos expertises et votre engagement commun pour la science forestière tropicale ont enrichi considérablement ce travail. Merci à **Claire Masson** pour sa

contribution à cette thèse à travers son travail de fin d'études portant sur la dynamique des couverts forestiers autour de Kisangani. Son travail a constitué une contribution précieuse à l'avancement de cette recherche.

Je tiens à exprimer ma profonde reconnaissance à mes parents, **Gustave Nondo** et **Marthe Wabigwa**, qui m'ont transmis le goût de l'effort, la persévérance et la conviction que l'éducation est la plus belle des richesses. Leur amour inconditionnel, leurs encouragements constants et leurs sacrifices silencieux ont été le socle sur lequel s'est construit ce travail.

Je remercie du fond du cœur mon cher mari, **Germain Batsi**, mon compagnon de vie et de rêves, pour sa patience infinie, son soutien indéfectible et sa compréhension dans les moments les plus exigeants de ce doctorat. Il a su trouver les mots justes dans les instants de doute et célébrer avec moi chaque petite victoire. Sa présence à mes côtés a été ma plus grande force. Merci également à notre fils, **Elior Byamukama**, ma lumière et mon moteur au quotidien. Chaque jour passé à travailler sur cette thèse, j'avais en tête l'espoir de te montrer qu'avec de la détermination et du courage, tous les rêves sont possibles. Merci pour ta joie de vivre et tes câlins réparateurs.

Ma gratitude va également à toute mon équipe de terrain, **Dieu-donné Kibinda**, **Mbula Mufauwe**, **papa Bonyoma**, **Joseph Otoma**, **Freddy Kamusele**, etc., dont l'engagement, la loyauté et le professionnalisme ont été essentiels à la collecte des données. Travailler à vos côtés, dans des conditions parfois difficiles, a été une expérience humaine et scientifique inoubliable. Votre connaissance du milieu, votre endurance et votre bonne humeur ont largement contribué à la réussite de cette thèse.

Une pensée toute particulière va aux ménages qui ont accepté de nous recevoir et de partager leur temps, leurs savoirs et leurs expériences lors des entretiens. Sans votre générosité et votre confiance, une grande partie de ce travail n'aurait pas été possible. Je remercie également les propriétaires des forêts, des jachères, champs et plantations qui nous ont accordé l'autorisation d'inventorier leurs terres ; votre ouverture et votre sens du partage sont au cœur de cette recherche.

À mes collègues de bureau, **Marjane**, **Noé**, **Modestine** et **Marius**, merci pour l'ambiance stimulante, les discussions scientifiques enrichissantes et les moments de complicité qui ont égayé les longues journées de travail. Votre solidarité et votre bonne humeur ont rendu ce quotidien doctoral bien plus agréable.

À mes frères et sœurs, **Roline**, **Daniel** et **Russel**, merci pour votre affection, votre fierté et votre soutien moral tout au long de cette aventure. Savoir que vous êtes là,

quelles que soient les circonstances, m'a toujours donné la sérénité nécessaire pour avancer.

Enfin, à toute la communauté de la maison Nord-Sud, **Sagesse, Roselande, Léa, Bintou, Naomi, Sorel, Joseph, René-Jubilé, Felana, Nadège**, etc., à mes amis et connaissances, proches et lointains, qui ont jalonné ce parcours de leurs encouragements, de leur curiosité et de leur bienveillance, merci. Vous avez su, chacun à votre manière, me rappeler que la vie est plus grande que la thèse et que les relations humaines en sont la plus belle récompense.

Table des matières

Résumé.....	vii
Abstract.....	ix
Remerciements.....	xi
Table des matières.....	xiv
Liste des figures.....	xvii
Liste des tableaux.....	xix
Liste des abréviations.....	xx
Chapitre 1. Introduction générale	1
1. Forêts tropicales, carbone et biodiversité.....	3
2. L’Afrique centrale : un réservoir majeur de carbone et de biodiversité sous forte pression anthropique	5
2.1. Richesse écologique et dynamiques forestières actuelles.....	5
2.2. Moteurs de déforestation en République démocratique du Congo.....	7
3. Végétation et types d'utilisation des terres de la province de la Tshopo, RDC....	8
4. Impacts de la déforestation et de la dégradation forestière sur les stocks de carbone et la diversité des arbres	10
5. Changements de couvert forestier.....	11
5.1. Suivi du couvert forestier par télédétection: apports et limites	11
5.2. Incertitudes sur la biomasse et les successions forestières	12
6. Trajectoires de reconstitution forestière.....	13
7. Stratégie de recherche	15
Chapitre 2. Impacts du changement d'utilisation des terres sur la biomasse et la diversité dans le paysage forestier de la réserve de biosphère de Yangambi en République démocratique du Congo.....	19
Préambule	20
Résumé.....	21
1. Introduction	22
2. Matériels et méthodes.....	23
2.1. Zone d'étude	23
2.2. Collecte des données	24
2.3. Analyse des données.....	24
3. Résultats	26
3.1. Attributs structuraux	26
3.2. Diversité et composition.....	26
3.3. Pertes de biomasse et de diversité liées au changement d'utilisation des terres.....	29
4. Discussion	33
4.1. Structure, diversité et composition arborée	33
4.2. Trajectoire de conversion (dégradation et déforestation) et reconstitution	34
Conclusion	35

Construction du modèle hauteur-diamètre.	35
Chapitre 3. Carbon stocks and tree diversity across land uses in the inner Congo Basin.....	39
Préambule	40
Abstract.....	41
1. Background & Summary.....	42
2. Methods.....	44
2.1. Study area	44
2.2. Sampling design	44
2.3. Plot installation.....	46
2.4. Inventory	46
3. Data analyses.....	47
Species composition	47
Calculation of structural attributes	48
Calculation of diversity indices.....	48
4. Data Records	49
5. Data overview	50
6. Technical validation.....	55
Age estimates and recovery trajectories.....	55
Crown illumination index and liana infestation	56
7. Usage Notes	58
8. Data Availability	58
9. Code Availability	58
Supplementary Materials	58
Chapitre 4. Dynamics and determinants of forest cover changes in the inner Congo basin	61
Préambule	62
Abstract.....	63
1. Introduction.....	64
2. Material and methods.....	65
2.1. Study area	65
2.2. Data collection.....	66
2.3. Data analysis	68
3. Results.....	70
3.1. Changes in forest cover in the Tshopo province	70
3.2. Agricultural practices in the Tshopo province	71
3.3. Determinants of agricultural practices.....	74
3.4. Stakeholder profiles.....	77
4. Discussion	78
5. Conclusion	84
Supplementary material	85

Chapitre 5. Drivers of forest recovery trajectories in secondary forests across Central Africa.....	93
Préambule	94
Abstract	95
1. Introduction	96
2. Methods.....	98
2.1. Study area	98
2.2. Sampling design and field inventory	98
2.3. Local, landscape, and spatial drivers	99
2.4. Data analysis.....	100
2.5. Modelling framework.....	101
3. Results.....	102
3.1. Inventory data.....	102
3.2. Relative recovery rate during ecological succession	103
3.3. Recovery rate of forest attributes during ecological succession.....	104
3.4. Drivers of recovery rates	105
4. Discussion	106
4.1. Recovery rates across forest attributes	106
4.2. Drivers of recovery rates	108
4.3. Implications for conservation and policy	110
5. Conclusion	111
Supplementary material.....	112
Chapitre 6. Discussion générale.....	115
1. Contributions principales	117
2. Pratiques agricoles et impacts sur le cycle du carbone	118
3. Impacts du changement d'usage des terres sur le carbone et la diversité	120
3.1. Perte de biomasse et de diversité le long du gradient d'utilisation des terres	120
3.2. Plantations de l'INERA Yangambi versus plantations paysannes de la Tshopo : un contraste révélateur	123
4. Trajectoires de reconstitution et décalage de composition.....	126
5. Conclusion et perspectives : valorisation des données et implications pour la recherche et la gestion.....	128
Références.....	133

Liste des figures

Figure 1-1. Distribution mondiale des forêts tropicales, variations des caractéristiques structurales et des conditions environnementales en fonction des régions tropicales	4
Figure 1-2. Ensembles floristiques et fauniques d'Afrique centrale.....	6
Figure 1-3. Les hotspots de déforestation (A) au niveau global, en 2020 (adapté de Pacheco et al. (2021)) et (B) les points majeurs émergents de la perte de forêts mature en RDC, de 2002 à 2023 (Harris et al. 2017).....	12
Figure 1-4. Trajectoire et facteurs de la régénération naturelle des forêts tropicales, et temps de récupération de différents attributs écologiques par rapport à une forêt mature	15
Figure 1-5. Cadre conceptuel de la thèse.....	17
Figure 2-1. Accumulation de la richesse spécifique en fonction du nombre de parcelles (a-f) et du nombre d'arbres (g) pour les différents types d'utilisation des terres.....	27
Figure 2-2. Variation de la composition en espèces d'arbres mise en évidence par l'analyse non symétrique des correspondances (NSCA)	28
Figure 2-3. Relation entre la biomasse aérienne et la densité d'arbres à l'hectare (a), la surface terrière (b), la hauteur de Lorey (c) et la richesse spécifique (d).....	29
Figure 2-S1. Relations allométriques hauteur-diamètre spécifiques aux différents types d'utilisation des terres.....	37
Figure 3-1. Study area.	46
Figure 3-2. Variation in tree species composition as revealed by a Non Symetric Correspondance Analysis (NSCA)	52
Figure 3-3. Effect of land uses on the distribution of Crown illumination index (a) and liana infestation index (b).	57
Figure 4-1. Location of the study area in the DRC (A), in the Tshopo province (B) and around the city of Kisangani (C).....	68
Figure 4-2. Forest cover and forest cover changes across the Tshopo province in the DRC according to the TMF dataset.....	71

Figure 4-3. Agricultural practices in food crop fields (A) and in perennial crop plantations (B) in the Tshopo Province..... 73

Figure 4-4. Multivariate relationships between agricultural practices for food crop fields and proximity to Kisangani city..... 74

Figure 4-5. Stakeholder profiles based on production factors, including access to land, economic capital (main activity) and labour use..... 78

Figure 4-S1. Annual forest cover loss in the Tshopo province, DRC between 1990 and 2023 (A), and rate of annual forest cover loss by decades (B)..... 91

Figure 5-1. Trajectories of relative recovery rates (%) of aboveground biomass (AGB), species richness observed, and species composition during ecological succession when compared to the old-growth mature forest nearby (sampled in the same village)..... 104

Figure 5-2. Standardized effect (β , on the log scale of the recovery rate) of seven covariates on the instantaneous recovery rate of AGB, species richness, and species composition 106

Figure 5-S1. Instantaneous recovery rate of AGB, species richness and composition during ecological succession..... 112

Figure 6-1. Perte de biomasse et de la richesse spécifiques lors de la conversion d’une forêt mature en un autre type d’utilisation des terres dans la réserve de biosphère de Yangambi, et leur reconstitution après abandon..... 122

Liste des tableaux

Tableau 2-1. Attributs structuraux et indices de diversité par types d'utilisation des terres.....	31
Tableau 2-S1. Ajustement des modèles allométriques hauteur-diamètre sans et avec effet du type d'utilisation des terres.....	36
Table 3-1. Mean values ($\pm$ standard deviation) of structural attributes and diversity indices by land-use types in the Tshopo province.....	53
Table 3-S1. Median [interquartile range, Q25–Q75] of structural attributes and diversity indices by land-use type, complementing the mean $\pm$ SD values reported in Table 3-1	58
Table 3-S2. Chao1 bias-corrected richness estimator (Chao 1987) by land-use type, pooling individuals across plots within each type. f1 and f2 are the numbers of singleton and doubleton species, respectively.....	59
Table 4-1. Determinants of agricultural practices in food crop fields (n = 850 respondents)	75
Table 4-2. Determinants of agricultural practices in perennial crop plantations (n = 850 respondents)	76
Table 4-S1. Drivers of agricultural practices in food crop fields (socio-economic factors. production factors. geographical factors and cultural factors) in the Tshopo province.....	86
Table 4-S2. Drivers of agricultural practices in perennial crop plantations (socio-economic factors. production factors. geographical factors and cultural factors) in the Tshopo province.....	89
Table 5-1. Socio-economic and environmental variables used to predict recovery trajectories in secondary forests of the Tshopo province.	100
Table 5-2. Values of parameters of the recovery trajectories models for the three forest attributes (AGB, species richness and species composition)	105
Table 5-S1. Temporal variation in the instantaneous recovery rates of AGB, species richness, and species composition during secondary forest succession in the Tshopo Province, DRC (median [95% CI]).	113

Liste des abréviations

AGB	:	Aboveground biomass
AIC	:	Akaike information criterion
ANOVA	:	Analysis of Variance
CAF	:	Plantation de caféiers
CCO	:	Cocoa plantation / Plantation de cacaoyers
DBH	:	Diameter at Breast Height
FAO	:	Food and Agriculture Organization
FCP	:	Food crop field
FMX	:	Forêt mature mixte
FSC	:	Forêt secondaire
GIL	:	Forêt mature à <i>Gilbertiodendron dewevrei</i>
JCH	:	Jachère
JRC	:	Joint research centre – european commission
INERA	:	Institut national pour l'étude et la recherche agronomique
MAN	:	Champs de cultures vivrières (manioc).
MXF	:	Mixed old-growth forest
NSCA	:	Non-symmetric correspondence analysis
OFL	:	Old fallow
PLM	:	Oil palm plantation / Plantation de palmiers à huile
RDC	:	République démocratique du Congo
REDD+	:	Reducing Emissions from Deforestation and Forest Degradation
RMSE	:	Root mean squared error
SCF	:	Secondary forest
WRI	:	World resources institute
YFL	:	Young fallow

Chapitre 1

Introduction générale



1. Forêts tropicales, carbone et biodiversité

Les forêts tropicales sont des écosystèmes structurellement complexes, riches en carbone et en biodiversité (Pan et al. 2011; Marquant et al. 2015). Elles représentent environ 10 % des terres émergées (Lewis 2006), mais stockent 56 % du carbone forestier mondial (Pan et al. 2011), dont une part importante est considérée comme irrécupérable à l'horizon de 30 ans en cas de perte (Goldstein et al. 2020). Par ailleurs, les forêts tropicales abritent plus de la moitié de la biodiversité végétale mondiale (Marquant et al. 2015) et fournissent une multitude de services écosystémiques. Un service écosystémique majeur fourni par les forêts tropicales est leur capacité à agir comme un puits de carbone, compensant ainsi (en partie) les émissions de CO₂ (Pan et al. 2011, 2024) qui ne cessent d'augmenter (van der Werf et al. 2009; Friedlingstein et al. 2023). Cette fonction de puits reste néanmoins limitée (Hubau et al. 2020) et peut être temporairement inversée lors d'anomalies climatiques extrêmes (Phillips et al. 2009).

Bien qu'elles partagent des caractéristiques communes (Richards 1973), les forêts des différentes régions tropicales ne sont pas nécessairement identiques, tant du point de vue structurel qu'environnemental (Figure 1-1). Les stocks de carbone par hectare contenus dans les forêts tropicales d'Afrique et d'Asie du Sud-Est sont plus importants que ceux contenus dans les forêts tropicales d'Amérique (Sullivan et al. 2017). Cette différence est associée à une plus forte densité des grands arbres (Slik et al. 2013) et à une plus grande hauteur des arbres pour un même diamètre (Banin et al. 2012).

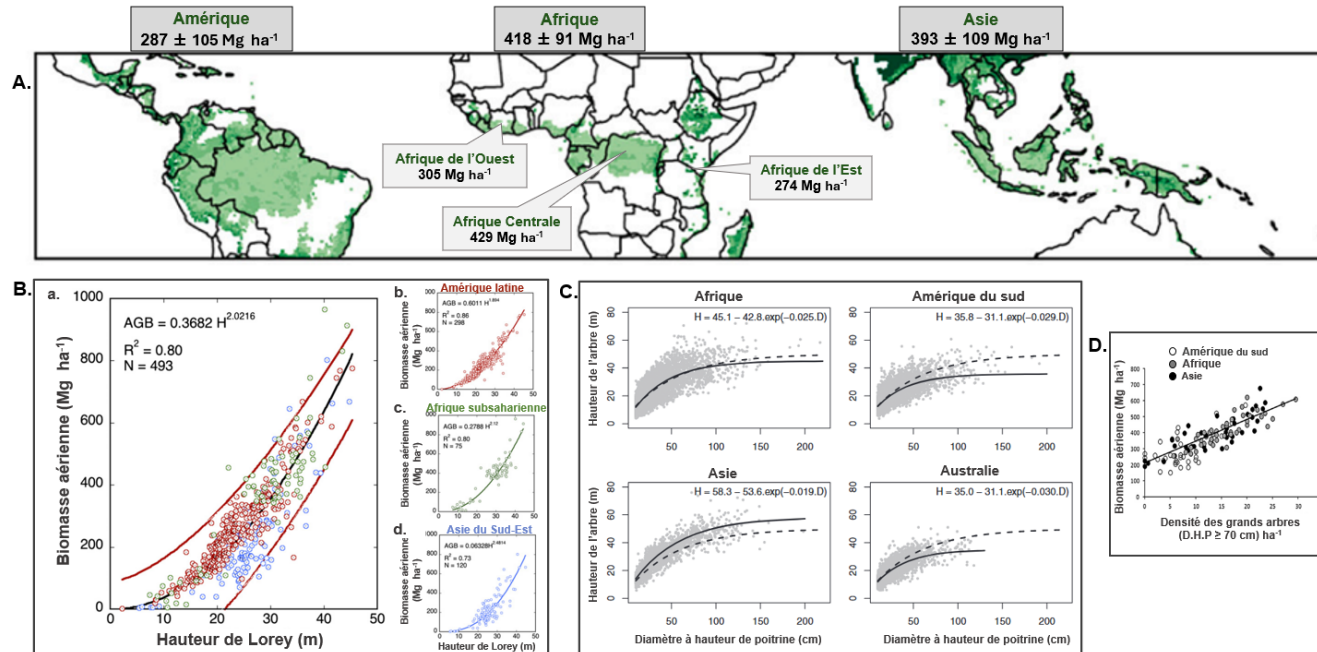


Figure 1-1. Distribution mondiale des forêts tropicales, variations des caractéristiques structurales et des conditions environnementales en fonction des régions tropicales. (A) Distribution géographique, et variations régionales de la biomasse aérienne par hectare (moyenne par région), et des conditions environnementales. L'intensité du vert représente la dissimilarité climatique minimale entre chaque cellule et la placette du réseau ForestPlots.net la plus proche climatiquement, calculée comme la distance euclidienne sur quatre variables standardisées par leur écart-type : température annuelle moyenne, saisonnalité thermique, précipitations annuelles moyennes et saisonnalité des précipitations (ForestPlots.net et al. 2021). (B) Relation entre la hauteur de Lorey et la biomasse aérienne extraite de Saatchi et al. (2011). (C) Relation entre le diamètre à hauteur de poitrine et la hauteur des arbres extraite de Banin et al. (2012). (D) Relation entre la densité des grands arbres (DHP ≥ 70 cm) et la biomasse aérienne extraite de Slik et al. (2013).

2. L'Afrique centrale : un réservoir majeur de carbone et de biodiversité sous forte pression anthropique

2.1. Richesse écologique et dynamiques forestières actuelles

L'Afrique centrale abrite le deuxième plus grand massif continu de forêts tropicales au monde, après l'Amazonie. Ces forêts hébergent des espèces animales emblématiques, comme l'éléphant de forêt et les grands singes. La région est par ailleurs structurée en grands ensembles floristiques et fauniques, groupés en types forestiers (Réjou-Méchain et al. 2021) et en zoorégions (Fonteyn et al. 2023), qui présentent une forte convergence spatiale (Figure 1-2). Les forêts d'Afrique centrale jouent également un rôle important dans le stockage de carbone global, en raison de leur grande étendue et de leur forte biomasse moyenne (Lewis et al. 2013; Hubau et al. 2020), ainsi que dans la régulation climatique du continent (Nyasulu et al. 2024).

La République démocratique du Congo (RDC) possède environ 60% du massif forestier du bassin du Congo (De Wasseige et al. 2015). Positionnée au cinquième rang mondial pour la diversité végétale et animale (Debroux et al. 2007), les forêts de la RDC constituent un réservoir unique de biodiversité pour de nombreux groupes taxonomiques (Libalah et al. 2026). Ces forêts jouent également un important rôle socio-économique, car la grande majorité de la population congolaise dépend de la forêt pour sa subsistance et le maintien de ses traditions culturelles (Debroux et al. 2007).

Toutefois, malgré leur importance, les forêts tropicales d'Afrique centrale en général et celles de la RDC en particulier restent sous-échantillonnées par rapport à l'Amazonie ou à l'Asie du Sud-Est. Ce manque de données et d'investissements en recherche a été récemment souligné (White et al. 2021). Il limite la compréhension fine des stocks de carbone et de la diversité de ces forêts (Verbeeck et al. 2011).

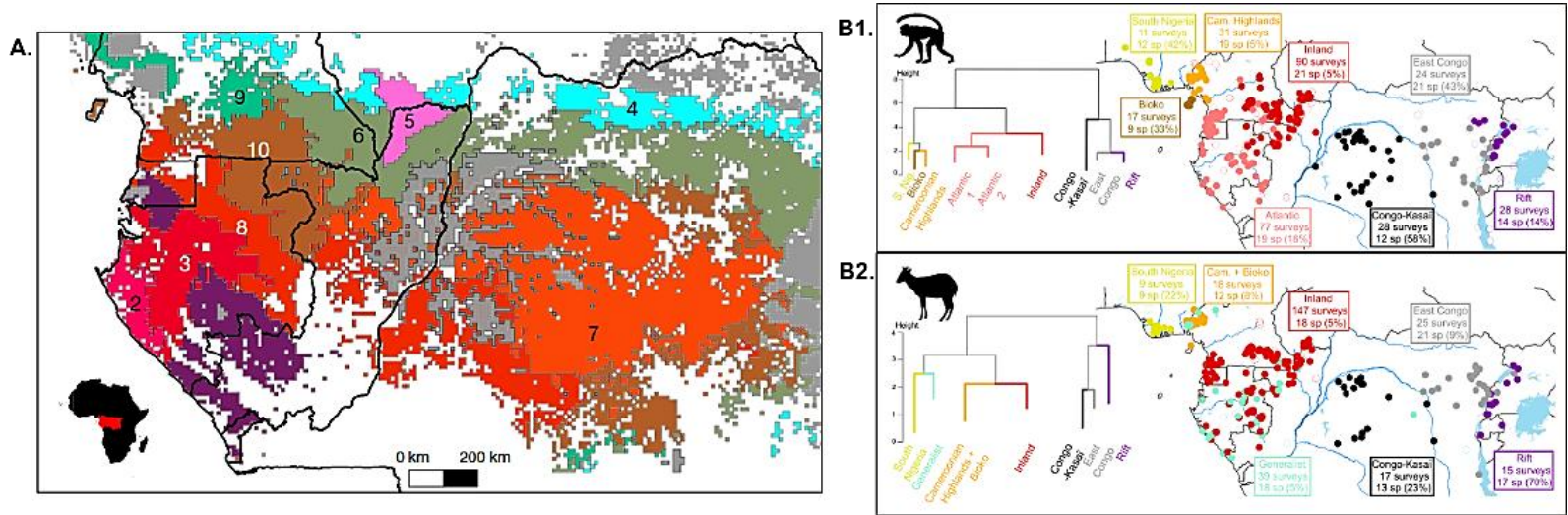


Figure 1-2. Ensembles floristiques et fauniques d'Afrique centrale. (A) Les types forestiers d'Afrique centrale de Réjou-Méchain et al., 2021 incluent : 1 = forêt atlantique sempervirente des hautes terres, 2 = forêt atlantique sempervirente côtière, 3 = forêt atlantique sempervirente de l'intérieur, 4 = forêt semi-décidue de la marge nord, 5 = forêt sempervirente à semi-décidue sur grès, 6 = forêt semi-décidue, 7 = forêt sempervirente du centre du massif, 8 = forêt sempervirente variée, 9 = forêt semi-décidue dégradée, 10 = forêt de transition entre sempervirente et semi-décidue. (B) Les zoorégions d'Afrique centrale d'après Fonteyn et al., 2023. Les grandes zones ensembles représentés ici ne concerne que les districts zoogéographiques pour les primates et les artiodactyles dans les forêts d'Afrique centrale, les seules disponibles à ce jour dans la région. Les dendrogrammes illustrent les liens entre les districts, qui sont également représentés sur la carte. Les cercles pleins et vides correspondent respectivement à des scores de silhouette supérieurs et inférieurs à 0,2. Le pool d'espèces, la proportion d'espèces indicatrices (en considérant les indicateurs stricts, non combinés avec d'autres districts) et le nombre d'études (avec un score de silhouette > 0,2) sont indiqués pour chaque district.

Les forêts tropicales africaines ne restent pas intactes, car il existe de nombreuses traces d'occupation humaine ancienne (Morin-Rivat et al. 2017; Oslisly et al. 2026). Ces forêts sont aujourd'hui menacées par la défaunation (Malhi et al. 2014) et subissent une forte dégradation (Pearson et al. 2017) et une déforestation croissante, causées par les activités anthropiques (Mayaux et al. 2013; Moonen et al. 2019). Cependant, la déforestation a longtemps été sous-estimée car c'est un phénomène à petite échelle, souvent en mosaïque, difficile à capter par télédétection classique (Vancutsem et al. 2021). Ce modèle de déforestation pourrait bientôt changer, car la pression démographique croissante et les besoins alimentaires de plus en plus importants (Ickowitz et al. 2015) poussent la population à défricher des étendues de plus en plus grandes (Defourny et al. 2011). Les récentes études ont révélé que l'Afrique est actuellement devenue le continent présentant le taux de déforestation annuel le plus élevé, avec une perte nette de 3,9 millions d'hectares de forêt par an entre 2010 et 2020 (FAO 2020b). Le bassin du Congo est devenu le massif continu des forêts tropicales le plus menacé, et la situation devrait s'aggraver à l'avenir (Abernethy et al. 2016). Depuis 2010, une déforestation et une dégradation massives des forêts ont été observées en particulier en RDC (Vancutsem et al. 2021), avec un taux de déforestation annuel sans précédent, estimé entre 500 000 et 1,1 million d'hectares entre 2010 et 2020, selon le WRI et la FAO, respectivement. La RDC est devenue le deuxième pays au monde après le Brésil, avec la plus grande superficie de forêt perdue (FAO 2020b; WRI 2025). Les nouvelles approches permettant de détecter des perturbations plus fines, viennent encore accentuer ce constat (Xu et al. 2026).

2.2. Moteurs de déforestation en République démocratique du Congo

Les moteurs de déforestation varient en fonction des conditions géographiques, économiques, des conditions démographiques, de l'histoire du développement, et des facteurs politiques et institutionnels actuels (Gillet et al. 2016; Tyukavina et al. 2018). En RDC, les principaux moteurs directs sont, par ordre décroissant d'importance, l'agriculture à petite échelle, l'exploitation artisanale du bois, la récolte de bois de chauffage et la production de charbon de bois, l'exploitation minière et les feux de brousse (Ickowitz et al. 2015; Molinario et al. 2015; Ladewig et al. 2024). L'agriculture à petite échelle pour les produits agricoles représente 92 % de la perte forestière dans le pays (Tyukavina et al. 2018; Vancutsem et al. 2021). Des moteurs indirects comme la croissance démographique jouent également un rôle important, étant donné que la RDC est le pays le plus peuplé d'Afrique centrale, avec 105 millions d'habitants actuellement (The World Bank Group 2023). La déforestation en RDC se

produit principalement autour des centres urbains (Akkermans et al. 2013; Balandi et al. 2024) et le long des axes routiers et des fleuves (Potapov et al. 2012; Shapiro et al. 2023). Cela induit un modèle spatial d'utilisations mixtes des terres qui a été qualifié de « complexe rural », consistant en une mosaïque de champs de cultures vivrières productives et de plantations de cultures pérennes, de jachères, de parcelles de forêt secondaire en régénération et, dans une moindre mesure, d'habitations (Molinario et al. 2015; Shapiro et al. 2023).

Si l'agriculture à petite échelle est le moteur direct le plus important de la déforestation en RDC, elle joue parfois aussi un rôle précurseur. Comme observé en Afrique de l'Ouest et de l'Est, les parcelles vivrières ouvertes par les ménages peuvent ensuite être converties en cultures pérennes ou en plantations agro-industrielles (cacao, palmier à huile), initiant une déforestation en cascade plutôt qu'une conversion directe et définitive (Renier et al. 2025). D'autres moteurs, tels que la demande urbaine et les investissements directs étrangers, l'urbanisation et les infrastructures routières contribuent également à la déforestation et à la dégradation forestière.

La province de la Tshopo, située au nord-est de la RDC, est l'une des zones récemment affectées par des grandes pertes de couvert forestier, dans une dynamique forestière accélérée (WRI 2025). Elle constitue la plus grande province de la RDC en termes de superficie, couvrant 200 240 km², soit 8,5 % de la superficie du pays (Moonen et al. 2016). La déforestation se concentre principalement autour des grandes agglomérations comme la ville de Kisangani et le long des axes routiers (Akkermans et al. 2013; Balandi et al. 2024), formant un gradient décroissant d'impact anthropique, principalement les activités agricoles, à mesure que l'on s'éloigne des centres urbains et des infrastructures de transport. La déforestation dans la province de la Tshopo est principalement causée par la multiplication de petites exploitations agricoles de moins de 2 ha (Tyukavina et al. 2018). L'effet cumulatif de ces conversions individuellement modestes devient substantiel à l'échelle du paysage, d'autant plus que le système d'agriculture itinérante implique un renouvellement constant des terres cultivées (Van Vliet et al. 2012).

3. Végétation et types d'utilisation des terres de la province de la Tshopo, RDC

La province de la Tshopo est principalement couverte par la forêt tropicale humide (87 %, Vancutsem et al. 2021). Les zones agricoles occupent environ 10 % de la superficie de la province, et sont principalement situées le long des routes, des rivières et à proximité des grandes villes (Omasombo et al. 2020; Balandi et al. 2024). Le

paysage forestier de la province est organisé selon un gradient d'utilisation des terres de type « complexe rural » d'Afrique centrale (Molinario et al. 2015; Shapiro et al. 2023). Ce gradient alterne forêts matures (mixtes ou monodominantes à *Gilbertiodendron dewevrei* (De Wild.) J.Léonard), forêts secondaires en régénération, jachères d'âges variés, champs de cultures vivrières (principalement manioc, riz, maïs et banane) et plantations de cultures pérennes (cacaoyers, caféiers, palmiers à huile) (Lejoly et al. 2010; Bolakonga et al. 2017; Moonen et al. 2019).

La forêt mature mixte (type 7 de la classification de Réjou-Méchain et al. (2021), Figure 1-2) présente une canopée fermée, plus hétérogène et stratifiée, avec une diversité d'espèces émergentes de tailles et de formes de couronne variées. Elle possède une riche diversité spécifique et fonctionnelle, dominée par les familles des Fabaceae, des Rubiaceae et des Euphorbiaceae, sans qu'aucune espèce n'y soit nettement prédominante (Hart et al. 1989; Karsenty et al. 2017). *Scorodophloeus zenkeri* Harms, *Panda oleosa* Pierre et *Staudtia kamerunensis* Warb. figurent parmi les espèces les plus abondantes, la première étant elle-même caractéristique des forêts matures denses non inondables de la région de Kisangani (Vanden Abeele et al. 2021).

La forêt mature monodominante à *G. dewevrei* (« forêt à mbau ») consiste en un peuplement monodominant, dans lequel *G. dewevrei* contribue à plus de 50 % de la surface terrière et de la densité de tiges (Hart et al. 1989; Karsenty et al. 2017). La canopée est fermée, dense et quasi uniforme, dominée par une seule strate d'émergents de la même espèce. Dans les strates inférieures, moins diversifiée qu'en forêt mixte, subsistent des espèces comme *Baikiaea insignis* Benth. et *Cleistanthus mildbraedii* Jabl.

Par ailleurs, les espèces caractéristiques des forêts matures de la région — notamment celles associées aux forêts mixtes et aux forêts monodominantes à *G. dewevrei* — partagent des traits fonctionnels communs : bois dense, croissance lente et graines lourdes, qui les distinguent nettement du cortège pionnier héliophile colonisant les jachères (Karsenty et al. 2017; Hall et al. 2020).

Les champs de cultures vivrières, principalement dédiés au manioc, au riz, au maïs, à la banane et à l'arachide, résultent du défrichement de la forêt (mature ou secondaire) ou d'une jachère par abattis-brûlis. Ils sont cultivés pendant un à quelques cycles agricoles avant d'être abandonnés (Ickowitz et al. 2015; Tyukavina et al. 2018; Moonen et al. 2019). Cet abandon répond le plus souvent à un déclin progressif de la fertilité du sol et à une pression croissante des adventices après quelques cycles de culture (Moonen et al. 2019). La remise en jachère permet ainsi une restauration

partielle de la fertilité par accumulation de matière organique. Le choix du moment de l'abandon dépend aussi de contraintes de main-d'œuvre disponible pour désherber des parcelles de moins en moins productives, et parfois de logiques de rotation préétablies au sein du ménage plutôt que d'un simple épuisement constaté du sol (Van Vliet et al. 2012; Jakovac et al. 2021).

Après abandon, les parcelles évoluent en jachères dont la physionomie varie selon l'âge. Les jeunes jachères sont dominées par une strate herbacée, arbustive et arborée pionnière, notamment *Musanga cecropioides* R. Br., espèce héliophile à croissance rapide et à bois de faible densité caractéristique des premiers stades de la succession en Afrique centrale (Van Hoof 2011; Bolakonga 2013). Dans les jachères plus âgées (vieilles jachères), il s'observe une installation progressive des espèces tolérantes à l'ombrage, développant une strate arborée fermée qui se rapproche structurellement de la forêt secondaire (Chazdon et al. 2016).

Les forêts secondaires, issues d'un abandon agricole plus ancien, sont progressivement recolonisées par des espèces héliophiles longévives, comme *Petersianthus macrocarpus* (P. Beauv.) Liben, puis par des espèces tolérantes à l'ombrage. Elles présentent une structure forestière et une richesse spécifique qui se rapprochent de celles de la forêt mature (Makelele et al. 2021).

Enfin, les plantations de cultures pérennes présentent des structures végétales variées selon la culture, le mode d'installation et le mode de gestion. Les plantations de palmiers à huile sont installées à ciel ouvert et forment une strate arborée monospécifique dense. Les plantations de caféiers sont généralement établies sous ombrage d'arbres forestiers conservés ou à ciel ouvert. Les plantations de cacaoyers, quant à elles, sont installées soit à ciel ouvert, soit sous couvert de palmiers à huile, soit sous ombrage d'arbres forestiers conservés (Bolakonga 2013; Batsi et al. 2021).

4. Impacts de la déforestation et de la dégradation forestière sur les stocks de carbone et la diversité des arbres

La déforestation désigne la conversion de forêts à d'autres usages, qu'elle soit d'origine humaine ou non (FAO 2020b), tandis que la dégradation des forêts désigne la réduction de la capacité d'une forêt à produire des biens et services (ITTO 2002). La déforestation et la dégradation forestière entraînent des pertes substantielles des stocks de carbone et des modifications de la diversité dans les forêts tropicales (Gibson et al. 2011; Baccini et al. 2017). L'ampleur de ces impacts varie considérablement selon le type et l'intensité de la perturbation. Spécifiquement, la conversion des forêts

tropicales en terres agricoles provoque des pertes de carbone quasi-totales (Don et al. 2011; Houghton 2012), tandis que la conversion en systèmes agroforestiers peut conserver une fraction du stock de carbone initial (Ziegler et al. 2012; De Beenhouwer et al. 2013). Ces perturbations affectent également la diversité forestière (Gibson et al. 2011). Lorsque les terres perturbées sont abandonnées, les forêts secondaires qui s'y développent suivent des trajectoires variées et présentent une biomasse (stock de carbone), une diversité et une composition en espèces profondément différentes de celles de la forêt avant perturbation (Chazdon et al. 2016; Poorter et al. 2021a).

En Afrique centrale, peu d'études ont analysé conjointement la biomasse, la diversité et la composition le long de gradients d'utilisation des terres. La plupart des études qui utilisent les données d'inventaire à travers les régions tropicales portent sur les stocks (Makana et al. 2011; Lewis et al. 2013) et les flux (Hubau et al. 2020) de carbone, la diversité floristique (Slik et al. 2015) ou la relation entre la diversité et le carbone (Sullivan et al. 2017). Ces travaux s'intéressent aux forêts intactes ou « matures », tandis que les forêts secondaires — qui se reconstituent après une conversion — restent rarement intégrées dans les analyses (Makana et Thomas 2006). Or, à l'échelle mondiale, ces forêts secondaires représentent près de la moitié de la couverture forestière tropicale (Oberleitner et al. 2021). Elles sont essentielles pour leur stock de carbone (Lewis et al. 2019) et leur potentiel de conservation de la biodiversité (Chazdon et al. 2010). Elles le sont également pour les services écosystémiques qu'elles fournissent aux populations locales, notamment la production de bois d'œuvre, de bois de feu et de produits forestiers non ligneux (PFNL) tels que les fruits, les plantes médicinales et les matériaux de construction (Shackleton et al. 2011; Chazdon et Guariguata 2016). Dans un contexte de pression croissante sur les forêts matures, comprendre le potentiel multifonctionnel de ces forêts secondaires devient crucial pour une gestion durable des forêts tropicales.

5. Changements de couvert forestier

5.1. Suivi du couvert forestier par télédétection: apports et limites

Les analyses par télédétection constituent l'une des approches les plus importantes pour étudier les changements de couvert forestier, à travers la structure forestière, le long de gradients d'utilisation des terres (Figure 1-3). L'utilisation des terres désigne l'activité socio-économique humaine exercée sur une parcelle donnée, telle que l'agriculture, la foresterie, le pâturage ou la conservation (Foley et al. 2005).

Cependant, les approches de télédétection restent difficiles dans les régions tropicales en raison de la couverture nuageuse persistante (Flores-Anderson et al. 2023). Des produits récents tels que le Tropical Moist Forest (TMF) à une résolution de 30 m permettent de surveiller les changements de la couverture forestière dans les régions tropicales du globe sur plusieurs décennies (Vancutsem et al. 2021; Bourgeois et al. 2024), mais ne permettent pas encore de différencier les types de forêts présentant une canopée fermée (mixtes ou monodominantes, matures ou secondaires). De plus, la plupart des capteurs saturent en présence de stocks importants de biomasse/carbone (Wang et al. 2024), un défi qui sera relevé par des satellites récemment lancés tels que BIOMASS et NISAR (Quegan et al. 2019). Ainsi, les données provenant de parcelles au sol sont essentielles pour calibrer et valider ces nouveaux produits. Si des efforts considérables ont été déployés pour développer des réseaux de parcelles dans des forêts intactes (ForestPlots.net et al. 2021), il est particulièrement important de couvrir les gradients structurels (Chave et al. 2019) à travers différents types d'utilisation des terres.

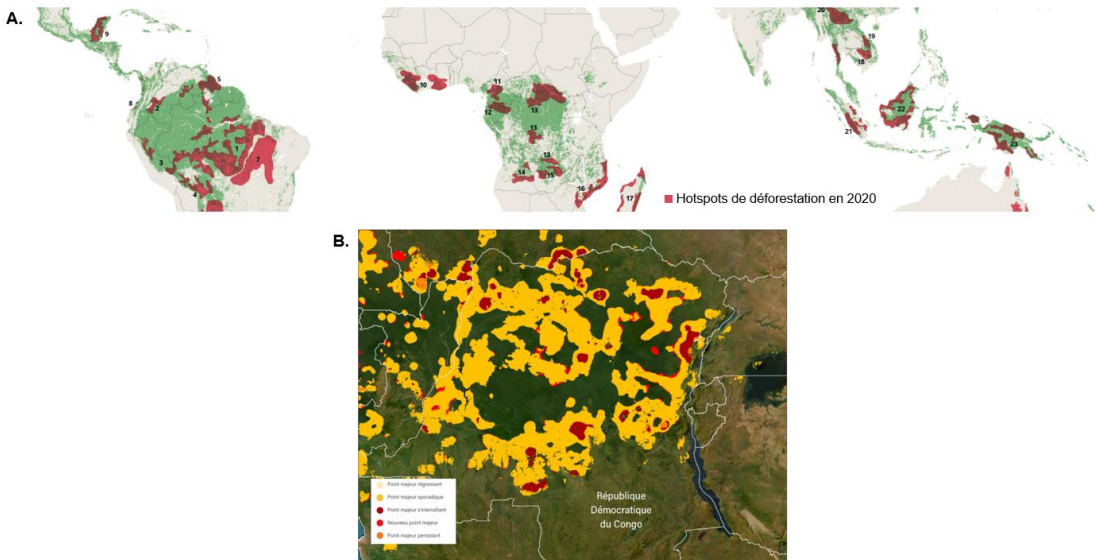


Figure 1-3. Les hotspots de déforestation (A) au niveau global, en 2020 (adapté de Pacheco et al. (2021)) et (B) les points majeurs émergents de la perte de forêts matures en RDC, de 2002 à 2023 (Harris et al. 2017).

5.2. Incertitudes sur la biomasse et les successions forestières

Au-delà de la saturation des capteurs déjà mentionnée, le déficit en données de terrain compromet la fiabilité des cartographies de biomasse aérienne disponibles pour l'Afrique centrale (Ploton et al. 2020). Les parcelles de référence utilisées pour

calibrer ces produits y sont moins nombreuses que dans le bassin amazonien. L'erreur d'estimation de ces produits demeure substantielle (écart-type de 30 à 151 Mg/ha selon la structure du peuplement), principalement du fait des incertitudes de mesure et d'allométrie (Araza et al. 2022). Les effets de la dégradation forestière sont en outre sous-estimés par ces produits, y compris les plus récents comme GEDI (LiDAR spatial, opérationnel depuis 2019), dont la calibration régionale pour l'Afrique centrale reste elle aussi tributaire de données de terrain encore trop rares (Dubayah et al. 2020; Duncanson et al. 2022). L'expansion agricole et le réseau routier réduisent par exemple la hauteur de canopée et la biomasse de 20 à 30 % en lisière, sur une profondeur pouvant atteindre 1,5 km (Bourgoin et al. 2024).

Une seconde lacune s'ajoute à celle-ci : la distribution des stades de succession forestière à l'échelle du paysage demeure, elle aussi, mal caractérisée en Afrique centrale. En effet, les produits de télédétection actuels, y compris le TMF (Vancutsem et al. 2021), détectent efficacement la conversion et la dégradation du couvert forestier, mais ne renseignent pas directement l'âge ni le stade successional des surfaces en régénération.

6. Trajectoires de reconstitution forestière

Les produits de télédétection comme TMF du Centre commun de recherche (JRC) de la Commission européenne ont permis de détecter la déforestation et la dégradation mais aussi la régénération des forêts tropicales. Malgré la perte massive de forêts tropicales au cours des dernières décennies, ces forêts présentent un fort potentiel de régénération (Figure 1-4) après des perturbations (Bongers et al. 2015; Chazdon et al. 2025). Dans les régions tropicales, les forêts secondaires occupent actuellement une part croissante des paysages tropicaux et sont désormais reconnues comme un levier important pour le stockage de carbone et la restauration de la biodiversité (Chazdon et al. 2016). Elles sont capables de reconstituer une grande partie de leur biomasse en quelques décennies (Poorter et al. 2016), bien que les trajectoires de récupération soient fortement variables (Poorter et al. 2023). La reconstitution forestière relativement rapide a été démontrée en réponse à l'exploitation forestière sélective en République centrafricaine (Gourlet-Fleury et al. 2013) et après l'agriculture itinérante sur brûlis dans la Tshopo, RDC (Makelele et al. 2021). Bien que la structure forestière et la richesse spécifique puissent se rétablir relativement rapidement, la composition des espèces reste souvent altérée, comme démontré par Amani et al. (2021, 2022) en Côte d'Ivoire et par Makelele et al. (2021) en RDC.

En outre, la succession forestière (processus de reconstitution forestière) débute par une phase pionnière dominée par des espèces héliophiles à croissance rapide et bois de faible densité. Ensuite, une phase de transition installe progressivement des espèces plus tolérantes à l'ombre, dont la structure (hauteur, densité de tiges) et la richesse spécifique convergent généralement vers les valeurs de forêt mature en quelques décennies, alors que la composition floristique met souvent plus d'un siècle à s'en rapprocher (Chazdon 2014; Poorter et al. 2021a).

La vitesse et la trajectoire de reconstitution dépendent de nombreux facteurs, incluant l'intensité des usages passés, le nombre de cycles agricoles, la présence d'arbres rémanents, la proximité des forêts anciennes et la pression anthropique actuelle (Jakovac et al. 2016; N'Guessan et al. 2019; Amani et al. 2021; Chazdon et al. 2025). En Afrique centrale, et spécifiquement en RDC, ces mécanismes restent encore peu étudiés (Chazdon et al. 2007), en particulier à l'aide de cadres statistiques capables d'intégrer explicitement la variabilité locale.

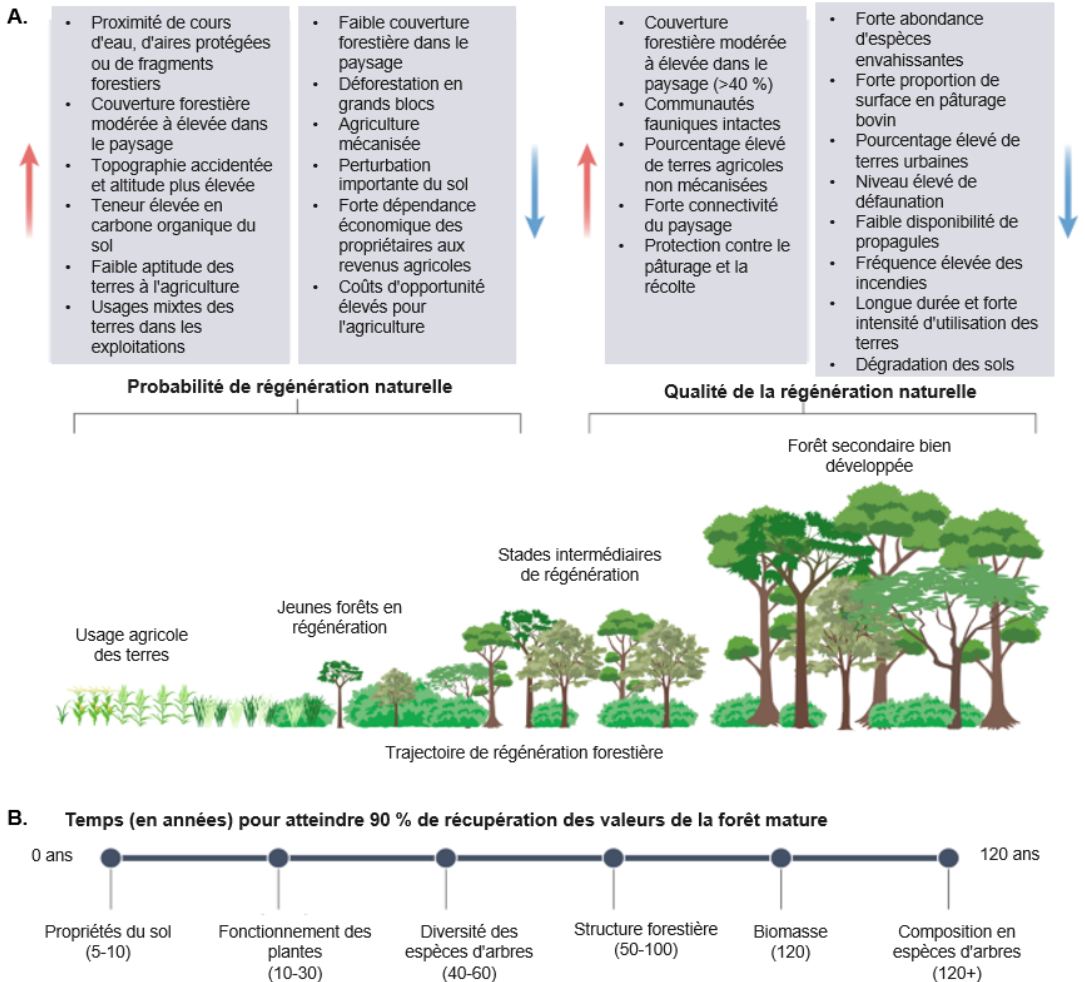


Figure 1-4. Trajectoire et facteurs de la régénération naturelle des forêts tropicales, et temps de récupération de différents attributs écologiques par rapport à une forêt mature (adapté de Chazdon et al. (2025)) Facteurs influençant la probabilité et la qualité de la régénération naturelle (A) et Temps de récupération à 90 % des valeurs de la forêt mature (B).

7. Stratégie de recherche

Cette thèse vise à évaluer l'influence des pressions anthropiques sur la structure, la diversité et la dynamique du couvert forestier (déforestation, dégradation et reconstitution) dans la province de la Tshopo, en RDC.

De manière spécifique, quatre objectifs de recherche ont été identifiés. Il s'agit :

1. D'évaluer l'impact de l'utilisation des terres sur les stocks de carbone et la diversité à l'échelle locale, à partir des données d'inventaire dans la réserve de biosphère de Yangambi;
2. De généraliser cet impact à l'échelle régionale, à partir d'un réseau plus étendu de parcelles forestières à travers la Tshopo ;
3. De suivre la dynamique de changement du couvert forestier en utilisant des produits satellitaires, et d'identifier les déterminants à partir d'enquêtes de terrain ;
4. De modéliser les trajectoires de reconstitution des forêts secondaires de la province de la Tshopo, à l'aide d'une approche bayésienne.

Afin de structurer l'analyse et d'articuler les différents axes de recherche, nous avons développé un cadre conceptuel reliant les pressions anthropiques, les changements d'utilisation des terres et leurs conséquences écologiques, ainsi que les processus de reconstitution forestière (Figure 1-5). Ce cadre conceptuel repose sur l'hypothèse que la pression anthropique façonne, par son héritage sur chaque parcelle, à la fois les pertes de carbone et de diversité, et la trajectoire de leur reconstitution.

Par ailleurs, ce cadre conceptuel s'articule autour d'un gradient d'utilisation des terres, allant de la forêt mature à la plantation agricole, au champ agricole, puis à la jachère/jeune forêt secondaire, à la forêt secondaire, et enfin de retour à la forêt mature. Ce gradient illustre la trajectoire typique d'une parcelle : depuis la déforestation, jusqu'à sa reconstitution progressive après abandon. Le niveau relatif des attributs forestiers — structure, diversité et composition — suit une courbe en U le long de ce gradient : il chute fortement lors de la conversion en usages agricoles (déforestation), avant de remonter progressivement au cours de la reconstitution et de la succession forestière, jusqu'à retrouver, en théorie, les valeurs d'une forêt mature.

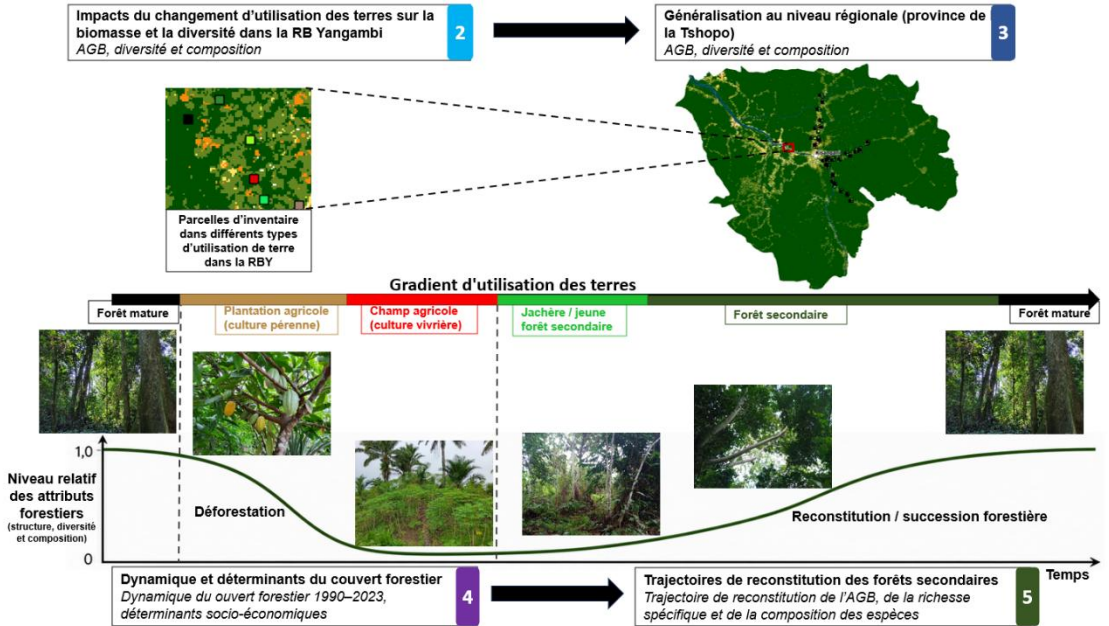


Figure 1-5. Cadre conceptuel de la thèse.

Pour répondre aux objectifs de la thèse, nous avons combiné inventaires forestiers standardisés, analyses spatiales à partir de produits satellitaires, enquêtes socio-économiques auprès des ménages et modélisation bayésienne des trajectoires de reconstitution. Les résultats sont complémentaires, allant du constat local à la généralisation régionale, puis à l'analyse dynamique et prospective des paysages forestiers de la province de la Tshopo, incluant la Réserve de biosphère de Yangambi. Le **chapitre 2** quantifie les impacts des différents types d'utilisation des terres sur la biomasse aérienne et la diversité dans le paysage forestier de la Réserve de biosphère de Yangambi en utilisant les inventaires forestiers. Le **chapitre 3** généralise ces résultats à l'échelle de la province de la Tshopo à partir d'un réseau étendu de parcelles forestières. Le **chapitre 4** analyse la dynamique spatio-temporelle de la déforestation et ses déterminants en combinant les données satellitaires et les enquêtes socio-économiques. Enfin, le **chapitre 5** modélise les trajectoires de reconstitution de la biomasse et de la diversité dans les forêts secondaires à l'aide d'une approche bayésienne.

Chapitre 2

Impacts du changement d'utilisation des terres sur la biomasse et la diversité dans le paysage forestier de la réserve de biosphère de Yangambi en République démocratique du Congo



Préambule

L'introduction générale souligne l'importance des forêts d'Afrique centrale, riches en carbone et en biodiversité. Elle présente aussi les menaces croissantes qui pèsent sur ces forêts. Deux lacunes majeures sont mises en évidence. D'une part, les données empiriques quantifiant l'impact des changements d'utilisation des terres sur les stocks de carbone et la diversité arborée restent rares dans le centre du bassin du Congo. D'autre part, la compréhension des trajectoires de reconstitution des forêts secondaires et de leurs déterminants demeure limitée, malgré leur importance croissante dans les paysages tropicaux. Le présent chapitre répond au premier objectif de cette thèse, qui visait à évaluer l'impact des changements d'utilisation des terres sur les stocks de carbone et la diversité, à l'échelle locale, dans la Réserve de Biosphère de Yangambi. À partir d'inventaires de terrain conduits dans huit types d'utilisation des terres, il quantifie les pertes de biomasse aérienne et de diversité liées à la conversion forestière en d'autres types d'utilisation des terres, et établit les référentiels de biomasse aérienne et de diversité des forêts matures nécessaires aux analyses développées dans les chapitres suivants. Ce chapitre a fait l'objet d'une publication dans une revue internationale à comité de lecture.

Mangaza, L., Makana, JR., Hubau, W., Sonwa, D., Batsi, G. et Fayolle, A., 2022. Impacts du changement d'utilisation des terres sur la biomasse et la diversité dans le paysage forestier de la réserve de biosphère de Yangambi en République démocratique du Congo. *Bois et Forêts des Tropiques*, 353 :61-73. <https://doi.org/10.19182/bft2022.353.a36836>

Résumé

Les forêts tropicales de la République démocratique du Congo sont menacées par la déforestation et la dégradation forestière, qui affectent la structure et la diversité arborée. Cette étude a pour objectif de quantifier les pertes de biomasse et de diversité liées à la déforestation et à la dégradation, en se concentrant sur la réserve de biosphère de Yangambi. Quatre parcelles de 50 m x 50 m ont été inventoriées dans chacun des huit types d'utilisation des terres identifiés : la forêt mature mixte, la forêt mature à *Gilbertiodendron dewevrei*, les champs des cultures vivrières, les jachères (5 à 10 ans), les forêts secondaires (20 à 40 ans), les plantations de cacaoyers, les plantations de caféiers et les plantations de palmiers à huile. Les stocks de biomasse dans les forêts matures s'élèvent à environ 400 et 380 Mg/ha respectivement pour la forêt à *G. dewevrei* et la forêt mixte. Les résultats montrent que la forêt mature perd 50, 70 et 90 % de sa biomasse aérienne quand elle est convertie en plantations de cacaoyers, caféiers et palmiers, respectivement, et la quasi-totalité (99 %) lorsqu'elle est convertie en champs de cultures vivrières ; mais quand le champ est abandonné, la biomasse se reconstitue progressivement à 7,5 % après 5 à 10 ans et à 38,8 % après 20 à 40 ans. La diversité est aussi impactée par la conversion, et, bien que la richesse spécifique semble se reconstituer plus rapidement que la biomasse, la composition est fondamentalement modifiée. Ces résultats fournissent des informations essentielles pour quantifier les impacts des solutions « naturelles » pour lutter contre le changement climatique : la protection des forêts matures, l'amélioration de la gestion forestière et le reboisement ; même si l'approche doit être étendue à plus grande échelle.

Mots-clés : attributs structuraux, bassin du Congo, biomasse aérienne, composition, diversité, réserve de biosphère de Yangambi, utilisation des terres, République démocratique du Congo.

1. Introduction

La République démocratique du Congo (RDC) contient 60 % du deuxième plus grand massif continu de forêt tropicale au monde (De Wasseige et al. 2015), et la forêt congolaise représente près du quart de toutes les forêts de l'Afrique subsaharienne (Saatchi et al. 2011). Positionnées au cinquième rang mondial pour la diversité végétale et animale (Debroux et al. 2007), les forêts de la RDC constituent un réservoir unique de biodiversité. Ces forêts jouent également un important rôle socio-économique, car la grande majorité de la population congolaise dépend de la forêt pour sa subsistance et le maintien de ses traditions culturelles (Debroux et al. 2007). Cependant, les forêts congolaises subissent une forte dégradation (Pearson et al. 2017) et une déforestation croissante principalement causée par les activités agricoles (Moonen et al. 2019) qui ont des impacts négatifs sur le stock de carbone (Vancutsem et al. 2021) et sur la diversité (Gibson et al. 2011). Dans le bassin du Congo, la déforestation a longtemps été sous-estimée car c'est un phénomène à petite échelle, souvent en mosaïque, difficile à capter par télédétection classique (Vancutsem et al. 2021). Ce modèle de déforestation peut bientôt changer, car la pression démographique croissante et les besoins alimentaires de plus en plus importants (Ickowitz et al. 2015) poussent la population à défricher des étendues de plus en plus grandes (Defourny et al. 2011).

La plupart des études utilisant des données d'inventaire à travers les régions tropicales qui portent sur les stocks (Makana et al. 2011 ; Lewis et al. 2013) et les flux (Hubau et al. 2020) de carbone, la diversité floristique (Slik et al. 2015) ou la relation entre la diversité et le carbone (Sullivan et al. 2017) s'intéressent aux forêts intactes, et les forêts dégradées ou anthropisées sont rarement intégrées (Makana et Thomas 2006). Cependant, ces zones forestières anthropisées sont importantes pour leur potentiel de séquestration du carbone (Lewis et al. 2019), et de conservation et de restauration de la diversité (Chazdon et al. 2009). Il est donc important de générer des connaissances précises sur la contribution de ces forêts au stockage du carbone et de la diversité afin de fournir aux décideurs, au niveau national et local, des informations qui leur permettront de mettre en place des stratégies de gestion, protection, et restauration du carbone et de la diversité.

L'objectif de cette étude est d'évaluer les stocks de biomasse (carbone) et la diversité dans différents types d'utilisation des terres couvrant un gradient de dégradation et de déforestation, et de reconstitution forestière (succession écologique). Cette étude se concentre plus particulièrement sur la réserve de biosphère de Yangambi, située au cœur du massif forestier de la RDC.

De manière spécifique, cette étude vise à :

- évaluer l'impact des différents types d'utilisation des terres sur les caractéristiques structurales, y compris la biomasse aérienne ;
- déterminer les variations de composition floristique et de diversité entre types d'utilisation des terres ;
- tester l'existence d'une relation entre la structure, la composition et la diversité.

2. Matériels et méthodes

2.1. Zone d'étude

Ce travail a été réalisé dans la réserve de biosphère de Yangambi, située dans la province de la Tshopo en RDC, à 100 km à l'ouest de la ville de Kisangani (24°16'95" et 25°08'48" longitude Est ; 0°38'77" et 1°10'20" latitude Nord). Le climat est équatorial continental, type Af selon la classification de Köppen. Les moyennes annuelles des précipitations et de température sont, respectivement, de 1 830 mm et 25,0 °C (Likoko et al. 2019). Les sols du plateau de Yangambi sont majoritairement des ferralsols.

La végétation de la réserve comprend la forêt mature mixte, la forêt mature à *Gilbertiodendron dewevrei* (De Wild.) J. Léonard et les peuplements anthropisés (jachères et forêts secondaires), conséquence de l'agriculture itinérante sur brûlis qui est l'activité principale des populations locales. Les cultures dominantes sont le manioc, le riz, le maïs, l'arachide et la banane plantain. Les cultures pérennes telles que le cacaoyer, l'hévéa, le palmier à huile et le caféier ont été introduites à l'époque coloniale par l'Institut national pour l'étude agronomique du Congo belge (INEAC), aujourd'hui Institut national pour l'étude et la recherche agronomique (INERA). Les anciennes plantations datent des années 1940-1960, et sont encore exploitées. Les parcelles considérées dans le cadre de cette étude datent de 1984 pour le palmier à huile. Une série des nouvelles plantations ont été installées vers les années 2000, principalement pour le cacaoyer et le caféier. Dans le cadre de cette étude, les parcelles concernées ont été mises en place en 2003, 2005 et 2014 pour le cacaoyer, et en 2009 pour le caféier. Ces parcelles ont été installées dans les zones forestières dégradées, et un grand nombre d'arbres forestiers a été laissé en place lors de l'installation des plantations agricoles.

2.2. Collecte des données

Huit types d'utilisation des terres ont été inventoriés dans la réserve de biosphère de Yangambi, à savoir la forêt mature mixte, la forêt mature à *G. dewevrei*, les forêts secondaires (20 à 40 ans), les jachères (5 à 10 ans), les plantations de cacaoyers, les plantations de caféiers, les plantations de palmiers à huile et les champs de cultures vivrières (manioc principalement). Pour chaque type d'utilisation des terres, quatre parcelles de 50 m x 50 m, soit 0,25 ha, ont été établies. Les parcelles étaient distantes les unes des autres d'environ 150 m dans les types d'utilisation des terres forestières dont la forêt mature mixte, la forêt mature à *G. dewevrei*, les forêts secondaires et les jachères ; et de 15 m dans les types d'utilisation des terres agricoles, à savoir les plantations de cacaoyers, les plantations de caféiers, les plantations de palmiers à huile et les champs de cultures vivrières. Un total de 32 parcelles (soit 8 ha) a donc été installé sur le terrain. Au sein de chaque parcelle, un inventaire complet des arbres de diamètre à hauteur de la poitrine (1,30 m) ≥ 10 cm a été réalisé. Les arbres ont été mesurés et identifiés par un botaniste expérimenté. Pour chaque type de forêt (mature mixte, mature à *G. dewevrei*, jachère, secondaire), un sous-échantillon d'arbres a été sélectionné pour mesurer la hauteur totale (deux arbres par classe de diamètre de 10 cm d'amplitude). La hauteur a été mesurée à l'aide d'un Vertex à une distance au moins égale à la hauteur de l'arbre.

2.3. Analyse des données

Pour estimer la biomasse aérienne de chaque arbre, le modèle allométrique pantropical de Chave et al. (2014) a été utilisé. Ce modèle, $\text{biomasse} = 0,0673 \times (\rho D^2 H)^{0,976}$, a été testé et validé en Afrique centrale sur un vaste échantillon de 845 arbres (Fayolle et al. 2018). Comme les hauteurs ont été mesurées sur un sous-échantillon d'arbres (175 arbres mesurés sur 1 265 inventoriés au total, 13,8 %), un modèle allométrique hauteur-diamètre local a été ajusté pour estimer les hauteurs des arbres non mesurés. Sur la base de l'indice d'Aikaike et de l'écart-type résiduel, le modèle de Michaelis-Menten initialement proposé par Molto et al. (2013) a été retenu (Tableau 2-1). Un modèle spécifique à chaque type d'utilisation des terres forestières a été ajusté (Tableau 2-1). Le modèle ajusté pour les jachères a été adopté pour estimer la hauteur des arbres individuels qui n'appartiennent pas aux cultures ligneuses mais se trouvent dans les plantations. Pour chaque espèce, les valeurs moyennes de densité du bois disponibles dans les bases de données internationale (Zanne et al. 2009) et régionale (Fayolle et al. 2018) ont été collectées. Pour les espèces non renseignées, la moyenne du genre a été utilisée. Pour estimer la biomasse des arbres individuels appartenant aux cultures, des équations allométriques spécifiques ont été utilisées pour le cacaoyer

(biomasse = $10^{[-1,625 + 2,63 \times \log(d30)]}$) (Andrade et al. 2008), le palmier à huile (biomasse = $\exp(a + b \times \ln(D))$) (Migo-let et al. 2020) et le caféier (biomasse = $0,281 \times D^{2,06}$) (Hairiah et al. 2002).

Pour chaque parcelle, les attributs structuraux ont été calculés, à savoir la densité de tiges, la surface terrière, ainsi que la hauteur moyenne des arbres pondérée par la surface terrière ou hauteur de Lorey et la densité du bois moyenne pondérée par la surface terrière. La biomasse aérienne ligneuse a également été calculée et correspond à la somme des biomasses de tous les arbres de chaque parcelle extrapolée à l'hectare. Une ANOVA a été utilisée pour tester la variation des attributs structuraux entre les différents types d'utilisation des terres. Les conditions de normalité et d'homoscédasticité des résidus ont été vérifiées avec les tests de Shapiro et de Bartlett, respectivement. Lorsque l'hypothèse nulle, absence de différence entre les moyennes pour chaque variable, était rejetée ($P < 0,05$), des comparaisons multiples par paires ont été réalisées. Lorsque la distribution des données n'était pas normale, le test non paramétrique de Kruskal-Wallis a été retenu.

La diversité a été mesurée sur la base de la richesse spécifique observée (Sobs) par parcelle de 0,25 ha, de l'indice alpha de Fisher et des courbes d'accumulation et de rarefaction. Le nombre d'espèces singletons (avec seulement un individu par parcelle) et doubletons (avec deux individus par parcelle) est fourni.

Pour identifier les variations (gradients) de composition en espèces d'arbres, une analyse non symétrique des correspondances (NSCA) a été réalisée sur la matrice floristique (parcelles $\times$ espèces) pour les utilisations des terres forestières (forêt mature mixte, forêt mature à *G. dewevrei*, forêts secondaires et jachères). Ce choix méthodologique découle de la structure du plan d'échantillonnage : le type d'utilisation des terres forestières ne constitue pas ici un gradient continu à découvrir, mais une variable de groupement catégorielle définie a priori sur le terrain, avec quatre parcelles répliquées par type. La NSCA a précisément été développée pour ce cas de figure, où l'on cherche à expliquer une variable dépendante (la composition floristique) par une variable prédictive discrète et connue a priori (le type d'utilisation des terres) (Gimaret-Carpentier et al. 1998 ; Péliissier et al. 2003). Elle permet ainsi de quantifier directement, pour chaque type d'utilisation des terres forestières, son degré d'écart par rapport au profil floristique moyen de l'ensemble des parcelles considérées (Gimaret-Carpentier et al. 1998).

Des modèles linéaires simples ont été adoptés pour déterminer la relation entre la biomasse aérienne à l'hectare et les attributs structuraux et indices de diversité.

Toutes les analyses ont été réalisées par le logiciel R version 4.0.5, sous son interface RStudio version 1.4.1106. Les packages suivants ont été utilisés : sitreeE (Fernandez 2021) pour le calcul de la hauteur de Lorey, ade4 pour les ordinations (Dray et Dufour 2007), vegan pour les analyses de diversité (Oksanen 2020) et ggplot2 pour les graphiques (Wickham 2016).

3. Résultats

3.1. Attributs structuraux

Un total de 3 432 arbres appartenant à 152 espèces et 36 familles botaniques ont été inventoriés dans les 32 parcelles (8 ha au total). La densité de tiges à l'hectare, la surface terrière, la hauteur de Lorey, la densité du bois moyenne et la biomasse aérienne varient significativement en fonction du type d'utilisation des terres (Tableau 2-1). La densité de tiges (arbres + cultures ligneuses) à l'hectare la plus élevée est observée dans les plantations de caféiers ($1\,106 \pm 358$ tiges/ha) et la plus faible dans les champs de cultures vivrières (6 ± 8 tiges/ha). La surface terrière est plus élevée dans la forêt mature mixte ($31,6 \pm 5,7$ m²/ha), et plus faible dans les champs de cultures vivrières ($0,6 \pm 0,7$ m²/ha). La hauteur de Lorey varie de $32,6 \pm 2$ m dans la forêt mature à *G. dewevrei* à $6,8 \pm 8,8$ m dans les champs de cultures vivrières. La densité moyenne du bois est plus élevée dans la forêt mature à *G. dewevrei* ($0,68 \pm 0,03$ g/cm³), et plus faible dans les champs de cultures vivrières ($0,49 \pm 0,05$ g/cm³). La biomasse aérienne varie de $399,4 \pm 50,8$ Mg/ha et $382,6 \pm 82,5$ Mg/ha dans la forêt mature à *G. dewevrei* et la forêt mature mixte, respectivement, à $2,4 \pm 2,9$ Mg/ha dans les champs de cultures vivrières.

3.2. Diversité et composition

La richesse spécifique varie significativement en fonction du type d'utilisation des terres (Tableau 2-1). Les types d'utilisation des terres forestières possèdent une richesse arborée plus élevée par rapport aux types d'utilisation des terres agricoles. La plus grande richesse est observée dans la forêt mature mixte ($39 \pm 3,6$ espèces par parcelle de 0,25 ha), suivie de la forêt secondaire ($29,8 \pm 7,8$ espèces par parcelle de 0,25 ha). La plus faible richesse est relevée dans les plantations de palmiers à huile qui ne comprennent aucune espèce d'arbre. Ces plantations sont composées uniquement du palmier à huile et ont donc été retirées du jeu de données pour les analyses de diversité. Dans l'ensemble du jeu de données, 43 espèces singletons et 33 doubletons ont été enregistrées. Le plus grand nombre d'espèces singletons et doubletons est observé dans la forêt mature mixte avec, respectivement, 20 ± 2

singletons et 8 ± 2 doubletons par parcelle de 0,25 ha, ce qui suggère qu'un certain nombre d'espèces rares ou peu abondantes ont pu être ratées par l'échantillonnage dans la forêt mature mixte.

Les courbes d'accumulation des espèces confirment ces différences. On peut également noter que ces courbes n'atteignent pas un plateau (ne sont pas asymptotiques) dans les types d'utilisation des terres forestières, ce qui indique que l'échantillonnage limité n'a pas permis de bien appréhender la richesse spécifique, et que d'autres parcelles ou des parcelles de plus grande taille sont nécessaires pour bien estimer la richesse spécifique. Les différences de richesse entre types forestiers sont néanmoins visibles par les deux approches (Figure 2-1).

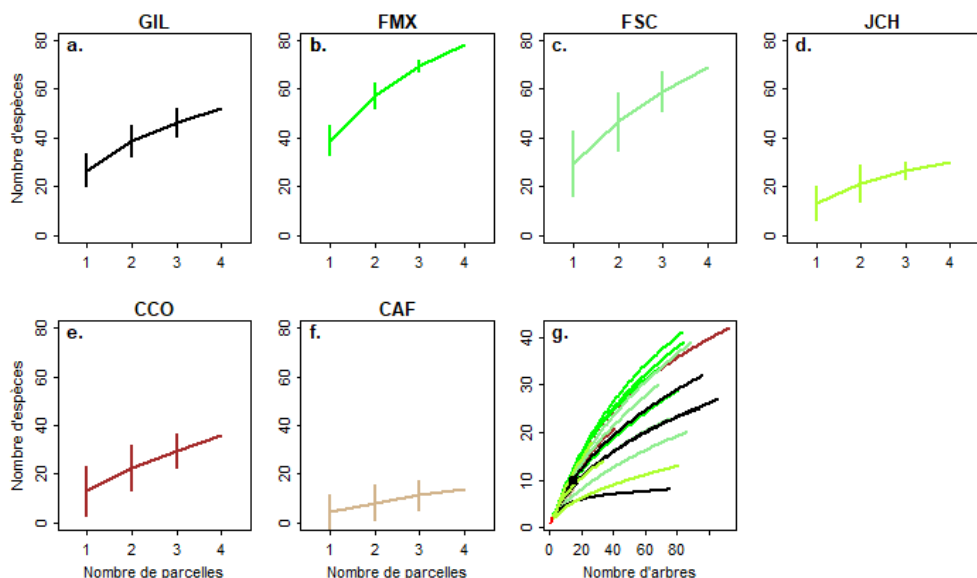


Figure 2-1. Accumulation de la richesse spécifique en fonction du nombre de parcelles (a-f) et du nombre d'arbres (g) pour les différents types d'utilisation des terres. GIL : forêt mature à *Gilbertiodendron dewevrei* ; FMX : forêt mature mixte ; FSC : forêt secondaire ; JCH : jachère ; CCO : plantation de cacaoyers ; CAF : plantation de cafés.

En ce qui concerne la composition floristique, restreinte aux types d'utilisation des terres forestières, l'analyse révèle un gradient de différenciation porté conjointement par les deux premiers axes de la NSCA (35,2 % et 17,9 % de variance expliquée). La forêt mature à *G. dewevrei* se distingue nettement des trois autres types sur l'axe 1, caractérisées par la présence de *G. dewevrei*, *Baikiaea insignis* et *Cleistanthus mildbraedii* (Figure 2-2). Les jachères, les forêts secondaires et la forêt mature mixte s'organisent le long de l'axe 2 selon un gradient successional continu, marqué par la

disparition progressive d'espèces pionnières telles que *Musanga cecropioides*. Ce gradient n'est cependant pas linéaire, un décrochage net séparant la forêt secondaire de la forêt mature mixte, qui ne partagent aucune des cinq espèces les plus abondantes (Figure 2-2 et Tableau 2-1). Les parcelles d'un même type d'utilisation des terres restent groupées entre elles sur le plan d'ordination, traduisant une composition intra-type relativement homogène, à l'exception des jachères dont la dispersion plus marquée reflète une composition floristique encore instable à ce stade précoce de la succession.

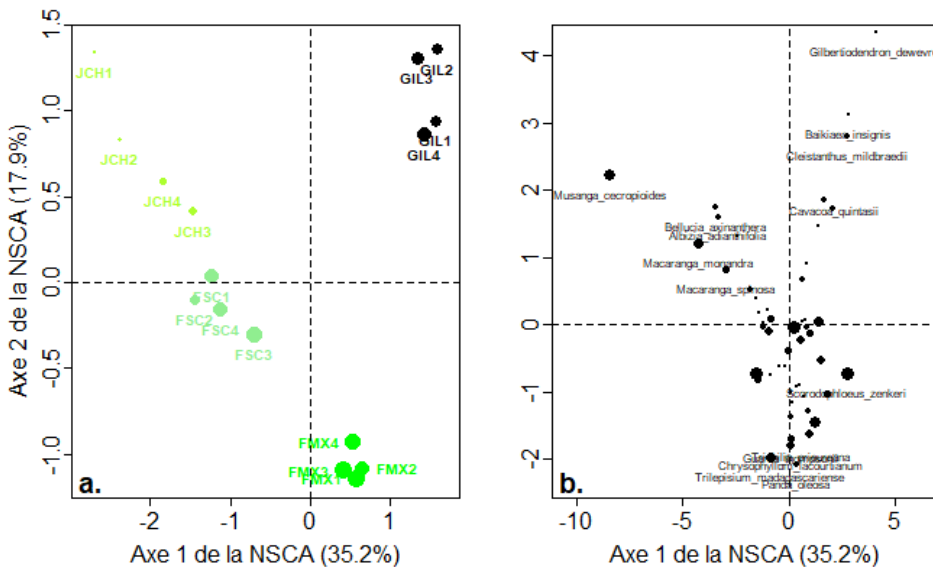


Figure 2-2. Variation de la composition en espèces d'arbres mise en évidence par l'analyse non symétrique des correspondances (NSCA) : similarité dans la composition floristique entre les parcelles (a) ; position des espèces (b). Les abréviations et couleurs utilisées pour les différents types d'utilisation des terres correspondent à la figure 2-1. Cette analyse a été réalisée sur les utilisations des terres forestières et sur les parcelles avec au minimum 116 arbres par parcelle. GIL : forêt mature à *Gilbertiodendron dewevrei* ; FMX : forêt mature mixte ; FSC : forêt secondaire ; JCH : jachère. La taille des points des parcelles est proportionnelle à la richesse spécifique, et la taille des points des espèces est proportionnelle au nombre de parcelles dans lesquelles elles ont été inventoriées.

3.3. Pertes de biomasse et de diversité liées au changement d'utilisation des terres

Comme il existe une relation entre les attributs structuraux et la diversité sur le gradient de dégradation et de déforestation, la conversion des forêts matures induit à la fois une perte de biomasse et de diversité. En effet, en ne considérant que les arbres pour les calculs, il existe une relation positive entre la biomasse aérienne et les attributs structuraux (Figure 2-3), notamment la densité des tiges à l'hectare ($P < 0,001$; $R^2 = 0,48$), la surface terrière ($P < 0,001$; $R^2 = 0,63$) et la hauteur de Lorey ($P < 0,001$; $R^2 = 0,78$), cette dernière étant le meilleur prédicteur de la biomasse. Il existe également une relation positive et significative entre la biomasse et la richesse spécifique observée ($P < 0,001$; $R^2 = 0,58$).

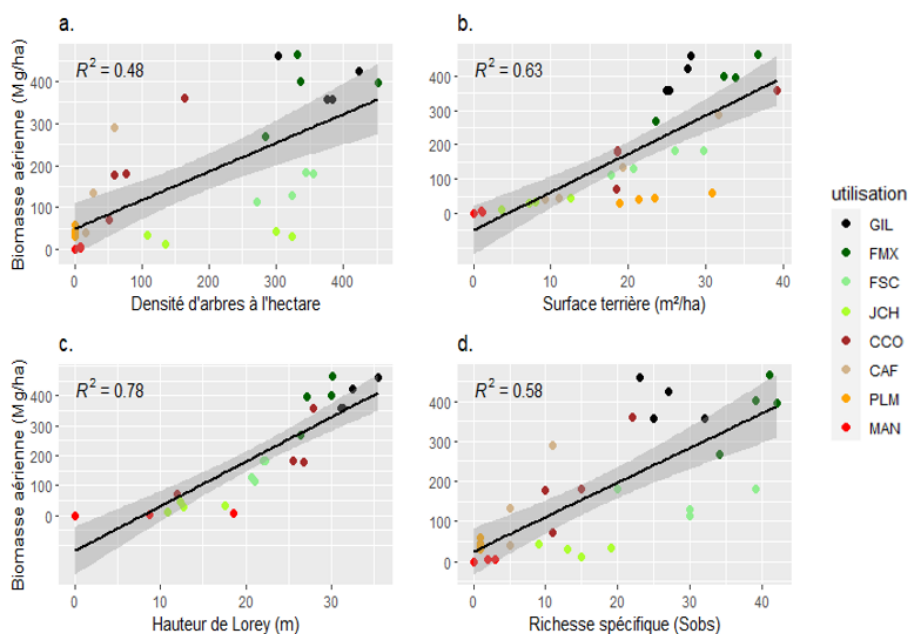


Figure 2-3. Relation entre la biomasse aérienne et la densité d'arbres à l'hectare (a), la surface terrière (b), la hauteur de Lorey (c) et la richesse spécifique (d). GIL : forêt mature à *Gilbertiodendron dewevrei* ; FMX : forêt mature mixte ; FSC : forêt secondaire ; JCH : jachère ; CCO : plantation de cacaoyers ; CAF : plantation de caféiers ; PLM : plantation de palmiers à huile ; MAN : champs des cultures vivrières (manioc).

La conversion de la forêt mature en terres agricoles est associée à une importante perte de biomasse. En considérant la moyenne de l'ensemble des données de deux types de forêt mature comme état de référence de la forêt mature à Yangambi, la biomasse

passer d'une moyenne de 391,0 Mg/ha en forêt mature à 2,4 Mg/ha dans les champs de cultures vivrières, soit une perte de 99,4 %. Dans les systèmes agroforestiers où les cultures ligneuses sont associées aux arbres, une part non négligeable de la biomasse est conservée, avec néanmoins une perte de 67,4 % et 49,5 % lors de la conversion en plantation de caféiers et de cacaoyers, respectivement. Lorsque le champ de cultures vivrières est abandonné en jachère, la biomasse aérienne se reconstitue, et dans les jachères de 5 à 10 ans la reconstitution est de 29,5 Mg/ha, soit 7,5 % de biomasse de la forêt mature. Dans la forêt secondaire de 20 à 40 ans, la succession continue, et 151,6 Mg/ha, soit 38,8 % de biomasse, sont reconstitués.

Comme pour la biomasse, la conversion de la forêt mature en terres agricoles s'accompagne d'une perte de richesse spécifique. La culture du palmier à huile élimine tout élément de la végétation naturelle ; la diversité floristique est donc nulle dans les plantations de palmiers à huile. Les autres cultures pérennes permettent de conserver 44,1 % de la richesse spécifique ou 14,5 espèces par parcelle de 0,25 ha pour le cacaoyer et 16,7 % ou 5,5 espèces par parcelle de 0,25 ha pour le caféier. La richesse spécifique de la forêt mature (32,9 espèces par parcelle), qui a été réduite à 96,0 % de son niveau originel dans les champs de cultures vivrières (1,3 espèce par parcelle de 0,25 ha), se reconstitue assez rapidement après l'abandon des cultures par le processus de recolonisation forestière. Les forêts secondaires (20 à 40 ans) considérées dans ce travail avaient une richesse spécifique moyenne de 29,8 espèces par parcelle de 0,25 ha, soit 90,6 % de la diversité en forêt mature, mais la composition reste bien différente.

Chapitre 2 : Impacts du changement d'utilisation des terres sur la biomasse et la diversité dans le paysage forestier de la réserve de biosphère de Yangambi en République démocratique du Congo

Tableau 2-1. Attributs structuraux et indices de diversité par types d'utilisation des terres. Les valeurs moyennes ($\pm$ écart-type) des attributs structuraux (densité de tiges, surface terrière, hauteur de Lorey, densité de bois moyenne pondérée par la surface terrière, et biomasse aérienne) et des indices de diversité (richesse par parcelle de 0,25 ha, alpha de Fisher, et nombre de singletons et de doubletons) sont données par type d'utilisation des terres. GIL : forêt mature à *Gilbertiodendron dewevrei* ; FMX : forêt mature mixte ; FSC : forêt secondaire ; JCH : jachère ; CCO : plantation de cacaoyers ; CAF : plantation de caféiers ; PLM : plantation de palmiers à huile ; MAN : champs de cultures vivrières (manioc). Les cinq espèces ligneuses les plus abondantes sont également indiquées. Les types d'utilisation des terres ne partageant pas une même lettre sur une même ligne diffèrent significativement ($P < 0,05$).

	GIL	FMX	FSC	JCH	CCO	CAF	PLM	MAN
Attributs structuraux								
Densité (arbres ha⁻¹)	372 $\pm$ 50 ^a	351 $\pm$ 71 ^a	324 $\pm$ 37 ^{a,b}	217 $\pm$ 111 ^{b,c}	88 $\pm$ 52 ^{c,d}	26 $\pm$ 25 ^d	—	4 $\pm$ 5 ^d
Densité (arbres + cultures ha⁻¹)	372 $\pm$ 50 ^b	351 $\pm$ 71 ^b	325 $\pm$ 37 ^{b,c}	230 $\pm$ 116 ^{b,c}	916 $\pm$ 120 ^a	1106 $\pm$ 358 ^a	126 $\pm$ 15 ^{b,c}	6 $\pm$ 8 ^c
Hauteur de Lorey (m)	32,6 $\pm$ 2,0 ^a	28,4 $\pm$ 1,9 ^a	21,5 $\pm$ 0,8 ^{a,b}	13,4 $\pm$ 2,9 ^{b,c}	23,0 $\pm$ 7,4 ^{a,b}	—	—	6,8 $\pm$ 8,8 ^c
Surface terrière (m² ha⁻¹)	26,6 $\pm$ 1,6 ^a	31,6 $\pm$ 5,7 ^a	23,6 $\pm$ 5,4 ^a	7,9 $\pm$ 3,7 ^{b,c}	23,7 $\pm$ 10,3 ^a	17,8 $\pm$ 10,2 ^{a,b}	23,6 $\pm$ 5,1 ^a	0,6 $\pm$ 0,7 ^c
Densité de bois moyen (g cm⁻³)	0,68 $\pm$ 0,03 ^a	0,64 $\pm$ 0,01 ^a	0,51 $\pm$ 0,03 ^a	0,50 $\pm$ 0,04 ^a	0,59 $\pm$ 0,01 ^a	0,63 $\pm$ 0,00 ^a	0,53 $\pm$ 0,00 ^a	0,49 $\pm$ 0,05 ^b
Biomasse aérienne (Mg ha⁻¹)	399,4 $\pm$ 50,8 ^a	382,6 $\pm$ 82,5 ^a	151,6 $\pm$ 35,6 ^{b,c}	29,5 $\pm$ 3,2 ^c	197,1 $\pm$ 119,2 ^b	127,4 $\pm$ 115,8 ^{b,c}	42,9 $\pm$ 11,9 ^{b,c}	2,4 $\pm$ 2,9 ^c
Modèle H-D : H = a * D/(b + D)	a=76,6; b=62,8	a=54,7; b=43,8	a=39,2; b=31,3	a=31; b=28,9	—	—	—	—
Diversité et dominance								
Richesse (espèces parcelle⁻¹)	26,8 $\pm$ 3,9 ^b	39 $\pm$ 3,6 ^a	29,8 $\pm$ 7,8 ^{a,b}	14 $\pm$ 4,2 ^c	14,5 $\pm$ 5,4 ^c	5,5 $\pm$ 4,1 ^{c,d}	1 $\pm$ 0 ^d	1,3 $\pm$ 1,5 ^d
Alpha de Fisher	16,4	31,1	27,4	9,7	8,3	2,5	—	14,1
Nombre de singletons	14 $\pm$ 3 ^{a,b}	20 $\pm$ 2 ^a	18 $\pm$ 5 ^a	7 $\pm$ 4 ^{b,c,d}	9 $\pm$ 3 ^{b,c}	4 $\pm$ 3 ^{c,d}	—	1 $\pm$ 1 ^d
Nombre de doubletons	4 $\pm$ 1 ^b	8 $\pm$ 2 ^a	4 $\pm$ 1 ^b	2 $\pm$ 2 ^{b,c}	3 $\pm$ 3 ^{b,c}	0 $\pm$ 1 ^c	—	0 $\pm$ 0 ^c
Espèces les plus abondantes (arbres ha⁻¹)	<i>Gilbertiodendron dewevrei</i> (86) <i>Baikiaea insignis</i> (40)	<i>Scorodophloeus zenkeri</i> (32) <i>Panda oleosa</i> (19)	<i>Musanga cecropioides</i> (82) <i>Macaranga monandra</i> (39)	<i>Musanga cecropioides</i> (81) <i>Bellucia axinantha</i> (32)	<i>Theobroma cacao</i> (826) <i>Trilepisium madagascariense</i> (12)	<i>Coffea canephora</i> (1080) <i>Petersianthus macrocarpus</i> (8)	<i>Elaeis guineensis</i> (126) —	<i>Elaeis guineensis</i> (2) <i>Pycnanthus angolensis</i> (1)

Déforestation, dégradation et reconstitution forestière dans la province de la Tshopo (République Démocratique du Congo)

<i>Cleistanthus mildbraedii</i> (33)	<i>Staudtia kamerunensis</i> (16)	<i>Macaranga spinosa</i> (19)	<i>Albizia adianthifolia</i> (21)	<i>Petersianthus macrocarpus</i> (11)	<i>Ricinodendron heudelotii</i> (4)	–	<i>Albizia adianthifolia</i> (1)
<i>Cavacoa quintasii</i> (26)	<i>Anonidium mannii</i> (15)	<i>Petersianthus macrocarpus</i> (19)	<i>Elaeis guineensis</i> (13)	<i>Spathodea campanulata</i> (5)	<i>Celtis mildbraedii</i> (2)	–	<i>Albizia ferruginea</i> (1)
<i>Scorodophloeus zenkeri</i> (23)	<i>Tridesmostemon omphalocarpoides</i> (13)	<i>Trilepisium madagascariense</i> (14)	<i>Vernonia conferta</i> (12)	<i>Cola lateritia</i> (4)	<i>Sterculia bequaerti</i> (2)	–	<i>Persea americana</i> (1)

4. Discussion

4.1. Structure, diversité et composition arborée

La biomasse aérienne varie en fonction du type d'utilisation des terres, la plus grande valeur étant observée dans la forêt mature qui contient à la fois une forte densité d'arbres à l'hectare et des arbres de grande dimension. Nos estimations de biomasse aérienne pour la forêt mixte (382,6 Mg/ha) sont supérieures à celles de Kearsley et al. (2013 ; 321 Mg/ha) à Yangambi, et s'expliquent vraisemblablement par l'allométrie hauteur-diamètre (Tableau 2-1). Le modèle proposé par Kearsley et al. (2013) à Yangambi sous-estime la hauteur des arbres. Notre étude propose un modèle hauteur-diamètre basé sur le modèle de Michaelis-Menten ajusté pour chaque type d'utilisation des terres. Ce modèle a été précédemment proposé en Guyane française (Molto et al. 2013), spécifiquement dans les forêts d'Afrique centrale (Fayolle et al., 2016). Les estimations de biomasse aérienne dans les jachères de Yangambi sont inférieures à celles de Moonen et al. (2019) dans la province de la Tshopo, à 66 km de notre site ; la différence serait liée au nombre de rotations élevé dans la réserve de biosphère de Yangambi (Mangaza et al. 2021). Pour les plantations de cacaoyers, la biomasse aérienne à Yangambi est supérieure à celle trouvée par Batsi et al. (2021) dans le paysage de Bengamisa-Yangambi en RDC. Cette différence tiendrait à une grande densité (et diversité) d'arbres d'ombrage (Blaser et al. 2018) laissés en place lors de l'installation des plantations à Yangambi.

La richesse spécifique par parcelles de 0,25 ha dans la forêt mature de la réserve de biosphère de Yangambi (32,9 espèces) se rapproche de celle rapportée par Lisingo et al. (2015) dans la réserve de faune à okapis (RFO) (27,5 espèces) et à Uma (37,9 espèces), mais est inférieure à celle de Yoko (43,2 espèces). La richesse spécifique est importante dans les forêts secondaires et se rapproche de celle des forêts matures (Chazdon et al. 2009). La richesse spécifique dans les plantations des cacaoyers à Yangambi est supérieure à celle rapportée par Batsi et al. (2020) dans le paysage Bengamisa-Yangambi. Cette différence serait liée au mode d'installation des plantations, celles de Yangambi étant installées sur les terres forestières dégradées avec plusieurs espèces d'arbres forestiers laissées en place, alors que les cacaoyères du paysage Bengamisa-Yangambi ont été plantées sous des palmeraies (Batsi et al. 2020).

4.2. Trajectoire de conversion (dégradation et déforestation) et reconstitution

Alors que les études dans les forêts intactes ne mettent pas en évidence de relation entre biomasse aérienne et richesse spécifique (Sullivan et al. 2017), une relation positive a pu être établie le long du gradient de dégradation et de déforestation, depuis la forêt mature, et de reconstitution représentée par les différents types d'utilisation des terres à Yangambi. La conversion de la forêt mature en champs de cultures vivrières entraîne, en particulier entraîne une forte perte de biomasse (Vancutsem et al. 2021) et de diversité (Gibson et al. 2011), de 99,4 % et 97 % respectivement, dans la réserve de biosphère de Yangambi. Cependant, la biomasse aérienne et la diversité se reconstituent progressivement dans les jachères, après l'abandon des champs.

En ce qui concerne la diversité, il n'existe pas de substituts aux forêts matures lorsqu'il s'agit de maintenir la biodiversité tropicale (Gibson et al. 2011). Nos résultats montrent que, si la richesse spécifique est importante dans les forêts secondaires de 20 à 40 ans (Makana et Thomas 2006) et proche de celle de la forêt mature (Chazdon et al. 2009), la composition est complètement différente/dissimilaire de celle des forêts matures.

Dans le contexte de la disparition généralisée des forêts matures dans les régions tropicales, les jachères et les forêts secondaires sont néanmoins importantes pour la persistance des espèces forestières, et peuvent à ce titre jouer un rôle important pour la conservation de la biodiversité (Chazdon et al. 2009) et faire l'objet d'attention dans les initiatives visant à protéger les écosystèmes forestiers tropicaux. Elles jouent aussi un rôle important dans la préservation de la biomasse forestière, qui augmente avec l'âge de la jachère ou de la forêt secondaire (Mosnier et al. 2016).

Dans les zones déforestées et/ou dégradées, la pratique de l'agroforesterie, qui a montré son efficacité en termes de conservation de la biomasse aérienne et de la diversité (Blaser et al. 2018) par rapport aux champs de cultures vivrières, devrait être promue pour lutter contre la déforestation et la dégradation forestière. L'agroforesterie à base de cacaoyers est une stratégie fréquemment proposée dans des projets REDD+ (Réduction des émissions dues à la déforestation et à la dégradation des forêts) de la RDC, pour éviter la déforestation, tout en améliorant les conditions de vie des ménages paysans. Dans cette étude, nous avons pu démontrer que les cacaoyères présentent des niveaux de biomasse et de diversité élevés par rapport aux autres systèmes agroforestiers, mais un choix judicieux des zones d'installation des plantations est nécessaire, pour éviter que ces dernières remplacent les forêts matures et deviennent une source de déforestation, comme déjà signalé dans d'autres zones de la RDC (De Beule et al. 2014; Sonwa et al. 2020).

De plus, le cacao est l'une des principales cultures commerciales mondiales (Hosseini-Bai et al. 2019), et la demande mondiale en cacao est croissante (Blaser et al. 2018).

Néanmoins, il semble également important de discuter du rôle d'autres utilisations des terres que les cacaoyères dans les efforts pour stocker le carbone, préserver la biodiversité des écosystèmes forestiers, et assurer la sécurité alimentaire des populations. Sur le plan de la sécurité alimentaire, les forêts secondaires continuent de fournir aux ménages les produits forestiers non ligneux dont ils ont besoin (Moonen et al. 2019) et qui provenaient des forêts primaires. Les forêts secondaires fournissent aussi les terres qui peuvent être converties en cultures, tout comme les jachères, qui sont cependant moins riches en biomasse et en diversité. Ces dernières peuvent être améliorées via la régénération naturelle assistée, notamment en introduisant des légumineuses pour améliorer la fertilité des sols (Capellesso et al. 2020). Pour protéger les écosystèmes forestiers tropicaux, il est donc également important de s'intéresser aux cultures vivrières dont les cycles agronomiques incluent les jachères.

Conclusion

En République démocratique du Congo, dans la réserve de biosphère de Yangambi, la biomasse aérienne et la diversité varient significativement en fonction du type d'utilisation des terres, couvrant un gradient de déforestation et dégradation, et de reconstitution forestière (succession écologique). Dans les zones déforestées/dégradées, la culture du cacaoyer est une piste intéressante car elle constitue une culture pérenne qui conserve environ 50 % de biomasse aérienne et de diversité forestière. Cependant, l'installation des nouvelles plantations de cacaoyers ne doit pas présenter une nouvelle menace pour la forêt mature.

Construction du modèle hauteur-diamètre.

Trois modèles hauteur-diamètre ont été testés pour arriver à la construction du modèle local (Tableau 2-S1 et Figure 2-S1). Le modèle de Michaelis-Menten a été sélectionné sur la base de deux critères de performance : l'indice d'Ai-kaike (AIC) et l'écart-type résiduel (RSE).

Déforestation, dégradation et reconstitution forestière dans la province de la Tshopo
(République Démocratique du Congo)

Tableau 2-S1. Ajustement des modèles allométriques hauteur-diamètre sans et avec effet du type d'utilisation des terres. Les abréviations sont les suivantes : GIL pour la forêt mature à *Gilbertiodendron dewevrei* ; FMX pour la forêt mature mixte ; FSC pour la forêt secondaire ; JCH pour la jachère. Le meilleur modèle est indiqué en gras.

Type de modèle	Type d'utilisation des terres	a	b	c	AIC	RSE
I. Modèle général sans effet du type d'utilisation des terres						
1. Modèle monotonique						
(m1) Modèle de puissance, $H = a * D^b$	Tous (n=175)	2,67	0,605	-	1117,1	5,82
2. Modèles asymptotiques						
(m2) Modèle exponentiel à 3 paramètres, $H = a - b * \exp(-c * D)$	Tous (n=175)	49,1	48,1	0,0179	1113,3	5,742
(m3) Modèle de Michaelis Menten, $H = a * D/(b + D)$	Tous (n=175)	70	69,3	-	1110,8	5,717
II. Modèle spécifique à chaque type d'utilisation des terres						
(m1) Modèle de puissance, $H = a * D^b$						
	GIL (n=58)	3,43	0,578	-	339	5,089
	FMX (n=42)	4,16	0,489	-	342,6	4,484
	FSC (n=55)	3,48	0,493	-	252,4	4,66
	JCH (n=20)	2,64	0,518	-	113,9	3,79
2. Modèles asymptotiques						
(m2) Modèle exponentiel à 3 paramètres, $H = a - b * \exp(-c * D)$	GIL (n=58)	53	53	0,0208	337,2	4,96
	FMX (n=42)	40,3	40	0,0263	337,4	4,251
	FSC (n=55)	26,2	34,1	0,0568	247,1	4,324
	JCH (n=20)	22,9	22,1	0,0383	115,7	3,875
(m3) Modèle de Michaelis Menten, $H = a * D/(b + D)$	GIL (n=58)	76,6	62,8	-	334,8	4,898
	FMX (n=42)	54,7	43,8	-	335,3	4,21
	FSC (n=55)	39,2	31,3	-	248,2	4,432
	JCH (n=20)	31	28,9	-	113,5	3,751

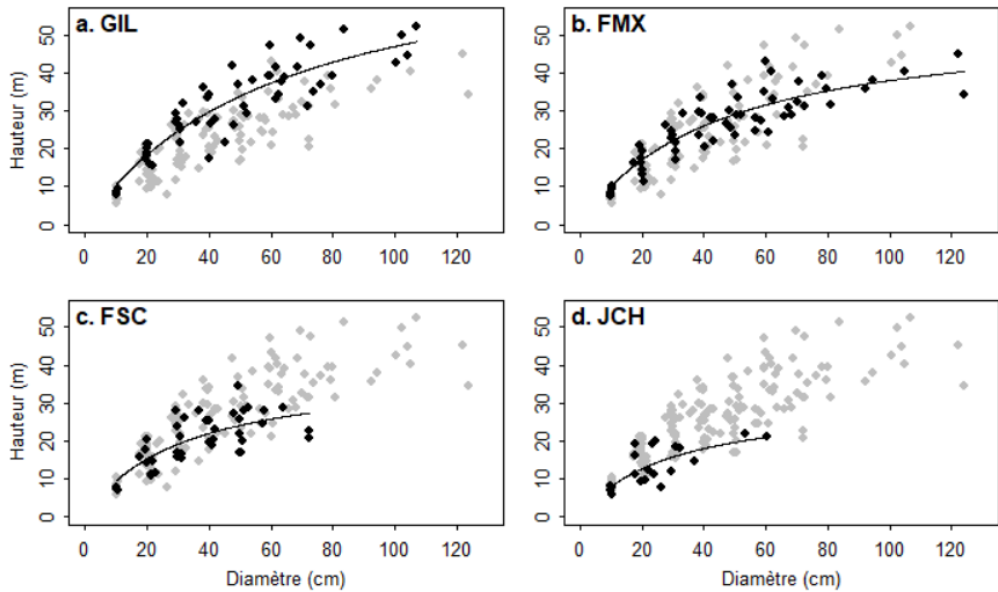


Figure 2-S1. Relations allométriques hauteur-diamètre spécifiques aux différents types d'utilisation des terres. GIL = forêt mature à *Gilbertiodendron dewevrei* (a) ; FMX = forêt mature mixte (b) ; FSC = forêt secondaire (c) ; JCH = jachère (d). Les courbes correspondent aux relations ajustées du modèle de Michaelis-Menten (m3) pour chaque type d'utilisation des terres (en noir) ; les arbres inventoriés dans les autres utilisations des terres sont également indiqués (en gris).

Chapitre 3

Carbon stocks and tree diversity across land uses in the inner Congo Basin



Préambule

Le chapitre précédent a analysé, via les différents types d'utilisation des terres, l'impact de la déforestation et de la dégradation forestière sur les stocks de carbone et la diversité forestière à Yangambi, établissant un constat local sur ces dynamiques dans le Bassin du Congo. Le chapitre 3 prolonge cette démarche en élargissant le cadre spatial à l'échelle de la Tshopo, la plus grande province de RDC, afin d'évaluer dans quelle mesure ces observations reflètent des dynamiques régionales plus larges. Pour ce faire, un data paper en cours de préparation pour soumission dans *Scientific Data* (Springer Nature) compile et standardise des inventaires forestiers issus de plusieurs sites du Bassin du Congo, en documentant la diversité, les attributs structuraux des différents types d'utilisation des terres et les covariables environnementales associées. Des inventaires ont été réalisés le long de trois axes routiers autour de Kisangani (Buta, Ituri, Lubutu) jusqu'à 150 km, dans 27 villages (3 axes $\times$ 3 distances $\times$ 3 villages). Six types d'utilisation des terres ont été échantillonnés par village, à savoir : la forêt mature mixte, les forêts secondaires (20 à 60 ans), les vieilles jachères (10 à 20 ans), les jeunes jachères (5 à 10 ans), les plantations de palmiers à huile et de cacaoyers, et les champs des cultures vivrières, totalisant 161 parcelles de 0,25 ha (soient 40,25 ha). Ce jeu de données constitue à la fois une ressource scientifique ouverte et réutilisable pour la communauté travaillant sur les forêts tropicales africaines, et le socle empirique sur lequel repose le cadre de modélisation développé dans le Chapitre 5.

Abstract

Because of demographic growth and agricultural expansion, tropical forests of central Africa are increasingly threatened by deforestation. In the inner Congo basin, the forest landscape consists in mosaics of productive food crop fields and perennial crop plantations, fallows, patches of regrowing secondary forest, and old-growth forest. Here we present a dataset of 161 plots of 0.25 ha established around 27 villages across the Tshopo Province, Democratic Republic of the Congo, covering six major land-use types: mixed old-growth forests, secondary forests (20–60 years old), old (10–20) and young fallows (5–10), plantations (cocoa and oil palm), and food crop fields. In each plot, all woody individuals with a diameter at breast height (DBH) ≥ 10 cm were identified, measured, and additional information on crown illumination and liana infestation was visually assessed. The inventory includes 14,052 individuals from 286 species and 55 families, among which 10,706 trees with DBH ≥ 10 cm. This dataset represents one of the largest standardized floristic inventories across land uses in the inner Congo Basin, and provides a valuable resource for testing ecological hypotheses, calibrating remote sensing products, and supporting conservation and carbon-accounting initiatives in central Africa.

Keywords: Agriculture, Carbon stock, Central Africa, Deforestation, Democratic Republic of the Congo, Diversity, Land use, Secondary forest, Tropical forest.

1. Background & Summary

Tropical forests in central Africa are undergoing accelerated deforestation and degradation, although they remain relatively preserved compared to other tropical regions (Vancutsem et al. 2021). In the Democratic Republic of the Congo (DRC), rapid population growth (The World Bank Group 2023) and expanding smallholder agriculture (Tyukavina et al. 2018) have driven deforestation rates estimated at 500,000 to 1.1 million hectares annually between 2010 and 2020 (FAO 2020b; WRI 2025).

Remote sensing monitoring of forest degradation and deforestation remains challenging due to persistent cloud cover in the tropics (Flores-Anderson et al. 2023). Recent products such as the 30-m resolution Tropical Moist Forest (TMF) map provide multi-decadal estimates of forest cover change (Vancutsem et al. 2021; Bourgoin et al. 2024), including in DRC (Mangaza et al. 2026), but cannot yet distinguish forest types or recovery stages. Moreover, most sensors saturate at high carbon stocks (Wang et al. 2024), a limitation that upcoming satellites such as BIOMASS and NISAR are designed to address (Banda et al. 2020; Duncanson et al. 2020). Ground-based plot data are therefore essential for calibrating and validating these products. While substantial efforts have built plot networks in structurally intact forests (ForestPlots.net et al. 2021), sampling across vegetation and land-use types is specifically needed to capture structural gradients (Chave et al. 2019) and to analyze forest recovery trajectories.

Tropical forests exhibit strong recovery potential following disturbances such as selective logging (Gourlet-Fleury et al. 2013) and shifting cultivation (Bongers et al. 2015; Makelele et al. 2021; Chazdon et al. 2025). However, recovery rarely returns forests to pre-disturbance conditions and arrested succession have also been observed (Tymen et al. 2016). Forest structure and tree species richness often recover relatively rapidly, while species composition recovers very slowly (Mangaza et al. 2022). Although forest recovery models are now available (Maurent et al. 2023) and have enabled exploration of multiple dimensions of succession (Poorter et al. 2023), recovery trajectories have been barely explored in central Africa or using limited data (Bauters et al. 2019; Makelele et al. 2021), and the full land-use gradient remain poorly documented (Chazdon et al. 2007).

Beyond aboveground biomass, diversity and composition, additional structural attributes can serve as rapid indicators of disturbance and recovery. Crown illumination index and liana infestation are such attributes that respond rapidly to

disturbance and succession: canopy openness increases after clearing, favoring liana proliferation, while progressive canopy closure during recovery restores understory shade (Sheil et al. 2006; Rutishauser et al. 2011). The two indices are therefore used as independent structural indicators of canopy openness and disturbance history, complementing biomass and diversity metrics to characterize the disturbance–recovery gradient across land-use types (Schnitzer et Bongers 2002; Keeling et Phillips 2007).

Ground-based plot data spanning a wide range of land uses and structural conditions are critically needed to monitor carbon stocks, tree diversity and species composition, to calibrate and validate remote sensing products in central Africa, a region that remained largely undersampled (ForestPlots.net et al. 2021; Wang et al. 2024), and to parameterize regional to global forest dynamics models (Hiltner et al. 2018; Eckes-Shephard et al. 2025). Here, we present a dataset of 161 0.25-ha plots (40.25 ha total) covering six major land-use types: mixed old-growth forests, secondary forests (20–60 years old), old fallows (10–20 years old), young fallows (5–10 years old), cocoa and oil palm plantations, and food crop fields, that were installed in the vicinity of 27 villages sampled across the Tshopo Province, DRC. This dataset constitutes a regional body of local chronosequences that complements published local chronosequences in the DRC, in the Maringa-Lopori-Wamba forest landscape (Bauters et al. 2019; $n=15$ 1-ha plots) and around the forest reserve of Yoko (Makelele et al. 2021; $n=18$ 0.16-ha plots) for large-scale forest recovery analysis. However, exploiting chronosequence data requires careful attention to data quality. A recurrent challenge is that stand age estimates derived from farmer interviews may be unreliable and potentially biasing structural and diversity metrics relative to reported ages. Validation of age estimates against expected recovery patterns is therefore essential. Crown illumination index and liana infestation — being sensitive to canopy closure and disturbance history — further offer a means to independently corroborate the successional position of plots along the chronosequence. This dataset was therefore used to address the following research questions:

(1) Do plot age estimates obtained through local interviews align with expected recovery patterns for aboveground biomass, tree diversity and species composition, , as documented in local chronosequence studies (Makelele et al. 2021, Poorter al., 2021)

(2) Do crown illumination and liana infestation indices vary systematically across land-use types, reflecting gradients in canopy closure and structural complexity along the disturbance–recovery gradient (Sheil et al. 2006; Rutishauser et al. 2011)?

We hypothesized that, despite the inherent uncertainty of interview-based age estimates, the chronosequence approach would nonetheless capture ecologically coherent recovery trajectories for aboveground biomass, tree diversity and species composition, consistent with independent structural indicators and with patterns documented elsewhere in the Congo Basin and across the tropics.

2. Methods

2.1. Study area

The inventory was carried out in the Tshopo province, largest province of DRC, covering 200,240 km² (Moonen et al. 2016). Plots were installed up to 150 km from Kisangani, along three main road axes (Figure 3-1).

The landscape is relatively flat, with altitudes between 200 and 500 m (Sys 1960). The soils are mainly ferralsols (Mantel et al. 2023), <https://soilgrids.org/>. The climate, Af type of Köppen and North DRC type of Philippon et al. (Philippon et al. 2019), is equatorial continental with no distinct dry season. Mean annual rainfall varies between 1,600 and 1,800 mm and mean annual temperature between 24 and 25°C (Bolakonga 2013). Long-term climate records in the Yangambi biosphere reserve indicate a significant warming trend and a trend towards more intense precipitation seasonality (Kasongo Yakusu et al. 2023).

The Tshopo province is mainly covered by dense moist forest (87%, (Vancutsem et al. 2021)), mostly evergreen, with some semi-deciduous groves on hills and plateaus (F. White 1983; Lejoly et al. 2010). Agricultural areas (~10%) concentrate along roads and rivers, and around large cities (Omasombo et al. 2020; Balandi et al. 2024). The population is estimated to 2.582 million inhabitants (INS 2021), with c. 20% living in Kisangani (Moloba et al. 2019; Sonwa et al. 2020). Agriculture is the primary source of income (Moonen et al. 2019), concerning about 83% of households (INS 2021).

2.2. Sampling design

Field inventories were conducted along the three main road axes linking Kisangani to the rest of the province, along the Buta axis (north), the Ituri axis (east) and the Lubutu axis (southeast). Plots were installed in the vicinity of villages located at fixed

distance intervals from Kisangani (0-50; 50-100 and 100-150 km) and where household interviews were conducted (Mangaza et al. 2026). Three villages were sampled per interval and axis. In total, 27 villages were selected for plot installation (3 axes x 3 intervals x 3 villages).

In the surrounding of each village, one plot was installed in each of the six land use types: mixed old-growth forests (27 plots), secondary forests (20 to 60 years old, 26 plots), old fallows (10 to 20 years old, 27 plots), young fallows (5 to 10 years old, 27 plots), plantations (27 plots, 14 in cocoa and 13 in oil palm plantations) and food crop fields (mainly cassava and rice, 27 plots). In one occasion, the land-use type was not found, leading to a slightly unbalanced design totaling 161 plots of 0.25 ha (40.25 ha in total), spread over 33,000 km². Within each village, the specific plot for each land-use type was selected in agreement with local authorities and landholders.

The Stand age of fallows and secondary forests was determined through interviews with both current and former landholders of each plot, conducted with the help of village authorities, to reconstruct the full land-use history and management of each site. Respondents were asked about the year of last forest clearing, the duration and type of prior cultivation, the number of cultivation cycles, the year of abandonment, and whether any trees had been retained on the plot at the time of abandonment (remnant trees). The presence of remnant trees in fallows and secondary forests was thus recorded both through interviews and verified during the field inventory. Where respondents could not provide an exact year, ages were reconstructed using locally meaningful temporal landmarks (e.g., births, deaths, or community events). Plot selection was restricted to sites with a clear and unambiguous land-use history and management, as confirmed by the informants interviewed. Prior to data collection, oral informed consent was obtained from village authorities and from the current landholders or customary owners of each plot, following standard practice for community-based fieldwork in this region.

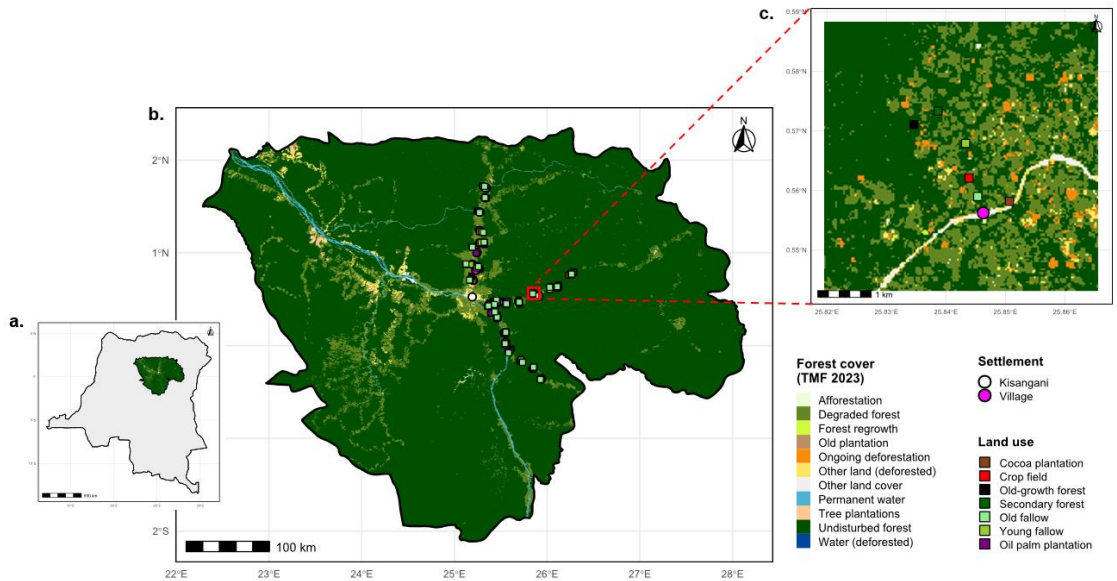


Figure 3-1. Plot network across the study area. Location of the Tshopo Province within the Democratic Republic of the Congo (a). Distribution of inventory plots across the 27 sampled villages in the Tshopo Province, with color-coded plots by land-use type (b); background map shows forest cover classes from the Tropical Moist Forest product (TMF 2023; (Vancutsem et al. 2021)). Spatial arrangement of the six land-use plots around Batiapanga village (c).

2.3. Plot installation

Each 0.25-ha plot (50 m x 50 m) was labelled with a unique plot ID referring to the road axis, distance to Kisangani, village name and land-use type. Plots were oriented northward and both the external and internal (splitting the plots into 25 m x 25 m quarters) transects were delineated using a compass (Suunto KB-14/360R G) to ensure consistent layout. The reference point (0,0), corresponding to the center of the plot, was georeferenced using a GPS (Garmin GPSMAP 65) in track mode to improve positional accuracy. To standardize data collection and facilitate comparisons across studies (Kompanyi et al. 2025), each 0.25-ha plot was subdivided into four quarters, surveyed in the same predefined order. A central subplot (10 m x 10 m) was also installed for the inventory of small trees.

2.4. Inventory

Tree numbering. All trees with a DBH ≥ 10 cm were inventoried within each 0.25-ha plot and trees with a DBH ≥ 5 and <10 cm within the central 10×10 m subplot. Each tree was tagged in the field with a unique identifier (ID), combining the

individual tree number and the plot ID. For multi-stemmed individuals, one single tag was used, and the different stems were labelled with letters.

Botanical identification. Species identification (sp. ID) followed the African Plant Database nomenclature (<https://africanplantdatabase.ch/>). When needed, botanical samples were collected for subsequent identification at the University of Kisangani by experienced botanists.

Diameter measurement. (i) *For forest trees.* Stem diameter (D, in cm) was measured with a diameter tape at 1.3 m or 30–50 cm above stem irregularities when present. For multi-stemmed trees, all stems with DBH of ≥ 10 cm in the plots, and between 5 and 10 cm DBH in the subplots, were measured separately. The point of measurement (POM) was recorded for each stem. (ii) *For woody crops.* The diameter of oil palms was measured at 1.3 m (Migolet et al. 2020), and that of cocoa tree at 30 cm (Andrade et al. 2008).

Height measurement. Total tree height (H, in m) was measured with an ultrasonic dendrometer (Vertex V 360) for a subset of six trees per plot covering the diameter range in the plot. The largest tree in the plot was systematically measured, and one tree was randomly selected in the following diameter classes ([10-20[, [20-30[, [30-40[, [40-50[and ≥ 50 cm).

Crown illumination index. Crown illumination (exposure) index (CII) of Dawkins and Field (Dawkins et Field 1978) was visually estimated for all trees with a DBH ≥ 10 cm, according to five categories from understory trees with no direct light (1), upper understory with a bit of lateral light (2), low canopy with partial vertical light (3), upper canopy with vertical light (4) and emergent trees with free crowns (5).

Liana infestation. Liana infestation (LI) was visually assessed for all trees with a DBH ≥ 10 cm (Rutishauser et al. 2011) according to four classes: no liana infestation (0 %), small infestation (< 25 %), medium infestation (25-50 %) and high infestation (> 50 %).

3. Data analyses

Species composition

We first determined the five most abundant species (Table 3-1) in the land-use types. We further explored variation in tree species composition across forest land-use types

using non-symmetric correspondence analysis (NSCA) on the plot $\times$ species abundance matrix, restricted to the plots installed in the forest land-use types, including mixed old-growth forests, secondary forests, and both old and young fallows.

Calculation of structural attributes

For each plot, we calculated a set of structural attributes (Poorter et al. 2015), including stem density per hectare, basal area per hectare, the average wood density weighted by basal area, and the aboveground biomass per hectare (AGB), only considering trees with DBH ≥ 10 cm. As we only measured height for a sub-sample of 576 trees with DBH ≥ 10 cm (5.4 % of 10,670 trees inventoried in this diameter class), we fitted a local height-diameter allometric model to estimate the height of unmeasured trees. Based on Akaike Information Criteria (AIC) and Residual Standard Deviation (RSE), we selected the Michaelis-Menten model (Molto et al. 2013) among a set of allometric models (Fayolle et al. 2016). We fitted specific models for each forest land-use type and used the fallow model to estimate the height of trees in plantations. We used species-level averages from international (Zanne et al. 2009) and regional (Fayolle et al. 2018; Verbiest et al. 2026) databases to assign wood density values; otherwise, we used genus averages. We then estimated the above-ground biomass (AGB) for each tree with the pantropical allometric model of Chave et al. (Chave et al. 2014), that was earlier validated for central Africa (Fayolle et al. 2018): $AGB = 0.0673 * (\rho D^2 H)^{0.976}$, where ρ is wood density, D stem diameter, and H total tree height. For woody crops, we used specific equations: Migolet et al. (Migolet et al. 2020) for oil palms ($AGB = \exp(-6.256 + 3.100 * \ln(D))$) and Andrade et al. (Andrade et al. 2008) for cocoa trees ($AGB = 10^{(-1.625 + 2.63 * \log(d30))}$).

Calculation of diversity indices

In the same line, we calculated diversity indices for each plot, and for trees with DBH ≥ 10 cm, including observed tree species richness (Sobs), Fisher's alpha, and the number of singletons and doubletons. Fisher's alpha was further used to estimate standardized species richness per hectare following (ter Steege et al. 2013): $S(N) = \alpha \times \ln(1 + N/\alpha)$, where N is stem density per hectare and α is Fisher's alpha. This standardization allows cross-study comparison of species richness at a common sampling effort, independently of plot size and stem density, and was applied consistently to our data and to the published values of Makelele et al. (2021) used in the Technical Validation. Because most structural and diversity variables are positively skewed (R^+ distributions), median and interquartile range (IQR) were computed in addition to the mean and standard deviation reported (Table 3-S1). As a

complementary richness estimator, we also computed the bias-corrected Chao1 index (Chao 1987) for each land-use type, pooling individuals across plots (Table 3-S2); Chao1 estimates should be interpreted with caution for land-use types with small sample sizes (e.g., food crop fields), where the singleton-to-abundance ratio makes the estimator unstable.

Statistical analysis testing the effect of land-use and stand age. We tested differences in structural attributes and diversity indices between land-use types using one-way ANOVA, after verifying normality and homoscedasticity with Shapiro-Wilk and Bartlett tests, respectively. When significant differences were detected ($P < 0.05$), we performed pairwise comparisons using Tukey's HSD post-hoc test (Hothorn et al. 2008). We used the non-parametric Kruskal-Wallis test followed by Dunn's post-hoc test when assumptions of normality or homoscedasticity were not met.

We finally evaluated differences in the distributions of crown illumination index (CII) and liana infestation across land-use types using Pearson's chi-squared tests. To validate interview-based age estimates, we plotted AGB and species richness per hectare as a function of stand age across all fallow and secondary forest plots ($n = 80$), and compared the observed trajectories with published values from chronosequence studies conducted in comparable Congo Basin landscapes: Makelele et al. (2021) at Yoko Reserve (18 plots of 0.16 ha) et pantropical level (Poorter et al. 2016; Rozendaal et al. 2019).

All analyses were performed in R version 4.5.1 (RStudio 2025.5.1.513) using packages *ade4* (Dray et Dufour 2007) for NSCA ordinations, *vegan* (Oksanen 2025) for diversity analyses, and *ggplot2* (Wickham 2016) for graphs.

4. Data Records

The dataset is publicly available at the Open Repository under a CC-BY 4.0 licence (Mangaza et al. submitted). The repository contains three files:

Tree_inventory_tshopo.csv contains individual-level measurements for all woody individuals recorded across the 161 plots. Each row is assigned to a unique identifier (ID). Plot-level identifiers (Road_axis, Interval, Village_site, Dist_kis, Land_use, ID_plot) are repeated in each row to facilitate stand-alone use of this file (see *Plots_tshopo.csv*). The column *Sampling_unit* indicates whether the individual was recorded in the main 0.25-ha plot or in the central 10×10 m subplot. Botanical identification is provided at family (Family) and species (Species) level. Stem diameter in cm (D) is provided with its the point of measurement height in m (POM).

The crown illumination index (CII) and liana infestation class (LI) are assessed for all individuals in the plot. Total tree height in m (H) is also provided.

Plots_tshopo.csv contains plot-level identifiers, spatial coordinates, stand age, and structural and diversity attributes computed for all woody individuals with DBH ≥ 10 cm. Plot-level identifiers include the road axis (Road_axis), the distance interval from Kisangani city (Interval), the village name (Village_site), the distance from Kisangani in km (Dist_kis), the land-use type (Land_use), and the unique plot identifier (ID_plot). GPS coordinates of the plot centrepoint are provided (coord_x = longitude, coord_y = latitude). Stand age in years (Age) and number of cultivation cycles (Rotation) are available for fallow and secondary forest plots. Computed structural attributes include aboveground biomass (AGB, Mg ha⁻¹), community-weighted mean wood density (WD, g cm⁻³), basal area (G, m² ha⁻¹), stem density for all woody individuals (N_all, stems ha⁻¹) and for trees only (N_tree, stems ha⁻¹). Diversity attributes include observed species richness for all woody individuals (Sobs_all) and for trees (Sobs_tree) per plot, and per hectare (Sobs_ha), Fisher's alpha diversity index (F_alpha), and the number of singletons (Singleton) and doubletons (Doubleton).

Species_tshopo.csv provides a reference table for all woody species recorded across the 161 plots. Each row contains the botanical family (Family), the species name (Species), the species-level mean wood density (WD, g cm⁻³), the source of wood density (WD_source) and the taxonomic level (Taxonomic_level).

The R scripts used for data processing and analysis are available (see Code Availability section).

5. Data overview

The inventory dataset contains 14,052 woody individuals across the 161 plots, representing 286 species and 55 botanical families. For trees with DBH ≥ 10 cm ($n = 10,706$ individuals, 275 species, 54 families), the most species-rich families were Fabaceae (51 species; 18.5 %), Euphorbiaceae (16 species; 5.8 %) and Meliaceae (15 species; 5.5%). The most abundant species were *Musanga cecropioides* (2,060 individuals; 19.2%), *Macaranga spinosa* (678; 6.3 %), *Tetrorchidium didymostemon* (494; 4.6 %) and *Pycnanthus angolensis* (489; 4.6 %), all pioneer species characteristic of disturbed and early successional vegetation in the Congo Basin.

Structural attributes and diversity indices varied markedly across land-use types (Table 3-1), from mixed old-growth forests (AGB: 367.2 ± 84.8 Mg ha⁻¹; species richness: 43.3 ± 9.2 species per 0.25-ha plot) to food crop fields (AGB: 40.5 ± 33.2 Mg ha⁻¹; species richness: 3.6 ± 1.5 species).

density also varied significantly across land-use types, increasing from 0.452 ± 0.045 g cm⁻³ in young fallows to 0.625 ± 0.051 g cm⁻³ in mixed old-growth forests. Median and IQR values (Table 3-S1) confirm this ranking but reveal a markedly right-skewed distribution for stem density and richness in plantations and food crop fields, reflecting heterogeneous management intensity within these land-use types.

Floristic composition likewise differed markedly across forest land-use types (Figure 3-2), with old-growth forests characterized by late-successional shade-tolerant species such as *Greenwayodendron suaveolens*, *Staudtia kamerunensis* and *Strombosiopsis tetrandra*, and early successional fallows dominated by pioneers including *Musanga cecropioides* and *Macaranga* spp. Despite a progressive floristic shift along the chronosequence, secondary forests remained compositionally distinct from old-growth forests even after 60 years.

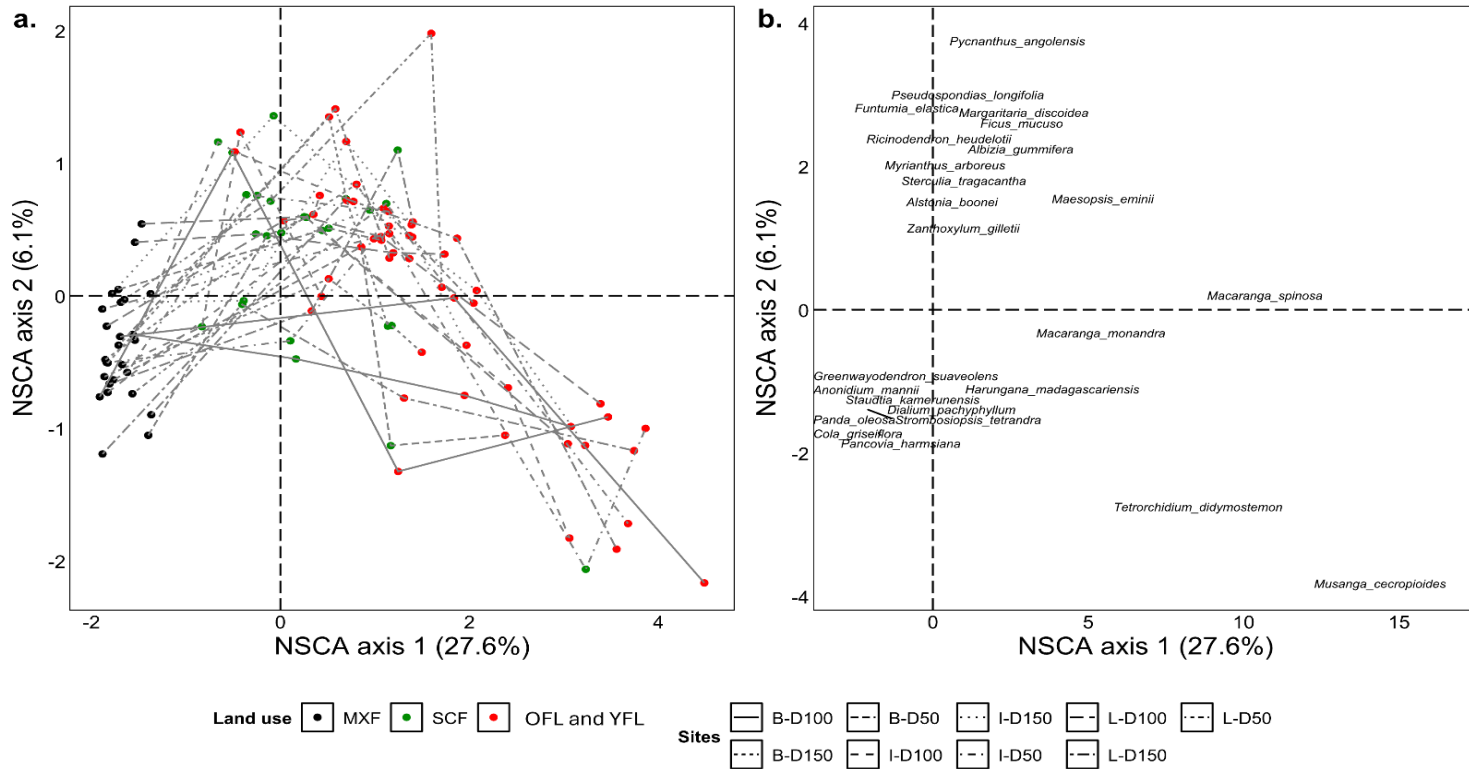


Figure 3-2. Variation in tree species composition as revealed by a Non Symetric Correspondance Analysis (NSCA): plot (a) and species (b) scores in the ordination space; with MXF for mixed old-growth forest, SCF for secondary forest, OFL for old fallow and YFL for young fallow. Abbreviations for sites correspond to B for the Buta axis, I for the Ituri axis, L for the Lubutu axis, D50 for 0 km to 50 km from Kisangani, D100 for 50 to 100 km, and D150 for 100 to 150 km.

Chapitre 3: Carbon stocks and tree diversity across land uses in the inner Congo Basin

Table 3-1. Mean values ($\pm$ standard deviation) of structural attributes and diversity indices by land-use types in the Tshopo province. Structural attributes including stem density, basal area, average wood density weighted by basal area, and above-ground biomass; and diversity indices including tree species richness observed per 0.25 ha plot, Fisher's alpha index, and number of singletons and doubletons, are given by land-use type including mixed old-growth forest (MXF), secondary forest (SCF), old fallow (OFL), young fallow (YFL), cocoa plantation (CCO), oil palm plantation (PLM) and food crop field (FCP). The five most abundant woody species are also indicated. Land-use types not sharing the same letter on the same line differ significantly ($P < 0.05$).

	MXF (n=27)	SCF (n=26)	OFL (n=27)	YFL (n=27)	CCO (n=14)	PLM (n=13)	FCP (n=27)
A. Structural attributes							
Stem density (trees ha ⁻¹)	407 $\pm$ 83 ^a	375 $\pm$ 84 ^{a,b}	402 $\pm$ 118 ^{a,b}	330 $\pm$ 121 ^b	87 $\pm$ 81 ^c	50 $\pm$ 77 ^c	18 $\pm$ 6 ^c
Stem density (trees+ woody crops ha ⁻¹)	407 $\pm$ 83 ^b	382 $\pm$ 85 ^b	406 $\pm$ 112 ^b	339 $\pm$ 122 ^b	772 $\pm$ 167 ^a	194 $\pm$ 107 ^c	19 $\pm$ 7 ^d
Basal area (m ² ha ⁻¹)	35.1 $\pm$ 7.1 ^a	26.3 $\pm$ 5.9 ^{b,c}	23.8 $\pm$ 6.0 ^{b,c}	13.8 $\pm$ 7.8 ^d	19.5 $\pm$ 9.2 ^{c,d}	30.6 $\pm$ 11.9 ^{a,b}	5.1 $\pm$ 3.6 ^e
Wood density (g cm ⁻³) weighed by basal area	0.625 $\pm$ 0.051 ^a	0.478 $\pm$ 0.042 ^c	0.447 $\pm$ 0.052 ^d	0.452 $\pm$ 0.045 ^d	0.584 $\pm$ 0.012 ^b	0.592 $\pm$ 0.031 ^{b,c}	0.558 $\pm$ 0.098 ^b
Above-Ground Biomass (Mg ha ⁻¹)	367.2 $\pm$ 84.8 ^a	185.6 $\pm$ 49.7 ^b	141.7 $\pm$ 41.2 ^b	70.1 $\pm$ 47.7 ^c	79.3 $\pm$ 52.3 ^c	86.6 $\pm$ 53.2 ^c	40.5 $\pm$ 33.2 ^d
H-D model: H = a * D/(b + D)	a=41.7; b=30.8	a=34.9; b=21.1	a=31.6; b=19.6	a=28.3; b=15.9			
B. Diversity and dominance							
Richness (species plot ⁻¹)	43.3 $\pm$ 9.2 ^a	32.7 $\pm$ 8.7 ^b	22.9 $\pm$ 8.9 ^c	20.1 $\pm$ 7.1 ^{c,d}	12.8 $\pm$ 9.9 ^{d,e}	7.7 $\pm$ 7.3 ^{e,f}	3.6 $\pm$ 1.5 ^f
Richness (species ha ⁻¹)	78.9 $\pm$ 19.6 ^a	56.1 $\pm$ 17.2 ^b	36.1 $\pm$ 15.7 ^c	32.3 $\pm$ 13.1 ^c	17.5 $\pm$ 14.5 ^{d,e}	13.7 $\pm$ 12.0 ^{d,e}	9.8 $\pm$ 5.0 ^e
Fisher's alpha index	30.2 $\pm$ 10.8 ^a	19.0 $\pm$ 7.7 ^b	10.2 $\pm$ 5.6 ^b	9.6 $\pm$ 5.2 ^b	3.5 $\pm$ 3.4 ^c	3.7 $\pm$ 11.7 ^c	8.0 $\pm$ 6.6 ^b
Number of singletons	24 $\pm$ 7 ^a	17 $\pm$ 6 ^b	11 $\pm$ 5 ^c	10 $\pm$ 4 ^c	8 $\pm$ 7 ^{c,d}	4 $\pm$ 4 ^d	3 $\pm$ 1 ^d
Number of doubletons	8 $\pm$ 2 ^a	6 $\pm$ 3 ^b	4 $\pm$ 2 ^{b,c}	4 $\pm$ 3 ^{b,c}	2 $\pm$ 2 ^{c,d}	1 $\pm$ 2 ^d	1 $\pm$ 1 ^d
Most abundant species	<i>Petersianthus macrocarpus</i>	<i>Musanga cecropioides</i>	<i>Musanga cecropioides</i>	<i>Musanga cecropioides</i>	<i>Theobroma cacao</i>	<i>Elaeis guineensis</i>	<i>Petersianthus macrocarpus</i>
	<i>Staudtia kamerunensis</i>	<i>Macaranga spinosa</i>	<i>Tetrorchidium didymostemon</i>	<i>Macaranga spinosa</i>	<i>Elaeis guineensis</i>	<i>Theobroma cacao</i>	<i>Alstonia boonei</i>

Déforestation, dégradation et reconstitution forestière dans la province de la Tshopo (République Démocratique du Congo)

<i>Trilepisium madagascariens e</i>	<i>Petersianthus macrocarpus</i>	<i>Macaranga spinosa</i>	<i>Pycnanthus angolensis</i>	<i>Musanga cecropioides</i>	<i>Funtumia elastica</i>	<i>Pycnanthus angolensis</i>
<i>Coelocaryon preussii</i>	<i>Pycnanthus angolensis</i>	<i>Pycnanthus angolensis</i>	<i>Tetrorchidium didymostemon</i>	<i>Petersianthus macrocarpus</i>	<i>Trilepisium madagascariens e</i>	<i>Elaeis guineensis</i>
<i>Pycnanthus angolensis</i>	<i>Funtumia elastica</i>	<i>Macaranga monandra</i>	<i>Harungana madagascariens is</i>	<i>Pycnanthus angolensis</i>	<i>Macaranga spinosa</i>	<i>Margaritaria discoidea</i>

6. Technical validation

We assessed the reliability of the dataset by addressing the two research questions defined in the Background & Summary. We first evaluated whether interview-based age estimates are consistent with expected AGB, tree diversity and species composition recovery patterns or trajectories, using published regional chronosequence data as benchmarks. We then examined whether crown illumination index and liana infestation vary systematically across land-use types, providing independent structural corroboration of the successional position of plots.

Age estimates and recovery trajectories

We compared observed AGB and species richness recovery trajectories with independent chronosequence data from Makelele et al. (2021) at Yoko Reserve near Kisangani (18 plots of 0.16 ha; 5, 12, 20 and 60 years old, and old-growth) and general patterns at pantropical level (Poorter et al. 2016; Rozendaal et al. 2019).

AGB increased from 70.1 ± 47.7 Mg ha⁻¹ in young fallows to 185.6 ± 53.2 Mg ha⁻¹ in secondary forests, corresponding to 50% of the old-growth mean (367.2 ± 84.8 Mg ha⁻¹) and consistent with the 43% recovery reported at 60 years by Makelele et al. (2021). Standardized species richness (at 400 stems ha⁻¹) increased from 32.3 ± 13.3 to 78.9 ± 19.6 species ha⁻¹ across the same gradient, matching the increasing trend reported by Makelele et al. (2021) across their five successional stages (7.9 to 67.3 species ha⁻¹).

These local trajectories are also consistent with the broader pantropical pattern described by the 2ndFOR network of Neotropical chronosequences (Poorter et al. 2016; Rozendaal et al. 2019): across 41 and 56 sites, respectively. AGB reaches a median of 122 Mg ha⁻¹ (range 20-225) after 20 years and requires approximately 66 years to reach 90% of old-growth values, while 80% of old-growth species richness is typically recovered within 20 years. The comparatively slower recovery of AGB and richness observed here falls within this expected range and is consistent with previously reported slower recovery in the Congo Basin relative to Neotropical forests.

Beyond comparisons with published chronosequences at discrete successional stages, we tested the relationship between reported stand age (as a continuous variable, from farmer interviews) and recovery of AGB and species richness directly within our own dataset (fallow and secondary forest plots, $n = 80$, ages 5–60 years). Both AGB and

species richness (per hectare) increased monotonically and significantly with reported stand age (Spearman's $\rho = 0.727$, $p = 2.2 \times 10^{-14}$ for AGB; $\rho = 0.521$, $p = 7.3 \times 10^{-7}$ for richness). A saturating growth model ($Y(t) = Y_{\max} \times (1 - e^{-kt})$) was fitted to these data, where $Y(t)$ is the predicted AGB or species richness at stand age t (in years), $Y_{\max}$ is the asymptotic value approached as t increases (i.e., the maximum recovery level attainable within the fitted age range, not the old-growth mean itself, since the model was fitted only to plots ≤ 60 years old), and k is the recovery rate constant (yr^{-1}), with higher values indicating faster initial recovery and shorter time to approach the asymptote. This model yielded $\text{AGB}(t) = 226.9 \times (1 - e^{-0.066t})$ ($R^2 = 0.53$) and $\text{Richness}(t) = 55.3 \times (1 - e^{-0.114t})$ ($R^2 = 0.25$). For AGB, this corresponds to a fitted asymptote of 226.9 Mg ha^{-1} — well below the old-growth mean of 367.2 Mg ha^{-1} — confirming that, on average, AGB recovery remains incomplete even at 60 years within our chronosequence. For richness, the higher rate constant ($k = 0.114$ vs. 0.066 for AGB) indicates a comparatively faster approach to its (lower-confidence) asymptote, consistent with the well-documented pattern that structural and diversity attributes recover faster than biomass in early succession. The markedly lower R^2 for richness than for AGB is consistent with the greater sensitivity of species richness to factors other than time since disturbance and mirrors the more variable recovery rates expected across (Chazdon et al. 2016; Poorter et al. 2021).

Crown illumination index and liana infestation

The crown illumination index (CII) varied significantly across land-use types ($\chi^2 = 135.46$, $\text{df} = 9$, $p\text{-value} < 2.2\text{e-}16$) (Figure 3-3). Mixed old-growth forests showed the most heterogeneous vertical structure, with trees distributed across all illumination classes, reflecting the multi-layered canopy architecture characteristic of undisturbed tropical forests (Dawkins et Field 1978; Jennings 1999). The proportion of emergent trees ($\text{CII} = 5$) increased progressively from old-growth forests (26.2 %) to secondary forests (45.7 %), old fallows (57.3 %) and young fallows (65.4 %), while understory individuals ($\text{CII} = 1$) decreased in the same direction. This pattern is consistent with the expected increase in canopy openness following agricultural disturbance and the progressive canopy closure during secondary succession, as documented across tropical forest chronosequences (Sheil et al. 2006; Lohbeck et al. 2021).

Liana infestation likewise varied significantly across land-use types ($\chi^2 = 1201.6$, $\text{df} = 12$, $p\text{-value} < 2.2\text{e-}16$) (Figure 3-3), with the proportion of heavily infested trees increasing from 8.6 % in old-growth forests to 19.4 % in young fallows. This pattern is consistent with the well-documented response of lianas to disturbance and canopy opening: liana density consistently increases in disturbed forest patches and peaks in

early to mid-secondary forest, before declining as canopy closure is re-established during late succession (Schnitzer et Bongers 2002; Rutishauser et al. 2011). The inverse relationship between liana infestation and canopy closure across our land-use gradient aligns with the mechanistic understanding that lianas respond faster than trees to light availability and proliferate in open canopy conditions where they find abundant structural support on young pioneer trees (Schnitzer et Bongers 2002; Tymen et al. 2016).

Taken together, the systematic and ecologically coherent variation of both CII and liana infestation along the disturbance–recovery gradient — each responding independently to canopy closure — provides robust structural corroboration of the successional position of plots within the chronosequence and supports the reliability of the interview-based age estimates as an additional and independent line of evidence.

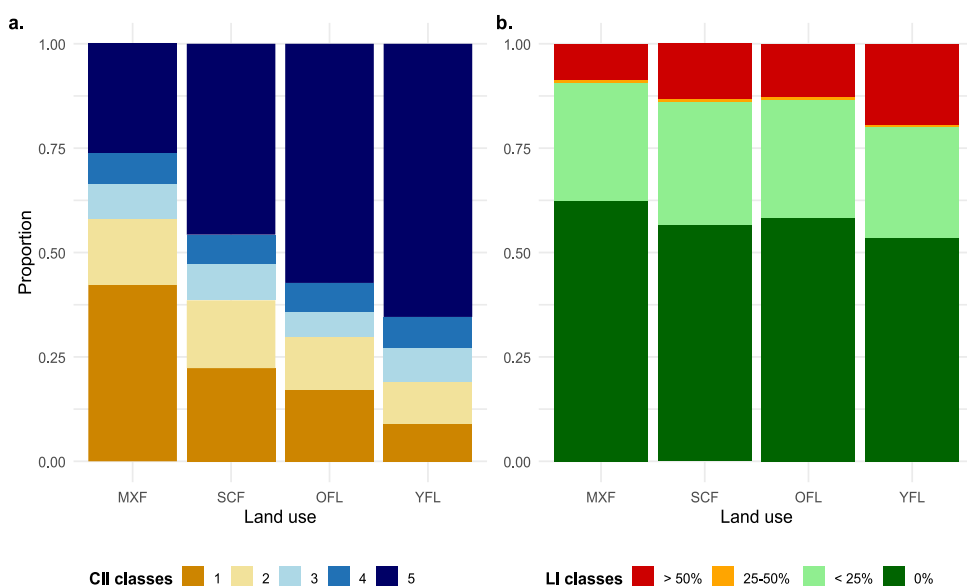


Fig. 3-3 Distribution of the crown illumination index (CII; a) and liana infestation class (b) across four forest land-use types: MXF = mixed old-growth forest; SCF = secondary forest; OFL = old fallow; YFL = young fallow. CII classes: 1 = understory, no direct light; 2 = upper understory, lateral light only; 3 = low canopy, partial vertical light; 4 = upper canopy, full vertical light; 5 = emergent, free crown (Dawkins and Field, 1978). Liana infestation classes: 0 = no infestation; 1 = light (< 25 %); 2 = moderate (25–50 %); 3 = heavy (> 50 %) (Rutishauser et al., 2011).

7. Usage Notes

This dataset can support: (1) calibration and validation of remote sensing-derived aboveground biomass and degradation products across a land-use gradient in the Congo Basin; (2) parameterization of forest carbon recovery models following shifting cultivation; (3) benchmarking of chronosequence-based biodiversity recovery estimates in Central African secondary forests; and (4) land-use planning and monitoring frameworks requiring locally calibrated recovery trajectories.

8. Data Availability

The dataset supporting this study is publicly available at the ULiège Open Repository under a CC-BY 4.0 licence (Mangaza et al. submitted). It consists of three files, including Tree_inventory_tshopo.csv (individual-level measurements for all woody individuals), Plots_tshopo.csv (plot-level information) and Species_tshopo.csv (all woody species).

9. Code Availability

The R scripts used to process the raw inventory data, compute structural attributes and diversity indices, fit height-diameter allometric models, and produce all figures are available at the ULiège Open Repository under a CC-BY 4.0 licence. All analyses were performed in R version 4.5.1 (RStudio 2025.5.1.513).

Supplementary Materials

Table 3-S1. Median [interquartile range, Q25–Q75] of structural attributes and diversity indices by land-use type, complementing the mean $\pm$ SD values reported in Table 3-1. MXF = mixed old-growth forest; SCF = secondary forest; OFL = old fallow; YFL = young fallow, CCO = cocoa plantation; PLM = oil palm plantation and FCP = food crop field.

	MXF	SCF	OFL	YFL	CCO	PLM	FCP
Stem density (trees ha⁻¹)	416.0 [358.0–460.0]	382.0 [333.0–429.0]	392.0 [316.0–454.0]	300.0 [242.0–410.0]	68.0 [17.0–155.0]	12.0 [4.0–72.0]	16.0 [12.0–24.0]
Basal area (m² ha⁻¹)	35.4 [29.4–39.6]	26.4 [21.6–29.3]	23.1 [19.9–26.4]	11.2 [9.3–15.7]	20.0 [12.9–27.5]	24.9 [21.8–37.2]	4.2 [2.5–6.2]
Wood density (g cm⁻³)	0.637 [0.597–0.653]	0.471 [0.449–0.500]	0.446 [0.407–0.482]	0.457 [0.427–0.478]	0.505 [0.463–0.540]	0.611 [0.576–0.613]	0.562 [0.476–0.637]

Chapitre 3: Carbon stocks and tree diversity across land uses in the inner Congo Basin

AGB (Mg ha⁻¹)	368.0 [313.0–415.4]	182.8 [155.8–217.1]	135.0 [120.8–162.1]	53.5 [42.9–89.0]	71.7 [44.6–95.1]	62.1 [47.4–117.2]	30.5 [17.6–52.2]
Richness (species plot⁻¹)	44.0 [39.5–48.0]	33.0 [29.0–37.8]	24.0 [16.0–26.5]	19.0 [15.0–25.5]	9.5 [4.2–17.8]	4.0 [2.0–13.0]	3.0 [2.5–4.0]
Fisher's alpha index	28.2 [23.7–37.2]	17.8 [14.6–25.0]	10.1 [5.6–14.2]	9.7 [5.1–12.9]	2.0 [0.9–4.5]	2.1 [0.7–5.9]	5.5 [5.2–8.6]

Table 3-S2. Chao1 bias-corrected richness estimator (Chao 1987) by land-use type, pooling individuals across plots within each type. f1 and f2 are the numbers of singleton and doubleton species, respectively. MXF = mixed old-growth forest; SCF = secondary forest; OFL = old fallow; YFL = young fallow, CCO = cocoa plantation; PLM = oil palm plantation and FCP = food crop field.

Land-use type	N individuals	S obs.	f1	f2	Chao1	Chao1 – S obs.
MXF	2,749	224	36	30	244.3	20.3
SCF	2,481	186	47	33	217.8	31.8
OFL	2,739	152	49	31	188.8	36.8
YFL	2,285	123	44	11	201.8	78.8
CCO	2,703	83	38	22	113.6	30.6
PLM	631	52	24	9	79.6	27.6
FCP	126	49	35	4	168.0	119.0

Note: For food crop fields (FCP), the very small number of individuals sampled (N = 126) combined with a disproportionately high singleton count (f1 = 35) makes the Chao1 estimator highly unstable (Chao1 – S obs. = 119.0 species), and this value should not be interpreted as a reliable richness estimate for this land-use type. Young fallows (YFL) show a similarly elevated, though less extreme, gap (+78.8 species), warranting cautious interpretation. For the remaining land-use types, the gap between Chao1 and observed richness (20–37 species) is consistent with adequate sampling effort. Standardized Fisher's alpha richness (main text) remains the preferred metric for cross-land-use and cross-study comparison given the strongly unequal sample sizes across land-use types (N ranging from 126 to 2,749 individuals).

Chapitre 4

Dynamics and determinants of forest cover changes in the inner Congo basin



Préambule

Les chapitres précédents ont caractérisé, d'abord à l'échelle locale de Yangambi, les impacts de la déforestation et de la dégradation sur les stocks de carbone et la diversité forestière, puis ont élargi ce constat à l'échelle régionale à travers la compilation d'inventaires forestiers dans le Bassin du Congo. Le chapitre 4 s'inscrit dans la continuité de cette démarche en s'interrogeant sur les dynamiques et les déterminants des changements de couvert forestier dans le Bassin du Congo intérieur. Pour ce faire, une approche combinant télédétection et enquêtes socio-économiques a été mobilisée afin d'identifier les facteurs directs et indirects qui gouvernent ces changements. Ce travail a fait l'objet d'un article publié dans la revue à comité de lecture *Trees, Forests and People*.

Mangaza, L., Batsi, G, Peroches, A., Masson, C., Sonwa, J.D., Lhoest, S., Makana, JR., Hubau, W., Lejeune, P. et Fayolle, A. 2026. Dynamics and determinants of forest cover changes in the inner Congo basin. *Trees, Forests and People*, 23: 101126. <https://doi.org/10.1016/j.tfp.2025.101126>

Abstract

Massive deforestation and forest degradation have been observed in the inner Congo basin in the last decades. While agricultural expansion onto forest land is widely recognized as the main driver of deforestation, local dynamics and social drivers remain understudied. This study investigates both the forest cover dynamics monitored from satellite products and the agricultural practices from household interviews across the Tshopo, the largest province of the Democratic Republic of the Congo (DRC). We combined satellite-based forest cover data (Tropical Moist Forest dataset, 1990–2023) with household surveys ($n = 850$) around Kisangani, the provincial capital, and up to 150 km along the six main road axes. Between 1990 and 2023, 9.7 % of mature tropical moist forest — corresponding to 1905,800 ha — was lost across the Tshopo province, being deforested, degraded, or disturbed. Deforestation accelerated since 2010, and the spatial pattern indicates urban expansion, and agricultural encroachment into forests. Household interviews confirm that small-scale farming is the dominant agricultural system in the region (94 % of respondents), with fields mostly installed on fallow land. The food crops such as cassava, rice, maize and bananas are predominant and perennial crops such as oil palms, cocoa and coffee are less common. Geographical and production factors, namely proximity to Kisangani city and household economic capital, are the main determinants of agricultural practices in the Tshopo. Although individual small-scale farming has a limited impact on forest cover (only 11 % of food crop fields and 8 % of perennial crop plantations are established on mature forest lands), the cumulative effect of seasonal land conversion is substantial. Household-level deforestation (349 ha per cropping season for 850 households) extrapolated to approximately 195,000 ha of mature forest cleared annually across the province. Given the high level of human impact and poverty in the region, it is crucial to promote sustainable agricultural practices that increase productivity without encroaching on mature forests, considering the diversity of producer profiles, in a context of high instability.

Keywords: Central Africa, Deforestation and forest degradation, Crop, Small-scale agriculture, Tropical forest, Remote sensing, Demography

1. Introduction

Each year, 10 million ha of forest are lost worldwide due to deforestation (FAO 2020b) and about 500 million ha of forest land are degraded (Sasaki et al. 2016). Africa recently became the continent with the highest annual deforestation rate, with 3.9 million ha of net forest loss per year between 2010 and 2020 (FAO 2020a). The Congo basin, which is the second largest contiguous block of tropical forests in the world (Marquant et al. 2015), has become the most threatened, and the situation is projected to worsen in the future (Abernethy et al. 2016). Since 2010, massive deforestation and forest degradation have been specifically observed in the Democratic Republic of the Congo (DRC) (Vancutsem et al. 2021), with an annual deforestation rate estimated between 500,000 and up to 1.1 million ha between 2010 and 2020, according to WRI and FAO, respectively. The DRC has become the second country in the world after Brazil, with the largest area of forest lost (FAO, 2020b; WRI, 2025).

Deforestation is the conversion of forest to other land uses, regardless of whether it is human induced (FAO, 2020a), while forest degradation is the reduction of the capacity of a forest to produce goods and services (ITTO, 2002). Several drivers of deforestation vary according to geographic, economic, and demographic conditions, development history, and current policy and institutional factors (Gillet et al. 2016; Tyukavina et al. 2018). In the DRC, the main direct drivers are, in decreasing order of importance, small-scale agriculture, artisanal wood logging, harvesting of fuelwood and charcoal production, mining, and bush fires (Ickowitz et al. 2015; Molinario et al. 2015; Ladewig et al. 2024). Small-scale agriculture for agricultural commodities is estimated to account for 92 % of forest loss in the country (Tyukavina et al. 2018; Vancutsem et al. 2021; Feng et al. 2022). Indirect drivers such as demographic growth are also involved, given that the DRC is the most populous country in central Africa, with 105 million people currently (The World Bank Group 2023), 218 million people expected by 2050 and 430 million projected for 2100 (United Nations, Department of Economic and Social Affairs, Population Division, 2024). Deforestation in the DRC occurs mainly around urban centers, like Kisangani city in the inner Congo basin (Akkermans et al. 2013; Molinario et al. 2015; Harris et al. 2017; Balandi et al., 2024), and along road axes and rivers (P. V. Potapov et al. 2012; Mayaux et al. 2013; Shapiro et al. 2023). This induce a spatial pattern of mixed land uses that has been labeled as the rural complex, consisting of mosaics of productive food crop fields and perennial crop plantations, fallows, patches of regrowing

secondary forest and, to a lesser extent, settlements (Molinario et al. 2015; Shapiro et al. 2023).

Deforestation and degradation studies often cover large areas, which is one of the most significant advantages of remote sensing approaches (Bourgoin et al. 2021; OECD et FAO 2021). Such studies can encompass the global tropics (Achard et al. 2014; A. J. Hansen et al. 2020)) or focus on a specific region such as central Africa (Ernst et al. 2013; Tyukavina et al. 2018; Ross et al. 2021), though forests of the inner Congo basin, remain understudied (Verbeeck et al. 2011; Dupuis et al. 2020). Agricultural activities have been identified as the main driver of deforestation (e.g., Mayaux et al. 2013; Hansen et al. 2013; Molinario et al. 2015; Harris et al. 2017; Shapiro et al. 2023); however, the link between the spatial patterns in the landscape monitored with remote sensing, such as land and forest cover dynamics (Vancutsem et al. 2021), and the agricultural practices in the field is barely explored. Notably, the variations in farming practices are rarely considered (Masha et al. 2024).

To develop sustainable land use strategies that are urgently needed in the DRC (Molinario et al. 2015), it is crucial to bridge the gap between the routinely monitored forest/land cover dynamics (Vancutsem et al. 2021; Bourgoin et al. 2024) and the local agricultural practices, notably their spatial variations and determinants. In this study, we investigated both the forest cover dynamics (deforestation and forest degradation) and their determinants in the Tshopo, the largest province of the DRC. We specifically (i) assessed the dynamics of forest cover changes over the 1990–2023 period using the Tropical Moist Forest (TMF) products (Vancutsem et al. 2021), (ii) identified the dominant agricultural practices in the region using household interviews, (iii) examined their variations and determinants, and (iv) identified different stakeholder profiles. We assumed that the urban center, and specifically Kisangani city, the capital of the province, is the epicenter of deforestation and forest degradation, as the consumption basin of the province for food products (Van Vliet et al. 2012; Bolakonga 2013; Akkermans et al. 2013; Molinario et al. 2015; Balandi et al. 2024), wood energy (Imani et Moore-Delate 2021) and timber (Benneker et al. 2012).

2. Material and methods

2.1. Study area

This study was carried out in the inner Congo basin, in the Tshopo province (Figure 4-1), which is the largest province of the DRC, covering 200,240 km², and 8.5 % of

the country area (Moonen et al. 2016). The climate is equatorial continental, belonging to the Af type of Köppen's classification, with annual rainfall varying between 1600 and 1800 mm and mean annual temperature between 24 and 25 °C (Bolakonga 2013).

Tropical moist forest is the main land cover (87 %, Vancutsem et al. 2021), with agricultural areas (~10 %) located mainly along roads, rivers, and in the surroundings of large cities such as Kisangani, the capital of the province (Omasombo et al. 2020; Balandi et al. 2024). Agriculture is the primary source of income (Moonen et al. 2019) involving approximately 83 % of households (INS 2021) and focusing primarily on food crops such as cassava, rice, banana, maize, and peanut (Van Hoof 2011; Moonen et al. 2016, 2017). Perennial crops, mainly cocoa and oil palm plantations, and to a lesser extent coffee and rubber, are also cultivated in the area (Bolakonga et al. 2017). The population is estimated at 2.6 million inhabitants (INS, 2021), of which circa 20 % live in the city of Kisangani (Moloba et al. 2019; Sonwa et al. 2020). The population density varies from >400 inhabitants/km² in Kisangani to three inhabitants/km² in the most remote rural areas (FONAREDD 2016).

2.2. Data collection

2.2.1. Forest cover changes

Yearly data on forest cover and forest cover changes — including deforestation, degradation, and regrowth — for the 1990–2023 period across the Tshopo province were extracted from the "Tropical Moist Forest" (TMF) dataset (Vancutsem et al., 2021) developed by the Joint Research Centre (JRC) and available online (<https://forobs.jrc.ec.europa.eu/TMF>). This product is based on Landsat 7, 8 and 9 Collection 2 imagery, with a 0.09 ha resolution (30 m). For each pixel, we extracted from the TMF dataset the deforestation year and the yearly change. We did not use the yearly transition classes in this study, because they capture short-duration disturbances that may not represent real land use change. We therefore used the aggregated multi-year TMF forest-cover classes, which are more robust for long-term forest-cover analysis. Settlement Extents v2.0, available online (<https://data.grid3.org/datasets/GRID3::grid3-cod-settlement-extents-v2-0/about>).

2.2.2. Household interviews

Information on agricultural practices was obtained from farmer interviews in villages scattered across the province, through household survey methods, using a structured questionnaire. The survey was carried out between June and December 2022,

following a multilevel stratified sampling strategy (Moonen et al., 2016), and households were selected randomly after checking their voluntary consent to participate. A total of 850 households were interviewed with 17 households per village, and 50 villages sampled. The sampling design captured the disturbance gradient expected with the proximity to Kisangani city. We sampled three villages at 50 km intervals from Kisangani, i.e., 0 to 50 km, 50 to 100 km, and 100 to 150 km, and along the six main road axes from Kisangani (Fig. 1): the Buta axis to the north ($n = 9$ villages), the Alibuku axis to the northeast ($n = 6$), the Ituri axis to the east ($n = 9$), the Lubutu axis to the southeast ($n = 9$), the Ubundu axis to the south ($n = 8$), and the Yangambi axis to the west ($n = 9$). The interview lasted 15 to 20 min per household, and questions were administered in Lingala and/or Swahili, as the two languages are widely spoken in the study area compared to dialects (Omasombo et al. 2020), and investigators were fluent in both languages. In most cases, interviews were conducted with the farmers on-site. A few interviews were organized in Kisangani with owners that were not present in the village during the field mission.

Qualitative and quantitative data were collected from farmers who had at least one food crop field and/or a perennial crop plantation and who were heads of households. The same survey questionnaire was used for all households with information collected on both (i) household characteristics and (ii) agricultural practices. (i) The household characteristics included information on socio-economic factors (gender, age, household size, level of education, access to inputs, time spent in the village, year of mature forest clearing where the food crop field or the perennial crop plantation is located, land tenure, number of sources of income, main source of income and year of perennial crop plantation installation), production factors (land acquisition method, main activity, and workforce used in the food crop field or the perennial crop plantation), geographical factors (road axis, proximity to Kisangani city and distance from the village to the field) and cultural factors (ethnic group). (ii) The agricultural practices included information on the number of food crop fields and/or the perennial crop plantations, the main crop, the size of food crop field or perennial crop plantation, the previous land use before the installation of the food crop field or the perennial crop plantation, the duration of fallow and the number of rotations under-gone by the food crop field.

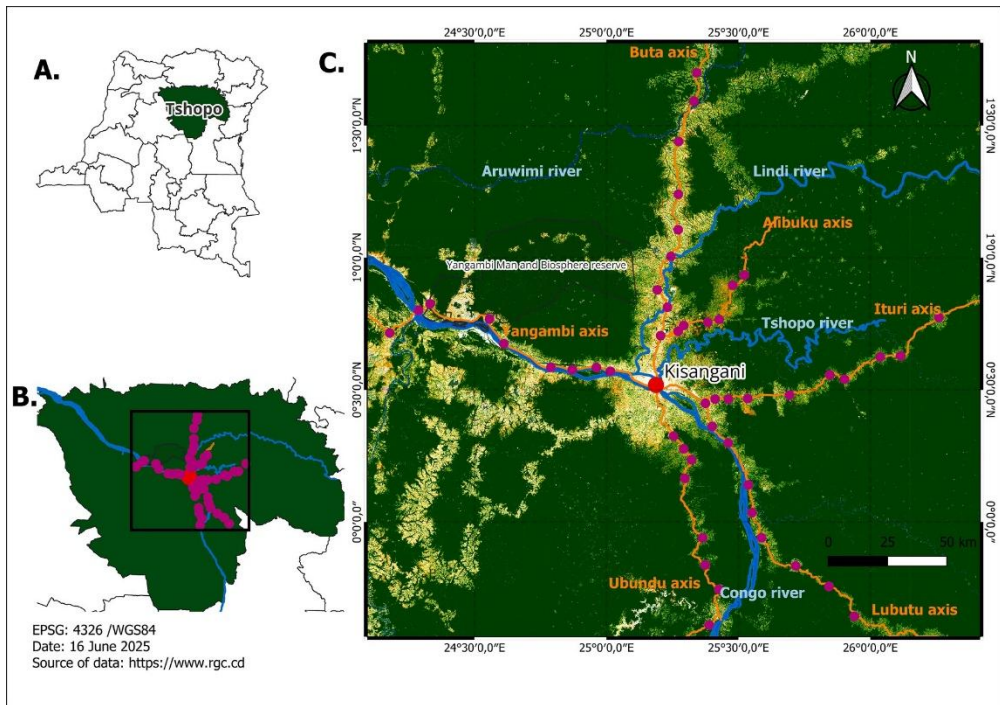


Figure 4-1. Location of the study area in the DRC (A), in the Tshopo province (B) and around the city of Kisangani (C). The colors correspond to the land cover in the TMF dataset for the year 2021 (Vancutsem et al., 2021) with undisturbed tropical moist forest (dark green), degraded tropical moist forest (green), deforested land (orange), and tropical moist forest regrowth (light green). The main rivers (blue), the road axes used for sampling (orange), and the surveyed villages (pink dots) are also indicated.

2.3. Data analysis

To understand the dynamics and determinants of forest cover changes in the Tshopo, we first produced the land and forest cover map for the year 1990 and 2023 to illustrate the spatial patterns of undisturbed and degraded tropical moist forests, deforested land, and forest regrowth across the province. The analysis was based on the Tropical Moist Forest (TMF) dataset (Vancutsem et al. 2021), which is a fully processed and validated product based on a Landsat time series. All pre-processing steps, including geometric and radiometric correction, cloud and shadow masking, and temporal segmentation, were performed by the JRC as part of the TMF production workflow. The TMF product has an overall accuracy of 91.4 %, with yearly disturbance trajectories (from 1990 to 2023) specifically validated using > 5000 reference samples. 'Degraded forest' was defined as closed evergreen or semi-evergreen forest

that has experienced short-duration disturbance events (≤ 2.5 years), while 'deforested land' reflected permanent canopy loss with no forest regrowth detected in the last 3 years. Then, before area calculations, the TMF layers were reprojected to the UTM 35 N coordinate system (EPSG:32,635) using the function `terra::proj4` with nearest-neighbor resampling option (Hijmans 2024). Second, we quantified the temporal trends by calculating the cumulative annual changes in forest cover between 1990 and 2023. These changes were expressed in area (in km²) of deforested land, degraded forest and forest regrowth. These results were then compared to a bar plot of deforestation years to identify general trends and any acceleration period. Third, we conducted a spatial analysis using a 10 km $\times$ 10 km grid applied across the province. We calculated disturbance rates (% per year) between 2020 and 2023, including annual deforestation rates, and also combining degradation and deforestation rates. Finally, we examined several remote sensing products to identify potential determinants of forest cover changes, paying particular attention to proximity to settlements. A linear regression model was used to assess the relationship between disturbance rates and accessibility, using travel time to cities as a proxy (Nelson et al. 2019). The four grid cells corresponding to the city of Kisangani were excluded from the latter analysis.

To determine the general pattern in agricultural practices across the Tshopo province, we first used a descriptive analysis based on barplots, showing the frequency of all variables, separately for food crop fields and for perennial crop plantations. Household characteristics were then tested as potential determinants of agricultural practices, including socio-economic, production, geographical, and cultural factors. The chi-square test was used to determine the strength of the relationship between categorical variables describing agricultural practices and household characteristics. An ANOVA was used to test the effect of categorical household variables on quantitative agricultural practices. The normality and homoscedasticity of residuals were verified with Shapiro and Bartlett tests, respectively, and the non-parametric Kruskal-Wallis test was used when the two conditions were not met ($p < 0.05$). Simple linear models were adopted to establish a relationship between quantitative variables describing agricultural practices and household characteristics. Logistic regressions were also used to assess the effect of quantitative household characteristics on each agricultural practice modality. For each significant quantitative variable explaining the perception of a practice modality, we confirmed its importance by developing Pearson correlation tests. To verify the robustness of these pairwise associations, a Benjamini-Hochberg false-discovery-rate correction for multiple comparisons (Benjamini et Hochberg 1995) was additionally applied to all reported p-values. The

Multiple Correspondence Analysis (MCA) implemented in the *ade4* package in R (Dray et Dufour 2007) was used to visualize the correspondence between agricultural practices and their determinants, including socio-economic, production, geographic, and cultural factors. Finally, to better understand the diversity of stakeholders, we conducted another MCA, followed by an unsupervised clustering of individual MCA scores to identify groups of farmers sharing similar patterns of land acquisition methods, labour use and economic capital. The statistical significance of the first two MCA axes was further assessed using a permutation test (999 permutations, Camargo 2022) comparing observed eigenvalues to those obtained from randomly reshuffled data.

All analyses were conducted using R software version R 4.2.3, under its interface RStudio version 2.1. The *ggplot2* package was used for graph presentation (Wickham 2016).

3. Results

3.1. Changes in forest cover in the Tshopo province

The Tshopo province was covered by mature tropical moist forest in 1990 which represented 98.1 % of the area (Figure 4-2A), while only 88.4 % in 2023 (Figure 4-2B). Thus, between 1990 and 2023, 9.7 % of mature tropical moist forest was lost across the Tshopo province, corresponding to a total of 1905,800 ha (19,058 km²) of forest-cover being deforested, degraded, or disturbed, according to the TMF dataset. Non-forested areas almost doubled in 33 years, with a spatial pattern linked to urbanisation and agricultural expansion. Specifically, a strong spatial variation in forest cover loss was revealed depending on proximity to the city of Kisangani. Deforestation rates within the TMF indicated that deforestation is notably higher in the 0–100 km zone than in the 100–150 km zone. While massive deforestation occurred between 2010 and 2020, forest regrowth was also observed, and contributed to a slight increase in mature tropical moist forest (undisturbed tropical moist forest that has maintained a closed canopy, with no detectable signs of disturbance, such as degradation or deforestation, throughout the monitoring period) in the province (Figure 4-2C). Annual forest cover loss remained relatively low and stable between 1990 and 2010, averaging 12,325 ha/year (0.06 %/year). In contrast, between 2010 and 2020, the mean annual forest loss increased by >7.6-fold, reaching 93,868 ha/year (0.52 %/year), and confirming a clear acceleration in forest cover change during the last decade (Figure 4-S1).

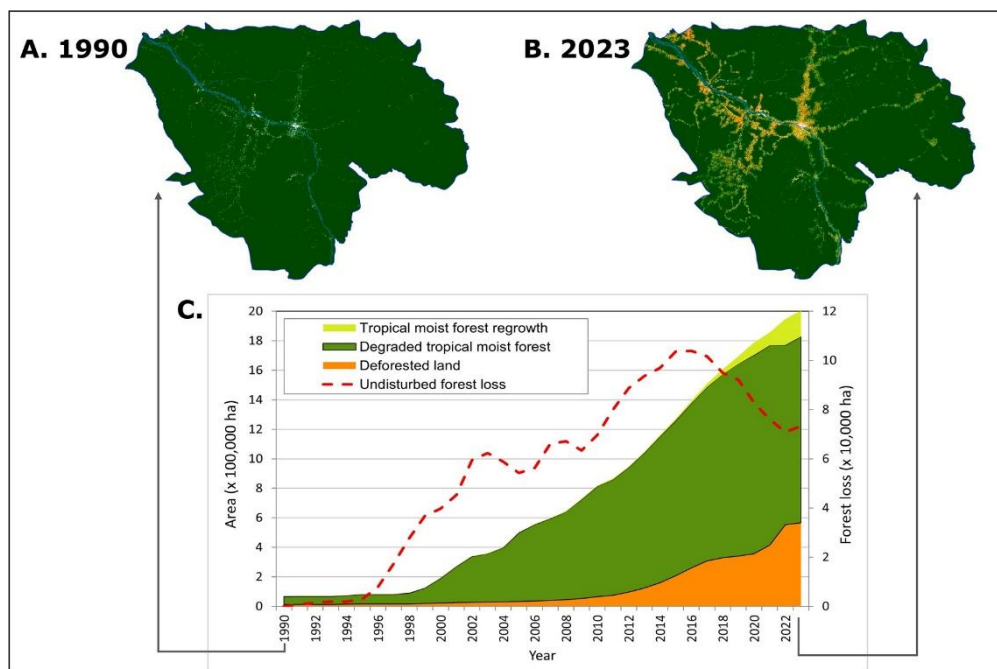


Figure 4-2. Forest cover and forest cover changes across the Tshopo province in the DRC according to the TMF dataset. Land and forest covers were mapped for the year 1990 (A) and 2023 (B) with colors corresponding to undisturbed tropical moist forest (dark green), degraded tropical moist forest (green), deforested land (orange), tropical moist forest regrowth (light green). Permanent water bodies (blue) are also indicated. The yearly dynamics of cumulative area of deforested land, degraded and regrowth forests (C) is also shown over the 1990–2023 period.

3.2. Agricultural practices in the Tshopo province

The 850 respondents included 697 males (82 %) and 153 females (18 %). The average age of respondents was 45, with a minimum of 19 and a maximum of 85 years. The average household size was 9 ± 5 people, with a maximum of 35 people. Natives of the province constituted the vast majority of respondents (85 %). Most respondents were farmers (89 %), but a few state employees were also interviewed (5 %), including village chiefs, teachers, and nurses, and, to a lesser extent, traders (1 %), fisherman (2 %) and others (3 %). The main source of income was agriculture (98 %), although some respondents combined agriculture with a state salary, or other incomes from trade in non-agricultural products, hunting, gathering, fishing, and livestock. The education level was relatively low, with only 2 % of respondents having a university degree, 56 % having a secondary school education, 37 % having only an elementary school education, and with 4 % having never attended school.

Small-scale farming was the most widespread agricultural system in the Tshopo. The agricultural practices generally focused on food crops cultivation (94 % of respondents). The most important crops, in decreasing order, were cassava (52 %), rice (30 %), maize (12 %), banana (3 %), and to a lesser extent, cowpea and peanut (Figure 4-3A). Perennial crops were less widespread, with only 19 % of respondents growing them. The most common ones were oil palm (71 %), cocoa (24 %) and coffee (5 %, Figure 4-3B). Of the 850 respondents, we recorded information for 1176 food crop fields and 174 perennial crop plantations. Respondents owned an average of one food crop field and/or one perennial crop plantation per household. Food crop fields were typically <2 ha (90 %) and perennial crop plantations <3 ha (79 %). On average, food crop fields measured 1.01 ± 0.41 ha, whereas perennial crop plantations showed greater variability, averaging 4.06 ± 12.57 ha likely due to a few very large plots skewing the mean. During the current cropping season, both food crop fields and perennial crop plantations were mainly located on fallow land, but a few of them were installed on cleared mature forest (11 % and 8 %, respectively, for food and perennial crops), thereby contributing directly to deforestation. Based on an average field size of 1.01 ha and the fact that 11 % of food crop fields were located in mature forests (representing around 129 fields), it was estimated that during the recent cropping season 130 ha of mature forest were converted into agricultural land by the 850 households surveyed. This highlighted the substantial impact of small-scale farming on forest cover change. In contrast, the sum of the areas of individual plantations in mature forests represented 219 ha. The average fallow duration was 4 years, with most of them falling within the range of 3 to 10 years (77 %). Plots commonly underwent one (52 %) or two (23 %) cultivation rotations before the next fallow cycle.

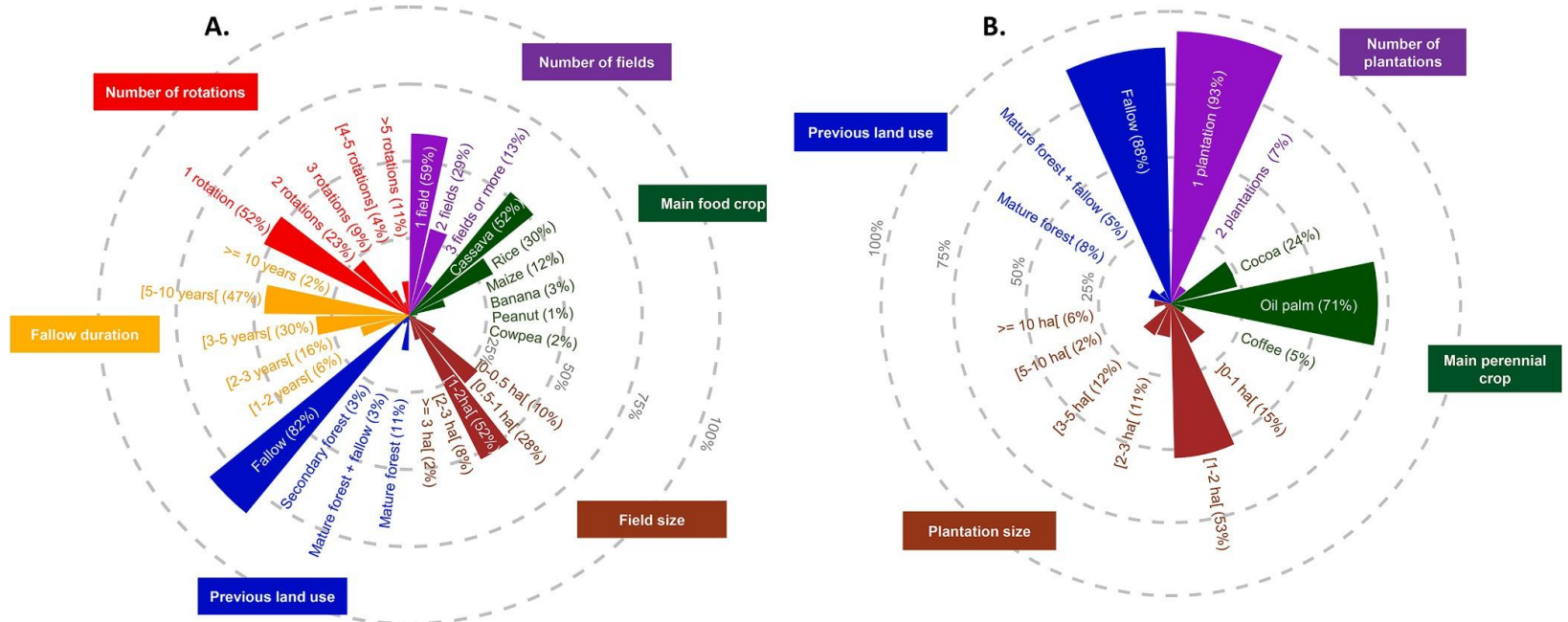


Figure 4-3. Agricultural practices in food crop fields (A) and in perennial crop plantations (B) in the Tshopo province. Each color represents a specific variable group: number of fields or plantations (purple), main food or perennial crops (green), field or plantation size (dark brown), previous land use (blue), fallow duration (yellow–orange) and number of rotations (red). The percentages for each agricultural practice indicate the proportion of respondents who mentioned that practice.

3.3. Determinants of agricultural practices

Agricultural practices for food crops in the Tshopo province varied according to geographical, cultural, socio-economic and production factors. Of these factors, proximity to Kisangani city was found to influence field size, crop type, fallow duration, previous land use, the number of fields per household and the number of rotations per food crop field. This results was confirmed by the MCA with the first axis revealing two distinct groups based on proximity to Kisangani (Figure 4-4). In areas within 100 km of the city, farming systems were characterised by larger fields (over 1 ha), short fallow durations (1–2 years), a high number of crop rotations per plot and the frequent establishment of fields in mature forest, which contributed directly to deforestation. Households often managed several fields simultaneously. In contrast, areas beyond 100 km had smaller fields (≤ 1 ha) which were often established on land that had been left fallow for a long time (sometimes exceeding 10 years). Both areas grew cash crops such as cassava, rice, maize and bananas, although peanuts and cowpeas were grown in areas far from the city.

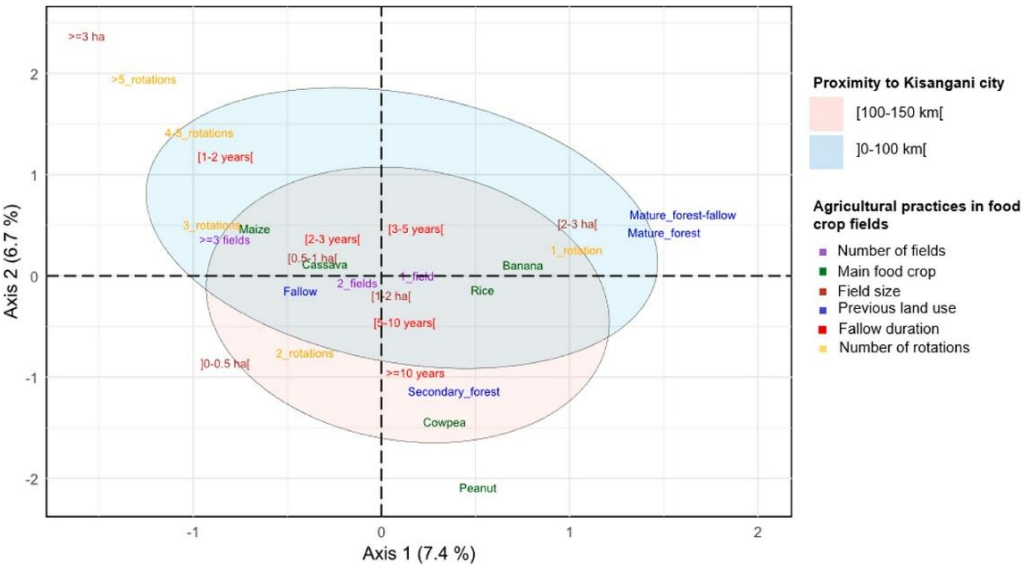


Figure 4-4. Multivariate relationships between agricultural practices for food crop fields and proximity to Kisangani city.

Crop types also varied across road axes (Table 4-1). Cassava pre-dominated on the Yangambi, Ubundu, Ituri and Lubutu axes, while rice predominated on the Buta and Alibuku axes (Table S1). On the Alibuku axis, the field size was larger and the proportion of fields installed on mature forest was the highest, whereas on the Buta axis, plot rotation was frequent and fallow periods were short. Ethnicity also

influenced crop selection, field size and fallow duration. In addition, the use of hired labour was associated with larger field sizes compared to reliance on family labour. Finally, household size influenced the number of fields and the type of crops.

Table 4-1. Determinants of agricultural practices in food crop fields (n = 850 respondents). The significance level of the relationships is indicated with * for $p < 0.05$, ** for $p < 0.01$ and *** for $p < 0.001$.

	Main crop	Field size	Previous land use	Number of rotations	Fallow duration	Number of fields
<i>Socio-economic factors</i>						
Gender						
Age	**			**		
Household size	**	***				*
Level of education						
Access to inputs				***		**
Time in the village			**	**		
Year of mature forest clearing	***	*	***	***		
Field acquisition year	***		***			
Land tenure			*	***		*
Plantation ownership	**			***		*
Number of sources of income	*					*
Sources of income			**			
<i>Production factors</i>						
Land acquisition method		*	***			
Main activity	*		*			
Workforce		**	***	*		
<i>Geographical factors</i>						
Road axis	***	***	***	***		***
Proximity to Kisangani city	***	*		***	*	
Distance village – field	**	***	**		*	
<i>Cultural factor</i>						
Ethnic group	*	*			*	*

Agricultural practices for perennial crop plantations varied, in decreasing order of importance, according to production, cultural, geographical, and socio-economic factors (Table 4-2). Land acquisition rights influenced the main perennial crop, the size of the plantation, and the previous land use, with most plantations acquired by purchase being mainly for cocoa and established on mature forest (Table 4-S2). The activity of respondent also influenced the main perennial crop, and it appeared that traders were more likely to grow cocoa, while farmers were more likely to grow oil palm. Hired labour depended on the crop type, the plantation size, and the previous land use. Family labour or mutual help was more common in small oil palm and coffee plantations, than in large cocoa plantations where hired labour was common. Ethnic group and road axis also influenced practices concerning perennial crop plantations. Natives tended to own small plantations and were most involved in oil palm cultivation, while non-natives owned large plantations and were more engaged in cocoa cultivation. The oil palm cultivation was common on the Yangambi and Lubutu axes, while cocoa was more frequent on the Alibuku and Ituri axes. Significant differences in the size of perennial crop plantations were observed along the Alibuku axis. The average size of plantations was 23 ha, compared to less than three ha along the other axes. These large plantations have been installed on mature forests, contributing directly to deforestation.

Table 4-2. Determinants of agricultural practices in perennial crop plantations (n = 850 respondents). The significance level of the relationships is indicated with * for $p < 0.05$, ** for $p < 0.01$ and *** for $p < 0.001$.

	Main perennial crop	Plantation size	Previous land use	Number of plantations
<i>Socio-economic factors</i>				
Gender				
Age				
Household size			*	*
Level of education				
Time in the village		***		
Year of plantation installation	***		***	
Land tenure				
Food crop field ownership	*			
Number of sources of income			**	
Source of income	**		**	
<i>Production factors</i>				
Land acquisition method	***	**	*	
Main activity	***	***	***	
Workforce	**	***	***	
<i>Geographical factors</i>				

Road axis	*	***	***
Proximity to Kisangani city			
Distance village - field		**	
<i>Cultural factor</i>			
Ethnic group	***	*	***

3.4. Stakeholder profiles

We identified three main profiles of stakeholders based on the multivariate analysis of variables related to access to land, economic capital (main activity) and labour use (Figure 4-5). The first and most common group (n = 683; 80.4 %) consisted of smallholder family farmers for whom agriculture is the main economic capital and who practice small-scale subsistence farming combined with oil palm cultivation on land acquired through inheritance (father to son) and relying solely on family labour. The second group consisted of smallholder tenant farmers (n = 159; 18.7 %) who are engaged in subsistence food crop production, but who rent land and rely on hired labour. They typically rent land for one or more cassava cycles and do not plant perennial crops due to a lack of land ownership. In some cases, the lease agreement could evolve into a definitive purchase of the plot, in exchange for a sum of money and some goods. These first two groups mainly manage fields smaller than two ha. The third group consisted of large-scale landholders (n = 8; 0.9 %) who purchase large plots of land for perennial crops, especially cocoa, and who employ permanent workers on site. Each of their plantations exceeded 10 ha. Although they were few in number, four respondents among them owned plantations larger than 50 ha, representing nearly 50 % of the total area recorded for perennial crop plantations (304.8 ha out of a total of 662 ha).

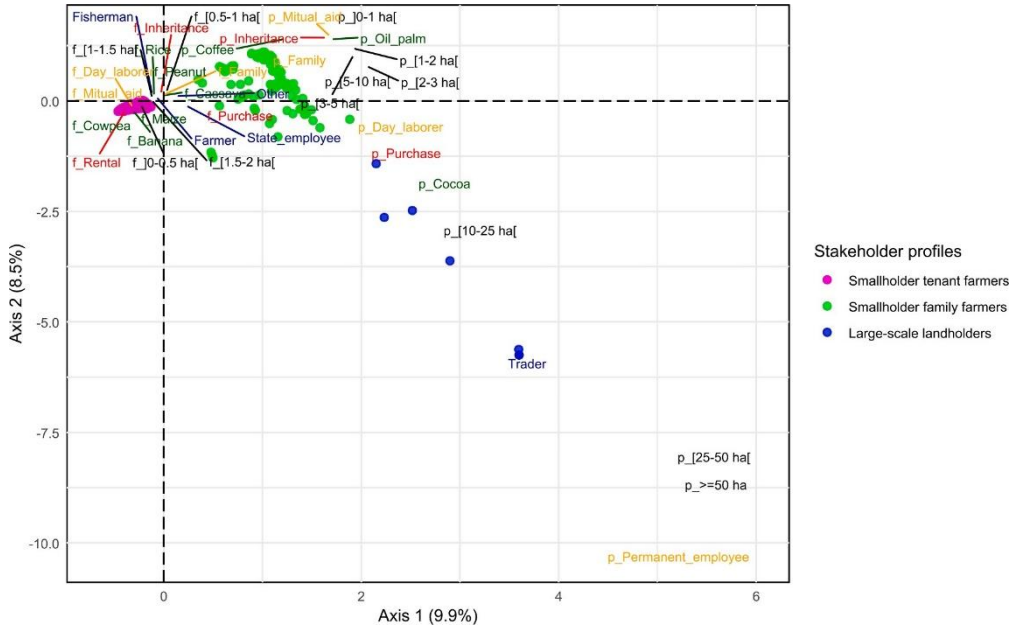


Figure 4-5. Stakeholder profiles based on production factors, including access to land, economic capital (main activity) and labour use. The three stakeholder groups are presented with their relationship to agricultural practices, and variables are coloured according to their type: main crop (dark green), main activity (dark blue), access to land (red), labour (orange), field or plantation size (black), with the prefix “f” for food crop fields and “p” for perennial crop plantation.

4. Discussion

In this study, we aimed to bridge the gap between the patterns of forest cover changes in the inner Congo basin detected from TMF products, and the determinants of deforestation, with the largest field assessment of households characteristics and agricultural practices of Congo basin smallholder farmers implemented to date. Our results showed significant changes in forest cover across the Tshopo province between 1990 and 2023, around villages and road axes, and an acceleration of deforestation and forest degradation around 2010. Our interviews identified common agricultural practices, with generalized food crops in family and subsistence small-scale agriculture, but also oil palm for local consumption and local market, and to a lesser extent cocoa and coffee plantations for export. Field interviews revealed that only a few food crop fields or perennial crop plantations were installed on mature forests, but multiplied by the number of people, it lead to massive changes in forest cover, a trend that has accelerated over the last decade.

Specifically, although only 11 % of food crop fields were established on mature forest land, their cumulative impact is substantial when scaled to the provincial level, confirming the central role of smallholder agriculture in driving forest-cover change. Among the 850 households surveyed, 130 ha of mature forest were cleared per cropping season for food crops, equating to approximately 260 ha annually, given two cropping seasons per year in the region (Bolakonga et al. 2017; Kabila 2025). Extrapolating this figure to the Tshopo's 238,000 agricultural households (83 % of the provincial population of 2.58 million, according to INS in 2021) reveals that food crop expansion alone accounts for the clearing of approximately 73,000 ha of mature forest across the province annually. Such conversion led to reduced mature forest land cover, forest fragmentation, erosion of biodiversity, depletion of carbon stocks and increased emissions (Gibbs et al. 2010; Gibson et al. 2011; Mangaza et al. 2022). Meanwhile, perennial crop plantations represent an even more permanent threat, with 8 % established on mature forest and 219 ha converted per cropping season among surveyed households, approximately 438 ha annually. Provincial-scale extrapolation suggests perennial crops drive an additional 122,000 ha of irreversible forest loss per year, as these systems (oil palm, cocoa, coffee) permanently occupy land and prevent natural regeneration (Mosnier et al. 2016; Mangaza et al. 2022). When combined, food crop fields and perennial crop plantations account for 349 ha of mature forest cleared per season, or 698 ha annually for the 850 households. Extrapolated to Tshopo's approximately 238,000 agricultural households (INS 2021), the observed rate (0.82 ha per household per year) corresponds to nearly 195,000 ha of mature forest potentially cleared each year. This value should be interpreted as a rough estimation of the order of magnitude, since it is based on scaling local observations up to the provincial level. These results confirm the significant role of smallholder agriculture in driving cumulative forest cover loss across the province (Rudel 2009; Van Vliet et al. 2013).

This cumulative effect was reflected in the forest cover dynamics captured by TMF products, which indicate a decline in the coverage of mature tropical moist forests in Tshopo province, falling from 98.1 % in 1990 to 88.4 % in 2023. Although a 9.7 % decline in forest cover over the 33 years may seem modest, it is significant in the context of the Tshopo province, which has a high level of forest cover (Vancutsem et al. 2021). This equates to the loss of 1905,800 ha (19,058 km²) of forest cover. Furthermore, studies have demonstrated that even modest proportional reductions in the canopy cover of tropical forests can result in significant ecological repercussions (Betts et al. 2017; Taubert et al. 2018; Bourgoin et al. 2024). Notably, the TMF time series show that forest loss did not occur uniformly over time. Disturbance rates

remained relatively low before 2010, but then accelerated significantly between 2010 and 2020, particularly around urban areas and along road networks as previously observed in the Congo Basin (Molinario et al. 2015; FAO, 2020a; Vancutsem et al. 2021; Balandi et al. 2024). Specifically, a strong spatial variation in forest cover loss was revealed depending on proximity to the city of Kisangani, with higher deforestation within the 0–100 km zone than within the 100–150 km zone. In the study area, this trend is primarily driven by the rapid population growth (INS 2021), the expansion of Kisangani and other small cities (Harris et al. 2017; Tyukavina et al. 2018; Windey 2020; Balandi et al. 2024), and the increased demand for agricultural commodities (Vancutsem et al., 2021). A similar pattern was observed in other parts of the country (Gond et al. 2016; Muteya et al. 2023) and in several other tropical regions (Nkwemoh et al. 2018; P. Potapov et al. 2022). Furthermore, the increased rate of deforestation observed over the last decade may be indirectly linked to the movements of population fleeing conflict in eastern DRC and settling in the Tshopo province (OIM 2019). Unlike conflict-affected eastern provinces, Tshopo Province has remained relatively stable (Baker et al. 2003; Windey 2020), positioning it as a refuge destination for populations fleeing violence in North-Kivu and Ituri provinces (Lebailly et al. 2014; OIM 2019). Many of these displaced households, who rely heavily on farming and agricultural expansion to rebuild their livelihoods (Bolakonga et al. 2017), have sought to re-establish stability in their new environment, which may have contributed to additional pressure on forest lands.

The household-based estimate of ~195,000 ha of mature forest cleared annually for agriculture is approximately twice the 93,868 ha/year of total forest cover loss detected by the TMF dataset over 2010–2020. Comparable discrepancies between household-survey and satellite-derived estimates of forest loss have been reported elsewhere in the tropics, generally attributed to the inability of medium-resolution sensors (10–30 m) to detect the small, dispersed clearings characteristic of smallholder agriculture (Iheaturu et al. 2025). Other factors likely contribute to this gap. First, the TMF 'deforested land' class requires permanent canopy loss confirmed over three consecutive years, so recently cleared fields may be underestimated.

The results of our household interviews demonstrated that agricultural practices varied primarily with geographical factors, particularly in food crop fields, as previously observed by Bolakonga et al. (2017). Proximity to Kisangani city significantly influenced agricultural practices (Balandi et al. 2024). In areas located ≥ 100 km from Kisangani, the four main crops — cassava, rice, maize and banana (Moonen, 2017) — as well as peanuts and cowpeas were grown. Fields were small (≤ 1 ha) and were often established on land that had been left fallow for a long time.

This is likely due to the low population density (FONAREDD 2016; INS 2021), the absence of urban investment on land (Lebailly et al., 2014), limited market access due to poor feeder roads (Van Hoof 2011; Mangaza et al. 2021), the lack of funds to hire labour (Mangaza et al. 2021) and low local food prices. Near Kisangani, the same main crops were grown (Moonen 2017), but with a higher intensity in practices, with larger fields (>1 ha), more crop rotations per plot (>5) and more fields per household (>1), as well as shorter fallow periods (1–2 years). This trend can be attributed to the high demand for agricultural commodities in Kisangani, which is densely populated (Mayaux et al. 2013; Ernst et al. 2013; Akkermans et al. 2013; Harris et al. 2017; INS 2021). The larger field size near the city can be explained by the availability of land (Lebailly et al. 2014), easier access in peri-urban areas (Galeana-Pizaña et al. 2024), and better access to labour. These results demonstrate how geographical and socio-economic factors influence farming strategies throughout the province. In the context of sustainable land use planning, these variations emphasise the importance of promoting agricultural practices that improve productivity while limiting further encroachment onto mature forest. This could include introducing agroforestry systems in degraded areas and improving soil fertility in plots with multiple crop rotations, for instance by encouraging natural regeneration or planting species that enrich the soil (Peltier et al. 2014; Mangaza et al. 2022). This intensification of smallholder agriculture should, however, be advanced with caution. Higher yields per hectare reduce pressure on mature forest only if productivity gains are not reinvested into further land expansion. This "rebound effect" has been repeatedly documented on agricultural frontiers, where improved profitability attracts additional labour, capital and new settlers rather than freeing up land. It has been found to outweigh land sparing across Sub-Saharan Africa specifically (Goulart et al. 2023). Decoupling intensification from agricultural expansion is therefore not automatic. It requires explicit accompanying policies, such as secure land tenure, limits on land conversion, and incentives conditioned on maintaining forest cover. Failing this, intensification could instead accelerate encroachment onto remaining mature forest.

However, to design effective land use planning policies, it is crucial to consider the diversity of stakeholders and understand how their agricultural practices contribute differently to deforestation and forest degradation. Smallholder family farmers, who constituted most agricultural producers, typically manage less than two ha and practice shifting cultivation and slash-and-burn agriculture (Molinario et al. 2020). This system involves periodic clearing of forest for short-term use, followed by fallow (Van Vliet et al. 2013), resulting in progressive, scattered deforestation (Molinario et al., 2020). Although the in-dividual impact seems limited, the cumulative effect is

substantial (Van Vliet et al. 2013; Branthomme et al. 2023). According to Tyukavina et al. (2018), almost 92 % of forest loss in the DRC between 2000 and 2014 was due to small-scale clearing for rotational agriculture. This pressure is exacerbated by poverty, low productivity, insecure land tenure, lack of access to technical assistance, and population growth (Van Vliet et al. 2013; Ordway et al. 2017). In contrast, smallholder tenant farmers, although also cultivating small plots, are more market-oriented and grow diverse food and cash crops (Bolakonga et al. 2017). They have the greatest impact in peri-urban areas and along road networks, where they contribute to forest fragmentation due to increased competition for land (Molinario et al. 2015; Abernethy et al. 2016). While they contribute less than family farmers in absolute terms, their influence is growing with improved market access and infrastructure development (Hourticq et al. 2013). Large-scale landholders, although numerically marginal, have significant influence on forest cover (Windey 2020). Supported by private capital, they establish monoculture plantations, specially cocoa, in previously undisturbed forests (Renier et al. 2025). These monoculture plantations lead to extensive deforestation, mechanized clearing, and infrastructure development, which also facilitates indirect deforestation (Kissinger et al. 2012; Windey 2020). As cocoa farming in Tshopo is primarily driven by wealthy individuals, this indicates that capitalized agriculture and economic growth are significant drivers of deforestation in the region (Rudel 2009; Windey 2020; Ngouhouo-Poufoun et al. 2024). In addition, monoculture plantations practices increase biodiversity loss as demonstrated in Yangambi (Mangaza et al. 2022) and generate land conflicts (Molinario et al. 2015; Mudiayi 2019).

It has been reported that large plantations, especially cocoa plantations, are stifling small farms, by forcing their owners to move and settle far away from cocoa plantations. This situation increases the risk of land conflicts, as previously reported by Windey (2020) in the area and by Shamamba et al. (2023) elsewhere in the DRC, as well as by van Vliet et al. (2012) and Renier et al. (2025) in several other tropical countries. To a certain extent, it also causes small clearings to spread throughout the forest (Molinario et al., 2020). Furthermore, the hired labour drawn to these areas create communities that rely on shifting cultivation and non-timber forest products (NTFP) for food, energy, and building materials. The impact of the latter is often visible up to 5 km around the plantation (Molinario et al. 2020). Thus, despite differing scales, all three groups contribute to deforestation and forest degradation. Tailored support and policies addressing the specific socio-economic and environmental contexts of each group are essential to reduce deforestation in the region (Tegegne et al. 2016).

The loss of mature forest was most pronounced near the city of Kisangani, where agriculture is most intensive due to the proximity to markets and infrastructure (Molinario et al. 2015; A. C. Shapiro et al. 2021; Balandi et al. 2024; Zheng et al. 2025). This peri-urban area was characterized by cash crop cultivation, large field sizes, high crop rotation rates, short fallow periods and frequent food crop field/perennial crop plantation in mature forest land. In addition, smallholder family and tenant farmers around Kisangani, though operating on small plots, exerted significant pressure on forests due to high population density (Ickowitz et al. 2015; Shapiro et al. 2021). Poverty and limited access to resources force them to cultivate crops with a short growth cycle, resulting in frequent plot shifting and deforestation (Van Vliet et al. 2012; Barbier et Hochard 2016). In contrast, although less common in the region, perennial crops were maintained over longer periods, stabilizing land use and helping to mitigate deforestation (Ickowitz et al. 2015; Batsi et al. 2021). Deforestation in Tshopo was also linked to the development of new small cities in the north-east, particularly along the Alibuku axis. This area has experienced intense human activity in recent years as people have settled along an old logging road to establish farms (Windey 2020). Recent studies have identified Alibuku as one of the most active cocoa-producing zones in the province (Batsi et al. 2023), where large areas of mature forest have been converted into agricultural land, creating new deforestation hot-spots (De Beule et al. 2014; Batsi et al. 2020). Our findings confirm that this area had the largest fields for both food crops and perennial crop plantations, specially cocoa, that some of which exceeded 50 ha (Batsi et al. 2023). The trade of Alibuku cocoa production is primarily trans-ported to Kisangani for export, mainly to Uganda and Europe (Windey 2020; Batsi et al. 2023). However, cocoa has been reported several times as one of major driver of direct and indirect deforestation in the DRC (De Beule et al., 2014; Batsi et al., 2021) and in many other countries (Lambin et Furumo 2023; Ngouhouo-Poufoun et al. 2024; Renier et al. 2025). In contrast, older cocoa plantations established in previous decades, often in degraded forests, have been shown to support carbon storage and biodiversity (Batsi et al. 2021; Mangaza et al. 2022; Miharza et al. 2023). These agroforestry systems could represent a more sustainable alternative that is better aligned with environmental goals and sustainable land use planning.

The limitations of this study are inherently linked to its research directions. Constraints such as the 30-m resolution of TMF products, the short-term socio-economic assessment and the partial consideration of indirect drivers limit the precision with which certain processes can be quantified. In addition, the intra-stratum variability and the uncertainty associated with extrapolating household-level data to

the provincial scale could not be fully quantified, which is an inherent limitation of combining localised socio-economic data with large-scale satellite-derived forest monitoring. Significance thresholds in Tables 4-1 and 4-2 were not corrected for multiple comparisons by default. This analysis is exploratory rather than confirmatory: it aims to identify plausible determinants for land use policy, where missing a genuine determinant is costlier than retaining an isolated false positive (Greenland and Hofman, 2019; Hooper, 2025). A Benjamini-Hochberg check nonetheless confirms this choice for the associations emphasised here — road axis, proximity to Kisangani, and land acquisition method all remained significant — whereas weaker, single-asterisk associations did not survive correction and should be treated as exploratory. Furthermore, the TMF product does not identify the direct causes of forest-cover loss. The attribution of drivers (e.g., agricultural expansion) relies on the integration of TMF-derived transitions with household survey data and insights from the literature. Future studies should integrate TMF-derived forest-cover trajectories with long-term socio-economic assessment to gain a better understanding of the interaction between demographic pressures, economic growth, migration flows, market access and land tenure constraints in shaping forest cover dynamics. Furthermore, higher-resolution spatial analyses combining TMF products with updated settlement and road datasets would improve the detection of local forest conversion hotspots. Engaging the diverse farmer profiles identified in this study in participatory action research is essential to co-developing locally appropriate solutions for implementing sustainable land use planning and achieving effective land use transitions in the Congo Basin (Molinario et al. 2015; Shapiro et al. 2023); particularly in the context of projected population growth and accelerating deforestation. Finally, our results can guide land management strategies by highlighting areas where agricultural expansion is likely to encroach on mature forests, emphasizing the importance of promoting sustainable practices to increase productivity on cleared land.

5. Conclusion

Deforestation and forest degradation in the Tshopo province appear to be driven mainly by the expansion of Kisangani and other small cities, combined with forest conversion for agriculture, in the absence of other major activities such as mining or industrial logging in the region. Since 2010, the combination of small-scale food crop farming and the establishment of large perennial crop plantations has accelerated the rate of deforestation and forest degradation. The heavy loss of forest cover is concentrated around Kisangani city, where intensive small-scale farming is practised

due to high urban demand and population growth. Stakeholders with more capital contribute significantly to deforestation and forest degradation because they can buy large area of land and pay more for labour each year to cultivate larger areas. In contrast, areas far from the city experienced low levels of human pressure and consequently low rates of forest cover loss. They are especially characterized by small-scale food crops farming for subsistence, due to the absence of urban investment on land and limited market access. In the context of sustainable land use planning, it is essential to develop agricultural practices that increase production yields and reduce the expansion onto mature forest land. Support from the governmental and non-governmental organisations should be tailored to the types of producers in the area, taking into account the challenging context of the region, including high levels of poverty and instability. Finally, future research should combine high-resolution remote sensing data with long-term socioeconomic monitoring to gain a better understanding of how demographic dynamics, economic growth, migration flows, market access and land tenure collectively influence changes in forest cover. This knowledge is essential for effective land-use planning and safeguarding the remaining mature forests in the Tshopo province.

Supplementary material

Déforestation, dégradation et reconstitution forestière dans la province de la Tshopo (République Démocratique du Congo)

Table 4-S1. Drivers of agricultural practices in food crop fields (socio-economic factors, production factors, geographical factors and cultural factors) in the Tshopo province. Proportions are presented for qualitative variables in columns that showed dependence on explanatory (qualitative) variables in rows. The letters in brackets mark the similarities and differences between the means of the quantitative variables in the columns, as a function of the explanatory variables in the rows. For quantitative explanatory variables, a positive correlation is indicated by ↑ and a negative correlation by ↓. The indication “NS.” means that the influence of the variable is “non-significant”.

Factor types	Modalities	Main crop						Field size (ha)	Previous land use				Number of rotations	Fallow duration	Number of fields
		Cassava	Cowpea	Banana	Maize	Peanut	Rice		Fallow	Mature forest	Mature fores-Fallow	Secondary forest			
<i>Socio-economic factors</i>															
Gender	Female	NS						NS	NS				NS	NS	NS
	Male														
Age		NS	↓	↑	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	↑	NS	NS
Marital status	Divorced	NS						0.5±0.4							
	Married							1±0.6							
	Single							0.5±0.6	NS				NS	NS	NS
	widows (widowers)							0.8±0.5							
Household size		NS	↓	NS	NS	NS	NS	↑	NS	NS	NS	NS	NS	NS	↑
Level of education	Elementary school education	NS						NS		NS			NS	NS	NS
	Never attended school														
	Secondary school education														
	University education														

Chapitre 4: Dynamics and determinants of forest cover changes in the inner Congo basin

Access to inputs	No	NS						NS	NS					1.9±1.7	NS	1.4±0.6
	Yes													3.8±2.3		1.6±0.7
Time in the village		↑	NS	NS	NS	NS	↓	↓	↑	↓	NS	NS	↑	NS		NS
Year of MF clearing		NS	NS	NS	↓	NS	NS	↑	↓	↑	NS	NS	↓	NS		NS
Field acquisition year		NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	↓	↑	NS	NS	NS	NS		NS
Land tenure	Community															
	Private		NS					NS	79%	20%	0%	1%	1.4±0.9	NS		NS
Plantation	No	52%	1%	3%	13%	1%	30%	NS	84%	10%	3%	3%	2.6±2.1			
Ownership									NS				2±1.7	NS		1.5±0.7
	Yes	49%	7%	2%	9%	1%	32%						3.7±2.4			1.7±0.8
Number of sources of income	One source of income	45%	2%	2%	12%	1%	38%	NS	NS				NS	NS		NS
	Several sources of income	57%	2%	3%	12%	1%	24%									
Source of income	Agriculture	NS						NS	84%	11%	2%	3%	NS	NS		NS
	Other								45%	27%	18%	9%				
	Trade								67%	17%	17%	0%				
Production factors																
Land acquisition	Inheritance							1±0.5(b)	88%	7%	2%	3%	NS	NS		NS
	Land tenancy							1.1±0.6(ab)	85%	9%	3%	3%				
	Other							1±0.5(ab)	75%	12%	8%	5%				
	Purchase							1.3±0.8(a)	85%	10%	5%	0%				
Main activity	Farmer	51%	2%	2%	12%	1%	31%		83%	11%	2%	3%				
	Fisherman	85%	8%	0%	0%	0%	8%	NS	100%	0%	0%	0%	NS	NS		NS
	Other	54%	0%	4%	12%	4%	25%		83%	8%	4%	4%				
	State employee	56%	0%	5%	17%	0%	22%		82%	10%	5%	2%				

Déforestation, dégradation et reconstitution forestière dans la province de la Tshopo (République Démocratique du Congo)

Workforce	Trader	0%	14%	14%	0%	0%	71%		50%	25%	25%	0%			
	Day laborer	NS						1.2±0.7(b)	78%	13%	3%	5%	3±2.6(ab)		
	Family							1±0.5(c)	85%	10%	2%	3%	2.3±1.9(a)		
	Mitual aid							1±0.4 (bc)	74%	18%	5%	3%	1.5±1.3(b)		
	Permanent employee							2.5±0.7(a)	0%	50%	50%	0%	NS	NS	NS
Geographical factors															
Road axis	Alibuku	34%	1%	8%	4%	0%	53%	1.3±0.7(a)	66%	26%	7%	1%	2.7±1.9(a)	NS	1.5±0.7(bc)
	Buta	40%	0%	0%	5%	1%	53%	1.1±0.6(ab)	83%	10%	4%	3%	4.6±2.4(a)		1.6±0.7(b)
	Ituri	53%	0%	4%	23%	2%	18%	1±0.6(bc)	90%	6%	3%	1%	3.3±2.3(a)		1.5±0.8(b)
	Lubutu	52%	0%	2%	21%	1%	24%	0.9±0.4(c)	87%	6%	2%	6%	3.2±1.9(a)		1.9±0.8(a)
	Ubundu	56%	1%	3%	5%	1%	34%	1±0.6(bc)	76%	19%	0%	5%	1.2±0.5(b)		1.2±0.6(c)
	Yangambi	70%	11%	1%	13%	1%	4%	0.8±0.4(c)	91%	6%	0%	4%	1±0.9(b)		1.5±0.7(b)
Distance to Kisangani city (km)		NS	↑	NS	NS	↑	NS	↓	NS	NS	NS	NS	↓	↑	NS
Distance village - field (km)		NS	↓	NS	NS	NS	NS	↑	↓	↑	↑	NS	NS	↑	NS
Cultural factor															
Ethnic group	Allochtone	50%	1%	3%	17%	4%	27%	1.2±0.8	NS				NS	3.3±1.3	NS
	Autochtone	52%	3%	3%	11%	1%	31%	1.0±0.5						4.1±1.9	

Chapitre 4: Dynamics and determinants of forest cover changes in the inner Congo basin

Table 4-S2. Drivers of agricultural practices in perennial crop plantations (socio-economic factors, production factors, geographical factors and cultural factors) in the Tshopo province. Proportions are presented for qualitative variables in the columns that showed dependence on explanatory (qualitative) variables in the rows. The letters in brackets mark the similarities and differences between the means of the quantitative variables in the columns, as a function of the explanatory variables in the rows. For quantitative explanatory variables, a positive correlation is indicated by ↑ and a negative correlation by ↓. The indication “NS” means that the influence of the variable is “non-significant”.

Characteristics	Modalities	Main perennial crop			Plantation size (ha)	Previous land use			Number of plantations
		Cocoa	Coffee	Oil Palm		Fallow	Mature forest	Mature forest-fallow	
<i>Socio-economic factors</i>									
Gender	Female	NS			NS	NS			NS
	Male								
Age		NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
Marital status	Divorced	NS			NS	NS			NS
	Married								
	Single								
	widows (widowers)								
Household size		NS	NS	NS	NS	NS	↓	NS	NS
Level of education	Elementary school education	NS			NS	NS			NS
	Never attended school								
	Secondary school education								
	University education								
Access to inputs	No	NS			NS	NS			NS
	Yes								
Time in the village (year)		↓	NS	↑	↓	↑	NS	NS	NS
Year of plantation installation		NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
Annual acquisition pl		NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
Land tenure	Community		NS		1.5±1		NS		1±0
	Private				4.8±14.4				1.1±0.3
Food crop field ownership	No	43%	14%	43%	NS		NS		NS
	Yes	22%	4%	74%					
Number of sources of income	One source of income		NS		1.6±2	88%	12%	0%	NS
	Several sources of income				6.8±18	86%	5%	9%	

Déforestation, dégradation et reconstitution forestière dans la province de la Tshopo (République Démocratique du Congo)

Source of income	Agriculture	22%	5%	73%	NS	89%	7%	4%	NS
	Other	25%	0%	75%		50%	25%	25%	
	Trade	100%	0%	0%		33%	33%	33%	
Production factors									
Land acquisition methods	Inheritance	12%	7%	81%	1.1±0.5(b)	94%	4%	2%	
	Other	33%	0%	67%	1±0(ab)	100%	0%	0%	
	Purchase	51%	2%	46%	12.1±24.2(a)	71%	17%	12%	NS
Main activity	Fisherman	0%	33%	67%	3.8±1.8 (ab)	100%	0%	0%	NS
	Trader	88%	0%	12%	42.7±36.5 (a)	29%	14%	57%	
	State employee	36%	0%	64%	8.1±19.5 (ab)	91%	0%	9%	
	Farmer	20%	5%	75%	1.6±1.6 (b)	90%	8%	2%	
	Other	17%	0%	83%	1.8±0.8 (ab)	83%	17%	0%	
Workforce	Day laborer	33%	0%	67%	7.7±16.2(ab)	87%	9%	4%	
	Family	20%	5%	75%	1.6±1.7(b)	89%	8%	2%	
	Mutual aid	0%	33%	67%	1.2±0.3(ab)	100%	0%	0%	
	Permanent employee	100%	0%	0%	69.7±25.8(a)	0%	0%	100%	NS
Geographical factors									
Road axis	Alibuku	45%	0%	55%	23.2±32.4(a)	60%	15%	25%	NS
	Buta	22%	8%	71%	1.3±1(b)	88%	8%	4%	
	Ituri	39%	0%	61%	2.1±2.9(ab)	83%	17%	0%	
	Lubutu	18%	0%	82%	2.1±1.5(ab)	100%	0%	0%	
	Ubundu	0%	25%	75%	0.8±0.2(b)	67%	0%	33%	
	Yangambi	8%	8%	83%	1.6±1.1(ab)	97%	3%	0%	
Distance to Kisangani city (km)		NS	NS	NS	NS	↑	NS	NS	NS
Distance village - plantation (km)		NS	NS	NS	↑	NS	NS	↑	NS
Cultural factor									
Ethnic group	Allochtone	60%	3%	37%	16.5±28	63%	20%	17%	NS
	Autochtone	15%	5%	79%	1.5±1.1	92%	5%	2%	

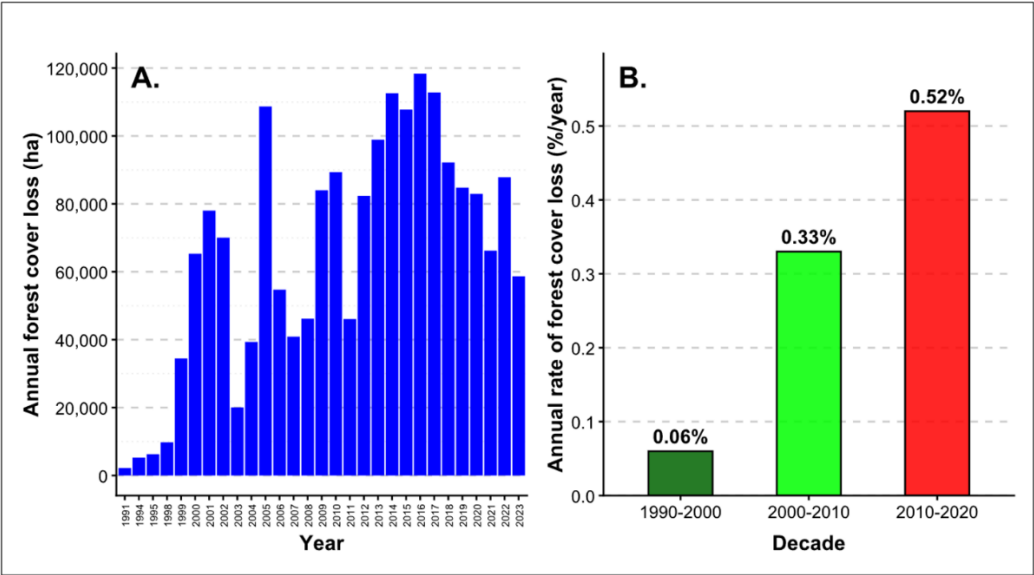


Figure 4-S1. Annual forest cover loss in the Tshopo province, DRC between 1990 and 2023 (A), and rate of annual forest cover loss by decades (B).

Chapitre 5

Drivers of forest recovery trajectories in secondary forests across Central Africa



Préambule

Les chapitres précédents ont successivement caractérisé les impacts de la déforestation et de la dégradation sur le carbone et la diversité à Yangambi, compilé un jeu de données régional, puis identifié les dynamiques et les déterminants des changements de couvert forestier dans le Bassin du Congo intérieur. Fort de ce constat, le chapitre 5 s'intéresse à la capacité de résilience des forêts tropicales. Il évalue les trajectoires de reconstitution de la biomasse aérienne et de la diversité, ainsi que leurs déterminants, dans des forêts secondaires d'âges variés de la province de la Tshopo en République démocratique du Congo, issues de l'abandon de parcelles agricoles. La modélisation bayésienne des trajectoires de reconstitution constitue le cadre analytique central de ce chapitre. Ce travail est en cours de préparation pour soumission dans la revue à comité de lecture.

Abstract

Tropical secondary forests play a crucial role in carbon stocks and biodiversity conservation, yet their recovery dynamics remain poorly documented in central Africa. This study aims to assess the trajectories of above-ground biomass (AGB) and diversity (alpha and beta) recovery in secondary forests of the Tshopo province, northeastern Democratic Republic of Congo (DRC), and identify the factors that influence recovery rate. Using a Bayesian framework, we modelled the recovery trajectories and quantified the instantaneous recovery rates of AGB, tree species richness and composition using 80 secondary forest plots of 0.25 ha covering a 5-60 years chronosequence and scattered across the Tshopo Province, that were compared with 27 old-growth forest plots used as reference, and identified their local, landscape, and spatial drivers. The results showed that forest attributes recovered at vastly different rates: species richness was fastest, followed by AGB, while composition was the slowest. The local factors were the main drivers of recovery rates. Remnant trees showed a significant positive effect across all three attributes, while cultivation rotations had a significant negative effect on AGB recovery. The pioneer species *Musanga cecropioides* exerted a significant negative effect on species richness recovery, while its positive tendency for AGB recovery and its negative tendency for composition recovery was not statistically significant. Forest cover and soil sand content constrained AGB accumulation, and distance to Kisangani showed a consistent negative tendency across all three attributes, though these effects were not statistically significant. These results highlight the irreplaceable role of old-growth forests and the crucial importance of remnant tree retention as a low-cost intervention for accelerating tropical forest recovery and restoration in central Africa.

Keywords: Bayesian modelling, Carbon stock, Chronosequence, Composition, Diversity, Tropical forests, Secondary succession.

1. Introduction

Tropical forests cover approximately 30% of the earth's surface, store around 50% of terrestrial carbon stocks, and harbor more than half of the world's plant biodiversity, both of which are considered irreplaceable (Pan et al. 2011; Gibson et al. 2011; Marquant et al. 2015; Goldman et al. 2020). They also provide essential ecosystem services to local populations and global environmental systems (Chazdon et al. 2016). Over the past two decades, tropical forests face accelerating deforestation and forest degradation, mainly from smallholder shifting cultivation (Vancutsem et al. 2021), resulting in widespread losses of aboveground carbon stocks (Baccini et al. 2017), significant erosion of tree species diversity (Gibson et al. 2011), and alterations of floristic composition (Rozendaal et al. 2019; Mangaza et al. 2022) across affected landscapes (Curtis et al. 2018; Jakovac et al. 2022).

On lands abandoned following cultivation, tropical secondary forests regenerate through spontaneous ecological succession and now constitute one of the dominant forest types across the humid tropics, accounting for approximately 50% of the remaining tropical forest cover (Poorter et al. 2016). Secondary forests are increasingly recognized as important reservoirs of carbon and biodiversity (Chazdon et al. 2016; Poorter et al. 2016; Rozendaal et al. 2019), while also providing a wide range of ecosystem services, such as timber and non-timber forest products, hydrological regulation, and maintaining soil fertility for the livelihoods of rural communities in tropical landscapes (Powers et al. 2017; Jakovac et al. 2022). However, the extent to which secondary forests can fulfill these functions depends critically on their recovery trajectories, instantaneous recovery rates and their drivers, both of which vary considerably across forest attributes, but also sites and regions (Chazdon 2014; Poorter et al. 2021a; Amani et al. 2022).

Recovery trajectories are highly variable and are governed by the interplay of multiple drivers operating at different scales (Chazdon 2014; Poorter et al. 2021a). At the pantropical scale, these drivers include prior land use type and intensity (Jakovac et al. 2022; Hordijk et al. 2024), soil nutrient status and climate (Poorter et al. 2021a), propagule availability and landscape-level forest cover (Rozendaal et al. 2019; Hordijk et al. 2024), and local management practices such as fallow duration, the size and number of remnant trees, and weeding intensity (Jakovac et al. 2021). While these drivers have been relatively well characterized in the Neotropics and, more recently, in West Africa (N'Guessan et al. 2019; Amani et al. 2021, 2022), quantitative assessments of secondary forest recovery trajectories and their drivers in central Africa remain limited (but see van Gernerden et al., 2003; Makelele et al., 2021).

The Tshopo Province in the northeastern Democratic Republic of the Congo (DRC) exemplifies this knowledge gap. The second largest tropical forest block in the world is characterized by an extensive mosaic of old-growth forests, secondary forests at various successional stages, and smallholder agricultural lands, where shifting cultivation generates a continuous flux of abandoned lands that regenerate into secondary forests of varying age and composition (Molinario et al. 2017; Vancutsem et al. 2021; Mangaza et al. 2026). Yet, despite the ecological and socio-economic importance of these regenerating forests, their recovery trajectories, instantaneous recovery rates, and underlying drivers remain largely unquantified, with only a handful of studies having begun to address this gap in the region and notably (Bauters et al., 2019, n= 15 1-ha plots in Maringa-Lopori-Wamba) and (Makelele et al., 2021, n=18 plots of 0.16 ha in Yoko). Understanding the recovery dynamics of these forests is crucial for biodiversity conservation and carbon stock maintenance in the Congo Basin (Poorter et al. 2021a; Vancutsem et al. 2021) and for promoting efficient restoration strategies.

Applying a space-for-time substitution approach along a post-agricultural chronosequence (Walker et al., 2010), we quantify the multi-dimensional recovery trajectories of secondary forests in the Tshopo Province, through a Bayesian framework (Héroult and Pioniot 2018; Maurent et al. 2023). We address two research questions: (i) How do forest attributes, and specifically aboveground biomass, tree species richness, and composition, recover along the chronosequence, relative to old-growth forest reference values? (ii) What are the instantaneous recovery rates of these forest attributes and what are the most important determinants, among potential local, landscape, and spatial drivers?

Based on prior studies of tropical secondary forest succession, we hypothesized answers to both research questions. For (i), we expected incomplete recovery of all three attributes within the 60-year chronosequence, with species richness recovering fastest and AGB and composition lagging behind, consistent with pantropical patterns (Poorter et al. 2021a). For (ii), we expected recovery rates to depend on local, landscape, and spatial drivers, with local factors being the most consistent drivers overall given their direct influence on plot-level conditions. Among local factors, rotation number would slow, and remnant tree density would accelerate, recovery of all three attributes; pioneer species dominance would accelerate AGB but slow richness and composition recovery; and sandy soils would constrain AGB recovery (Jakovac et al. 2021; Poorter et al. 2021a). Among landscape factors, forest cover and proximity to old-growth forest would accelerate recovery of all three attributes by increasing propagule availability (Rozendaal et al. 2019; Hordijk et al. 2024). As a

spatial factor, distance to Kisangani would slow recovery of all three attributes, reflecting a gradient of land-use intensification (Mangaza et al. 2026).

2. Methods

2.1. Study area

This study was carried out in the Tshopo province, the largest province of DRC, covering 200,240 km² (Moonen et al. 2016).

The landscape of the Tshopo is relatively flat, with altitudes between 200 and 500 m (Sys 1960). The soils are mainly ferralsols (Mantel et al., 2023; <https://soilgrids.org/>). The climate, Af type of Köppen and North DRC type of Philippon et al. (2019), is equatorial continental with no distinct dry season. Mean annual rainfall varies between 1,600 and 1,800 mm and mean annual temperature between 24 and 25°C (Bolakonga 2013). Long-term climate records in the Yangambi biosphere reserve indicate a significant trend towards warming and more intense precipitation seasonality (Kasongo Yakusu et al. 2023).

The Tshopo province is mainly covered by dense moist forest (87%, Vancutsem et al., 2021), mostly evergreen, with some semi-deciduous groves on hills and plateaus (F. White 1983; Lejoly et al. 2010). The province harbor a heterogeneous mosaic of dense humid forest, degraded forest, and shifting cultivation fallows, secondary forest and settlements (Molinario et al. 2017). Agricultural areas (~10%) concentrate along roads and rivers, and around large cities (Omasombo et al. 2020; Balandi et al. 2024). The population is estimated to be 2.582 million inhabitants (INS 2021), with about 20% living in Kisangani (Moloba et al. 2019; Sonwa et al. 2020). Agriculture is the primary source of income (Moonen et al. 2019; Mangaza et al. 2026), concerning about 83% of households (INS, 2021).

2.2. Sampling design and field inventory

Field inventories were conducted along three main road axes linking Kisangani to the rest of the province, along the Buta axis (north), the Ituri axis (east) and the Lubutu axis (southeast). Plots were installed near villages located at fixed distance intervals from Kisangani (0-50; 50-100 and 100-150 km) and where household interviews were also conducted (Mangaza et al. 2026). Three villages were sampled per interval and axis. In total, 27 villages were selected for plot installation (3 axes x 3 intervals x 3 villages).

In the surrounding of each village, one plot was installed in six land-use types (chapter 3) but here we focus on the four forested land-use types covering both locally and

regionally a forest chronosequence. In one occasion, the land-use type was not found, leading to a slightly unbalanced design with young fallows (5 to 10 years old, 27 plots), old fallows (10 to 20 years old, 27 plots), secondary forests (20 to 60 years old, 26 plots), and mixed old-growth forests (27 plots), totalling 107 plots of 0.25 ha (26.75 ha in total), spread over 33,000 km².

Within each plot of 0.25-ha plot (50 m x 50 m), all trees with a diameter at breast height (DBH) ≥ 10 cm were measured and identified at species level. Tree diameter was measured with a diameter tape at 1.3 m or 30–50 cm above stem irregularities when present. Species identification followed the African Plant Database (<https://africanplantdatabase.ch/>). When needed, botanical samples were collected for subsequent identification at the University of Kisangani by experienced botanists. Total tree height was measured for a subset of six trees per plot covering the plot diameter range. The height of the largest tree in the plot was systematically measured, and one tree was randomly selected in the following diameter classes ([10-20[, [20-30[, [30-40[, [40-50[and ≥ 50 cm).

2.3. Local, landscape, and spatial drivers

Prior to inventory, we collected a set of local, landscape and spatial covariates (Table 5-1) to characterize variability related to the plot itself, including the year since plot abandonment, the presence and density of remnant trees and the number of cultivation rotations. This information was obtained through household interviews with secondary forest owners.

Using the plot location, we also retrieved a set of spatial and landscape covariates including the distance to the city of Kisangani, the percentage of old-growth forest cover within a 300 m radius around the plot center and the distance to the nearest old-growth forest fragment. The percentage of old-growth moist forest was extracted from TMF dataset (Mangaza et al. 2026). Soil physical characteristic, and specifically the % of sand in the top soil, was retrieved from SOIL GRID (<https://soilgrids.org/>).

Finally, the plot data were used to derive the abundance of *Musanga cecropioides*, an abundant pioneer species and a strong indicator of forest degradation and secondarisation across central Africa (Fayolle et al. 2014).

Déforestation, dégradation et reconstitution forestière dans la province de la Tshopo (République Démocratique du Congo)

Table 5-1. Local, landscape and spatial variables used to predict recovery trajectories in secondary forests of the Tshopo province.

Variable	Description	Units	Source
Plot age	Age of the sampled secondary forests / year since abandonment	Years	Field interview
Local			
Cultivation rotations	Number of cultivation cycles before abandonment	Frequency	Field interview
Remnant tree density	Number of left-alive isolated trees from the former old-growth forest	Tree ha ⁻¹	Field interview and inventory
Pioneer species dominance	Main pioneer species at the plot level (the most abundant species)	Frequency	Field inventory
Soil sand content	Soil physicochemical characteristics	—	Soil map
Landscape			
Forest cover (300 m)	Percentage of forest cover within a 300 m radius around the plot, two years after abandonment	%	Tropical Moist Forest dataset (Vancutsem et al., 2021)
Proximity to mature forest	Distance from the plot to the nearest old-growth forest fragment	m	Tropical Moist Forest dataset (Vancutsem et al., 2021)
Spatial			
Distance to Kisangani city	Distance from the village investigated to Kisangani city	km	Provincial archives

2.4. Data analysis

For each plot, we calculated three forest attributes, and deviation (%) in comparison to the reference value of the old-growth forest plots sampled along the same road axis, including aboveground biomass (AGB), tree species richness (Sobs), and composition.

The AGB of a plot was computed as the sum of the AGB of all trees (but remnant trees) in the plot extrapolated to the hectare. To estimate AGB at the tree level, we used the pantropical allometric model of Chave et al. (2014), validated for central Africa (Fayolle et al. 2018): $AGB = 0.0673 * (\rho D^2 H)^{0.976}$, where ρ is basic wood density (in g.cm⁻³), D stem diameter (in cm), and H total tree height (in m). As we only measured height for a sub-sample of 576 trees with DBH ≥ 10 cm (5.6% of 10,216 trees inventoried in this diameter class), we fitted a local height-diameter allometric model to estimate the height of unmeasured trees. Based on Akaike Information Criteria (AIC) and Residual Standard Deviation (RSE), we selected the Michaelis-Menten model (Molto et al. 2013) among a set of monotonic and asymptotic allometric models (Fayolle et al. 2016). We fitted specific height-diameter models for each forest land-use type. We used species-level averages from international (Zanne

et al. 2009) and regional (Fayolle et al. 2018; Verbiest et al. 2026) databases to assign wood density values; otherwise, we used genus-level averages.

Tree species richness (Sobs) was computed as the total number of tree species observed per plot.

The dissimilarity in tree species composition with the old-growth forest reference was assessed with the Jaccard similarity index, consistent with established beta-diversity methodology (Koleff et al. 2003; Fayolle et al. 2014), quantifying the proportion of shared species relative to the combined species pool of the two compared plots. We used this presence-absence index as our primary composition metric because it is directly comparable to prior pantropical syntheses, consistent with established beta-diversity methodology (Poorter et al. 2021a).

We performed all analyses using R software version 4.5.1, under its RStudio interface version 2025.5.1.513. We used the *vegan* package for diversity analyses (Oksanen 2025) and *ggplot2* for graphs (Wickham 2016).

2.5. Modelling framework

2.5.1. Modelling recovery trajectories

The instantaneous recovery rate of AGB, Sobs, and species composition, was estimated within a Bayesian framework, using the exponential-based model formalized by Hérault and Piponiot (2018) and previously applied to model the recovery in tropical secondary forests of biomass and diversity (Amani et al. 2021, 2022) and other attributes (Poorter et al. 2021a). The model assumes that the absolute recovery rate is, at all points on time t , proportional to the distance between the state of the system at time t and the asymptotic value.

$$D_{p,t} \sim \log \mathcal{N} \left(\theta_0^D + (\theta_{+\infty}^D - \theta_0^D) x \left(1 - e^{(-\lambda^D \times t_p)} \right), \sigma_D^2 \right)$$

where:

$D_{p,t}$: is the value of the attribute D of forest attribute (AGB, species richness, species) in a secondary forest plot p at time t ;

θ_0^D : the starting point, i.e. the value of D when the system starts the recovery process;

$\theta_{+\infty}^D$: the ending point, i.e. the asymptotic value of D ;

λ^D : the instantaneous recovery rate of D ;

σ_D^2 : the variance of the secondary forest lognormal likelihood for attribute D .

We use a lognormal likelihood for modelling each forest attribute, because all three response variables (AGB, species richness, and composition) are strictly positive and

right skewed, with variance increasing with the mean (Limpert et al. 2001). Throughout, we refer to a covariate effect as statistically significant when its 95% credible interval excludes zero — the Bayesian analogue of statistical significance in a frequentist framework (Kruschke and Liddell 2018).

The model was written in Stan (Carpenter et al. 2017) and inferred in a Bayesian framework using the Hamiltonian Monte Carlo algorithm. The priors chosen for the parameters were uninformative, as follows:

$$\theta_{+\infty}^D \sim \Gamma(0.001, 0.001)$$

$$\theta_0^D \sim \Gamma(0.001, 0.001)$$

$$\lambda^D \sim \Gamma(0.001, 0.001)$$

The fitted curve shown in Figure 5-1 corresponds to the recovery trajectory implied by posterior median parameter values. Its associated shaded band, as well as the Time (50%) and Time (90%) values reported in Table 5-2, were derived by propagating the full posterior distribution of θ_0 , $\theta_{+\infty}$ and λ through the recovery equation for each MCMC draw, so that both the figure and the table reflect the same underlying parameter uncertainty.

2.5.2. Drivers of recovery rate

All local, landscape and spatial covariates (Table 5-1) were standardized prior to model fitting to enable direct comparison of their relative effects on recovery rates across forest attributes. To test the effect of each variable on the recovery rate k , we introduce them into the model at the plot level p through this equation:

$$k_p^D = e^{\left(\lambda^D + \sum_{i=1}^n \beta_{Cov_i}^D \times Cov_{i,p}\right)}$$

Where:

$\beta_{Cov_i}^D$ is the effect of covariate i on the recovery rate of attribute D , and $Cov_{i,p}$ is the standardized value of covariate i in plot p . The exponential transformation ensures that k_p^D remains strictly positive regardless of covariate values (N'Guessan et al., 2019; Amani et al., 2022).

3. Results

3.1. Inventory data

We inventoried 10,216 trees ≥ 10 cm dbh, representing 276 species and 54 botanical families, with Fabaceae (52 species; 18.8 %), Rubiaceae (17 species; 6.2 %) and Euphorbiaceae (16 species; 5.8 %) being the most species-rich families. The most

abundant species were *Musanga cecropioides* (1,993 individuals; 19.5 %), *Macaranga spinosa* (655; 6.4 %), *Tetrorchidium didymostemon* (493; 4.8 %) and *Pycnanthus angolensis* (455; 4.4 %).

3.2. Relative recovery rate during ecological succession

The recovery trajectories along the post-agricultural chronosequence markedly differed among forest attributes (Figure 5-1). The recovery of tree species richness was the fastest, reaching around 88 % of old-growth reference values within 60 years, followed by AGB, which reached ~69 % after 60 years, and species composition, assessed using the Jaccard similarity index, which reached ~74 % after 60 years, starting from a comparatively higher baseline (30 %). These results suggest that, while species richness recovers substantially within a human lifespan, the recovery of aboveground biomass and species composition operates on considerably longer timescales.

Inter-plot variability in recovery rates, measured as the coefficient of variation of the posterior recovery rate ($CV(\lambda)$): AGB = 20.5 %; composition = 90.3 %; species richness = 121.7%), also differed substantially among forest attributes. Species richness showed the highest variability, closely followed by species composition, reflecting the strong influence of heterogeneous local conditions on diversity and compositional recovery. AGB recovery was considerably less variable, suggesting a more consistent and predictable structural recovery trajectory across the chronosequences. This ranking should be interpreted with some caution: attributes with a slower recovery rate, or a starting point already close to the asymptote, can mechanically display less remaining variation to inform λ over a fixed time window — the case for species composition specifically, whose comparatively high starting point (30% of the old-growth reference) leaves less room than for AGB to precisely estimate its subsequent recovery rate. The low $CV(\lambda)$ of AGB, by contrast, likely reflects a genuinely consistent trajectory rather than an artefact of its slow pace, whereas the high variability of species richness and composition indicates that their recovery rates are estimated with limited precision in this dataset.

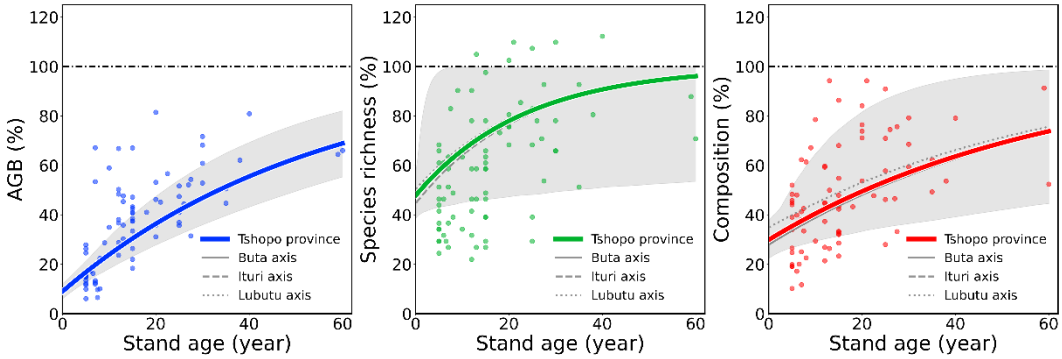


Figure 5-1. Trajectories of relative recovery rates (%) of aboveground biomass (AGB), species richness observed, and species composition during ecological succession when compared to old-growth forest reference values estimated separately for each of the three road axes. The horizontal dashed line indicates 100 % of the corresponding old-growth reference value.

3.3. Recovery rate of forest attributes during ecological succession

The instantaneous recovery rates differed significantly between the three forest attributes (Table 5-2, Figure 5-S1). Species richness exhibited the highest recovery rate (0.025 yr^{-1}), followed by AGB (0.018 yr^{-1}), while species composition showed the slowest recovery, albeit only marginally slower than AGB (0.017 yr^{-1}). This hierarchy indicates that species richness recovered approximately 40–50 % faster than both AGB and species composition (Table 5-2), confirming a gradient in the pace of multi-dimensional forest recovery across attributes. Species richness exhibited rapid initial relative recovery, with the steepest gains occurring during the first 20 years of succession. However, these rates progressively decelerated as the forests approached their asymptotic old-growth reference values (Table 5-S1).

The time required to reach 90 % of old-growth reference values was approximately 92 years for species richness, 130 years for AGB, and 136 years for species composition, underscoring that both AGB and species composition require over a century to reach old-growth values under average conditions (Table 5-2).

Table 5-2. Values of parameters of the recovery trajectories models for the three forest attributes (AGB, species richness and species composition). SCF = secondary forest; OGF = old-growth forest.

Parameters	AGB	Species richness	Composition
θ_0 starting point	31.769 [20.169 ; 41.540]	18.883 [14.950 ; 21.853]	0.069 [0.050 ; 0.086]
$\theta_{+\infty}$ ending point	325.6 / 349.0 / 380.4 (Buta/Ituri/Lubutu); mean 352.3 [318.9 ; 385.5]	40.6 / 44.0 / 39.6 (Buta/Ituri/Lubutu); mean 41.5 [37.5 ; 45.5]	0.245 / 0.245 / 0.196 (Buta/Ituri/Lubutu); mean 0.229 [0.218 ; 0.241]
λ recovery rate	0.0177 [0.0114 ; 0.0260]	0.0251 [0.0013 ; 0.1903]	0.0169 [0.0027 ; 0.0458]
Time (50%)	39.3 [26.6 ; 60.8]	27.6 [3.6 ; 521.0]	41.0 [15.1 ; 260.5]
Time (90%)	130.4 [88.4 ; 202.0]	91.8 [12.1 ; 1730.6]	136.2 [50.2 ; 865.4]
Sigma (SCF likelihood SD)	0.270 [0.229 ; 0.324]	0.377 [0.318 ; 0.450]	0.376 [0.318 ; 0.459]
sigma_theta_infty (OGF likelihood SD)	0.230 [0.174 ; 0.321]	0.239 [0.182 ; 0.332]	0.125 [0.095 ; 0.172]

3.4. Drivers of recovery rates

The effects of local, landscape, and spatial covariates on recovery rates differed markedly among the three forest attributes, with most effects being attribute-specific (Figure 2). Among local factors, the number of cultivation rotations exerted a strong negative effect on AGB recovery (-40%, 95 % credible interval excluding zero), whereas its effect on species richness and species composition, although also negative in direction, was not statistically robust (95 % credible intervals included zero). The density of remnant trees showed a positive effect on across all three attributes (AGB: +44 %; species richness: +259 %, with a very wide credible interval; composition: +93 %), all statistically significant — the most consistent driver identified in this study;

Also, among local factors, the dominance of the pioneer species *Musanga cecropioides* exerted a strong negative effect on species richness recovery (-94%), consistent with the suppression of understory species establishment beneath its dense canopy, while its positive tendency for AGB recovery and its negative tendency for composition recovery was not statistically significant. Forest cover within 300 m, a landscape factor, and soil sand content, a local factor, both exerted significant negative effects on AGB recovery (-27 % and -26 %, respectively), while their effects on species richness and species composition, though showing some directional tendencies, did not reach statistical robustness (Figure 5-2). Distance to the nearest old-growth forest fragment, another landscape factor, exerted a negative effect on species composition recovery specifically (-65 %, credible interval excluding zero) — i.e. greater distance from old-growth forest was associated with slower compositional recovery — while its effects on AGB and species richness were not statistically robust.

Distance to Kisangani city, the only spatial factor tested, showed a consistent negative directional tendency across all three attributes (AGB: -7 %; species richness: -20 %; composition: -33 %), although none of these effects reached statistical significance at our sample size.

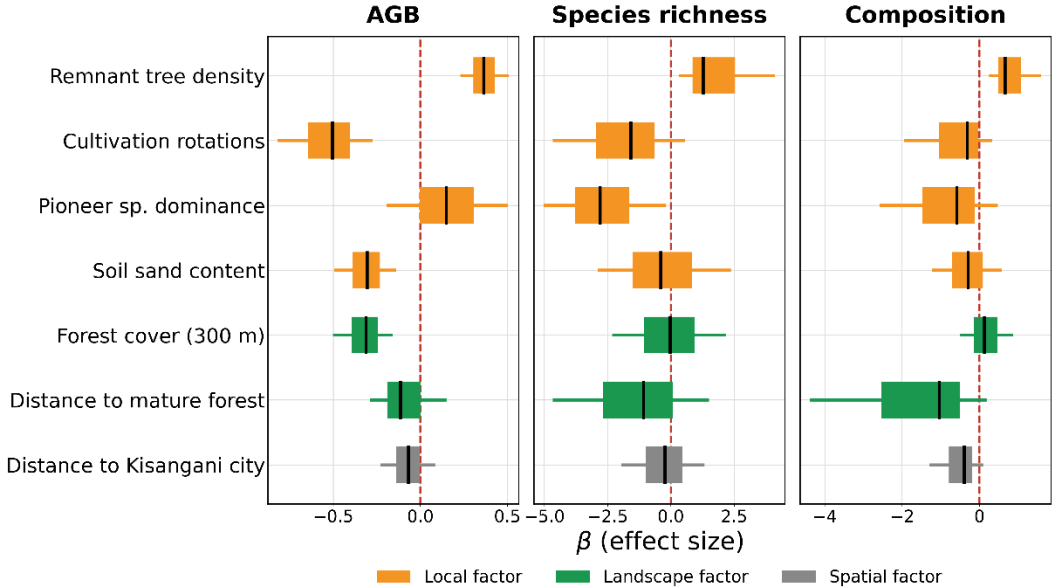


Figure 5-2: Standardized effect (β , on the log scale of the recovery rate) of seven covariates on the instantaneous recovery rate of AGB, species richness, and species composition. For each covariate and forest attributes, the box shows the 50 % credible interval and the whisker the 95 % credible interval of the posterior distribution of β ; the vertical black line marks the posterior median. Colors denote the covariate category: orange = local factor, green = landscape factor, grey = spatial factor. A credible interval that does not cross the dashed red zero line indicates a statistically significant effect.

4. Discussion

4.1. Recovery rates across forest attributes

Our results demonstrate that AGB, species richness, and composition recover at markedly different rates during post-agricultural succession in the secondary forests of the Tshopo Province, highlighting the multidimensional nature of tropical forest recovery (Poorter et al. 2021a). This pattern is broadly consistent with findings from chronosequence studies across the tropics, which have repeatedly shown that structural, diversity, and compositional attributes follow distinct recovery trajectories governed by fundamentally different ecological processes (Chazdon et al. 2016; Rozendaal et al. 2019; Poorter et al. 2021a).

Across the tropics, recovery to 90 % of old-growth values is intermediate for structure and species diversity (2.5 to 6 decades), and slowest for biomass and species composition (more than 12 decades) (Poorter et al. 2021a) — a hierarchical pattern that our chronosequence in the inner Congo basin broadly corroborates. This decoupling reflects the progressive replacement of pioneer-dominated communities by late-successional shade-tolerant species — a process governed by seed dispersal limitation, canopy dynamics, and competitive exclusion that unfolds over centuries rather than decades (Chazdon et al. 2016; Jakovac et al. 2021).

Our estimated AGB recovery rate (0.018 yr^{-1}) remains below typical values reported from the Neotropics, where aboveground biomass recovery after 20 years averaged 122 Mg ha^{-1} , corresponding to a net carbon uptake of $3.05 \text{ Mg C ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$ (Poorter et al. 2016). The slower AGB recovery observed in Tshopo compared to Neotropical benchmarks is consistent with broader patterns documented across African tropical forests, where recovery rates are generally lower in tropical Africa than in comparable Neotropical regions (N'Guessan et al. 2019; Amani et al. 2022). This slower pace has been attributed to more intense prior land-use degradation, reduced animal seed disperser communities, and lower landscape connectivity, at least in western African forest landscapes, factors that are particularly pronounced in the inner Congo Basin, where shifting cultivation has profoundly altered forest structure and composition over large areas (Molinario et al. 2020; Makelele et al. 2021). At the scale of the Congo Basin specifically, Makelele et al. (2021) showed that aboveground carbon recovered only 43% after 60 years of forest regrowth following shifting cultivation, underlining the slow rate of structural recovery in this region and corroborating our own estimates. These results are somehow contradictory with patterns observed post-logging in central Africa, where forest AGB recovers quickly (Gourlet-Fleury et al. 2013), most probably because logging is highly selective and landscape is less disturbed in managed forests.

Compared to West Africa — the geographically closest region with available quantitative estimates — N'Guessan et al. (2019) estimated that 50% of old-growth forest biomass is recovered approximately 51 years after abandonment in secondary forests of Côte d'Ivoire, while Amani et al. (2022) projected recovery of 50% of original biomass within 35 years. Our estimated half-recovery time for AGB (~ 39 years) falls within this range, indicating broadly comparable structural recovery to West Africa, despite the substantially higher AGB stocks of Congo Basin old-growth forests, which imply a larger absolute biomass gap to bridge in our study region. This estimate already incorporates the contribution of remnant trees, which are significant driver of AGB recovery (Amani et al. 2022).

For species richness, our recovery rate (0.025 yr^{-1}) indicates faster recovery than AGB, consistent with pan-tropical patterns (Rozendaal et al. 2019; Poorter et al. 2021a) and with West African findings where species richness was shown to recover rapidly under favorable conditions (Amani et al. 2021). In the Congo Basin and specifically our study region, Makelele et al. (2021) showed that taxonomic richness and functional trait diversity recovered relatively rapidly — often reaching near-old-growth levels within six decades — while compositional recovery lagged substantially behind, a pattern fully consistent with our results.

Species composition was the lowest, recovering at a rate of 0.017 yr^{-1} , with our model projecting that 90% of old-growth compositional similarity would be reached within approximately 136 years under average conditions. This result is consistent with pantropical evidence that species composition ranks among the slowest-recovering forest attributes following agricultural disturbance, and indicates that, in our study system, compositional recovery lags even further behind than structural (AGB) recovery (Poorter et al. 2021a; Rozendaal et al. 2019). In the Congo Basin, small-scale agricultural clearing has been shown to significantly reduce aboveground carbon storage and leave species composition distinctly different from that of old-growth forest even after several decades of regrowth (Makelele et al. 2021; Depecker et al. 2022; Mangaza et al. 2022). The extremely slow compositional recovery documented here likely reflects the combination of dispersal limitation — given the spatial isolation of many plots from old-growth forest sources in the Tshopo landscape mosaic (Molinario et al. 2017) — and the exceptional floristic richness and high endemism of Congo Basin old-growth forests, which sets an exceptionally high compositional target for regenerating communities (Bauters et al. 2019; Makelele et al. 2021). Taken together, these findings reinforce the emerging consensus that the conservation of existing old-growth forests in Central Africa is irreplaceable for the long-term maintenance of compositional diversity, regardless of the rate or extent of secondary forest recovery (Poorter et al. 2021a; Vancutsem et al. 2021), a reasoning that was also developed for irrecoverable carbon (Goldman et al. 2020).

4.2. Drivers of recovery rates

Our results showed that the recovery rates of secondary forest attributes in the Tshopo Province depend on the interplay of local, landscape and spatial drivers operating at different scales, with marked differences in the relative importance of these drivers across attributes (Amani et al. 2022; Hordijk et al. 2024).

Among the local drivers examined, remnant trees emerged as the most consistent positive driver of recovery, with statistically significant positive effects on all three

forest attributes (AGB: +44 %; species richness: +259 %; composition: +93 %; all 95 % credible intervals excluding zero). This result nonetheless aligns with a growing body of evidence from tropical forests worldwide, where remnant trees have been shown to function as nuclei of forest regeneration by directly contributing to standing biomass/carbon stocks, enhancing seed rain from mature forest species, and creating microhabitat conditions favorable to shade-tolerant species establishment (Sandor et Chazdon 2014; Chazdon et Guariguata 2016; Poorter et al. 2021a). In West Africa, Amani et al. (2022) and N'Guessan et al. (2019) similarly identified remnant trees as a determinant of AGB and diversity recovery rates, while in the Congo Basin, Makelele et al. (2021) underscored their crucial role in facilitating the return of old-growth specialist species under conditions of strong dispersal limitation. Collectively, these findings reinforce the emerging consensus that remnant tree retention during agricultural clearing is the single most cost-effective intervention for accelerating multi-dimensional forest recovery across tropical regions.

In contrast, cultivation rotations exerted a robust negative effect on AGB recovery specifically (-40 %). This result is consistent with the land-use intensity hypothesis, whereby repeated agricultural cycles progressively degrade soil fertility, deplete propagule banks, and reduce the abundance of fast-growing tree species, collectively slowing subsequent biomass accumulation (Makelele et al. 2022; Hordijk et al. 2024). Moonen et al. (2019) showed that AGB was negatively related to the number of previous cultivation cycles in the Tshopo province, with notable declines in biomass productivity from the fourth cultivation cycle onwards. In West Africa, N'Guessan et al. (2019) documented large differences in the time needed to recover 50 % of old-growth biomass depending on prior cultivation history, further supporting the long-lasting legacy of land-use intensity on structural and diversity recovery.

The soil sand content exerted a significant negative effect on AGB recovery specifically, consistent with well-established edaphic constraints on forest productivity in tropical ecosystems, where sandy soils limit water retention and nutrient availability (Poorter et al. 2021a; N'Guessan et al. 2019). The dominance of *Musanga cecropioides*, another local factor, showed a significant negative effect on species richness recovery (-94 %), while its positive tendency for AGB recovery and its negative tendency for composition recovery was not statistically significant. This pattern suggests that the proliferation of this fast-growing light-demanding pioneer species may facilitate early biomass accumulation while simultaneously suppressing the establishment of shade-tolerant species and slowing compositional convergence towards old-growth communities (Chazdon 2014; Jakovac et al. 2016) — an effect

consistent with competitive exclusion dynamics recently documented in secondary forests nearby (Makelele et al. 2021).

Beyond these local factors, the landscape factor forest cover at 300 m also modulated recovery rates in dimension-specific ways. Forest cover at 300 m exerted a significant negative effect on AGB recovery specifically (-27 %), while its effects on species richness and species composition were not statistically robust at our sample size. The negative effect on AGB may reflect competitive constraints from surrounding mature forest canopy limiting the establishment of fast-growing pioneer species that are primary contributors to early biomass accumulation (Chazdon 2014; Poorter et al. 2021a). Although not statistically robust here, the positive directional tendency of forest cover on species composition recovery is consistent with source-sink dispersal dynamics whereby proximity to old-growth forest facilitates the colonization of old-growth specialist species into regenerating patches — a mechanism particularly relevant in the Congo Basin where dispersal is strongly constrained by landscape fragmentation (Makelele et al. 2021; Hordijk et al. 2024).

Regarding spatial factor, distance to Kisangani city, used as a proxy for market access and land-use intensification pressure, showed a consistent negative directional tendency across all three attributes (composition: -33 %; species richness: -20 %; AGB: -7 %), although none of these effects reached statistical robustness at our sample size. Similarly, distance to the nearest old-growth forest fragment, a landscape factor capturing propagule availability, showed a negative directional tendency for species composition recovery (-65 %), consistent with dispersal limitation slowing compositional convergence, though this effect likewise was not statistically significant at our sample size. This pattern is consistent with more intensive land management and shorter fallow cycles near urban centers in the Congo Basin (Mangaza et al. 2026), a mechanism also reflected in the negative effect of cultivation rotation intensity identified above. A larger sample size or a wider distance gradient may be needed to more precisely resolve the influence of urban proximity on secondary forest recovery in this landscape. Threat for the future, with agriculture intensification.

4.3. Implications for conservation and policy

Our results carry direct implications for forest conservation, restoration planning, and climate policy in central Africa. The rapid recovery of species richness confirms that secondary forests of Tshopo Province constitute significant biodiversity reservoirs in an increasingly fragmented landscape, supporting a dual conservation strategy that preserves both old-growth forest and species-rich secondary forests (Rozendaal et al.

2019; Poorter et al., 2021). However, the extremely slow recovery of species composition confirms that secondary forests cannot be a substitute for old-growth forests in terms of species identities and ecological interactions, reinforcing the irreplaceable conservation value of old-growth forests (Gibson et al. 2011; Chazdon and Guariguata 2016).

From a climate mitigation perspective and biodiversity conservation, the substantial AGB and species richness accumulation documented along our chronosequence confirms that secondary forests of Tshopo Province contribute meaningfully to landscape-scale carbon sequestration and to the preservation of biodiversity (Chazdon et al. 2016; Poorter et al. 2016; Rozendaal et al. 2019). The negative effect of cultivation rotation intensity on AGB recovery rates suggests that the continued intensification of shifting cultivation — driven by population growth and shortened fallow periods — risks progressively undermining this carbon recovery potential (Curtis et al. 2018; Jakovac et al. 2022; Hordijk et al. 2024), unless accompanied by policies that encourage longer fallow durations and the retention of remnant trees. The significant positive effect of remnant trees across all three forest attributes documented here further underscores that their retention during land clearing represents a particularly low-cost, high-impact strategy for multi-dimensional restoration in post-agricultural landscapes of the Congo Basin, as suggested elsewhere across the tropics. Beyond their direct ecological contribution, the presence of remnant trees on a plot also reflects a deliberate management choice by the farmer, suggesting that their retention could be actively promoted as an extension-level recommendation, rather than merely observed as a passive ecological legacy (Chazdon and Guariguata 2016; Poorter et al. 2021a). An alternative, non-exclusive interpretation is that higher remnant density simply reflects lower-intensity land clearing (e.g., smaller cleared area, fewer felling cycles, or lower labor availability) rather than a deliberate conservation choice (Carrière 2002).

5. Conclusion

This study provides the first quantitative assessment of multi-dimensional secondary forest recovery trajectories in the Tshopo Province, DRC, revealing that AGB, species richness, and species composition recover at fundamentally different rates following agricultural abandonment. Species richness recovered fastest, followed by AGB, while species composition showed the slowest recovery. Remnant trees emerged as a significant positive driver all three forest attributes, while cultivation rotations and soil sand content constrained AGB recovery. These findings have implications for

conservation and restoration policy in the Congo Basin. The structural and floristic legacy of old-growth forests, reflected in their aboveground biomass and species composition, cannot be recovered by secondary succession alone within meaningful timescales, making old-growth forest protection a non-negotiable priority for both long-term carbon storage and biodiversity conservation. At the same time, the significant positive effect of remnant trees across all three forest attributes identifies their retention during agricultural clearing as a particularly cost-effective intervention for accelerating multi-dimensional forest recovery in this shifting cultivation landscape. More broadly, this study illustrates the value of combining tree inventories, farmer interviews, and spatial mapping to reconstruct land-use history in landscapes where written archives are scarce. Such integrated approaches, combining ecological and socio-historical data sources, are increasingly central to the emerging field of historical ecology in Central Africa, and offer a promising avenue for disentangling the local and regional drivers of forest recovery across the region's diverse shifting cultivation landscapes.

Supplementary material

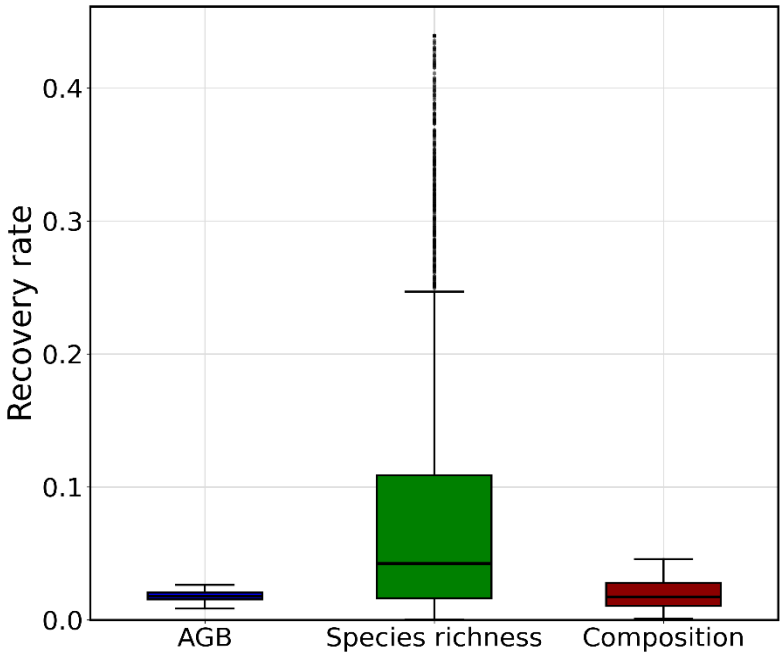


Figure 5-S1. Instantaneous recovery rate of AGB, species richness and composition during ecological succession.

Table 5-S1. Temporal variation in the instantaneous recovery rates of AGB, species richness, and species composition during secondary forest succession in the Tshopo Province, DRC (median [95% CI]).

Age (yr)	AGB (Mg ha ⁻¹ yr ⁻¹)	Species richness (sp yr ⁻¹)	Composition (Jaccard yr ⁻¹)
5	5.181 [3.460 ; 7.321]	0.506 [0.028 ; 1.610]	0.002 [0.000 ; 0.006]
10	4.740 [3.267 ; 6.454]	0.432 [0.028 ; 0.893]	0.002 [0.000 ; 0.005]
20	3.974 [2.911 ; 5.011]	0.302 [0.018 ; 0.488]	0.002 [0.000 ; 0.003]
30	3.320 [2.592 ; 3.918]	0.215 [0.007 ; 0.330]	0.002 [0.000 ; 0.002]
50	2.304 [2.001 ; 2.564]	0.123 [0.000 ; 0.194]	0.001 [0.000 ; 0.001]
80	1.370 [0.998 ; 1.586]	0.061 [0.000 ; 0.117]	0.001 [0.000 ; 0.001]
Mean	3.482	0.273	0.0017

Chapitre 6

Discussion générale

1. Contributions principales

Cette thèse visait à évaluer l'influence des pressions anthropiques sur la structure, la diversité et la dynamique du couvert forestier (déforestation, dégradation et reconstitution) dans la province de la Tshopo, en RDC. Pour y parvenir, nous avons suivi une démarche multidisciplinaire intégrant des données d'inventaire de terrain (32 parcelles de 0,25 ha à Yangambi, 161 parcelles de 0,25 ha à l'échelle de la région), de télédétection (produits TMF sur la période 1990-2023) et des enquêtes socio-économiques (850 ménages interviewés à travers la région, dans 50 villages). Cette approche intégrée a permis d'aller au-delà des analyses classiques focalisées uniquement sur la structure forestière, en intégrant une approche multidimensionnelle des écosystèmes forestiers tropicaux, en mettant en évidence les liens étroits entre processus écologiques et dynamiques socio-économiques sous-jacentes, sur un gradient allant des forêts matures aux défrichements récents. De manière spécifique, ces données ont permis de répondre aux quatre objectifs de recherche précédemment identifiés.

Le premier objectif était d'évaluer l'impact de l'utilisation des terres sur les stocks de carbone et la diversité des arbres dans la réserve de biosphère de Yangambi, à partir des données d'inventaire. Les résultats montrent que la conversion des forêts matures en terres agricoles entraîne des pertes massives de biomasse et de diversité, et une altération de la composition des espèces (Chapitre 2). La forêt mature perd 50, 70 et 90 % de sa biomasse aérienne quand elle est convertie en plantations de cacaoyers, caféiers et palmiers à huile, respectivement, et la quasi-totalité (99 %) lorsqu'elle est convertie en champs de cultures vivrières.

Le second objectif était de généraliser cet impact à l'échelle régionale, pour la province de la Tshopo, à partir d'un réseau plus étendu de parcelles forestières. Les tendances identifiées à l'échelle locale dans la réserve Man and Biosphere de Yangambi se confirment à l'échelle régionale (Chapitre 3), à travers un réseau plus étendu de 161 parcelles de 0,25 ha, établies autour de 27 villages de la province de la Tshopo répartis sur trois axes routiers et jusqu'à 150 km de la capitale, Kisangani, et couvrant dans chaque village six types d'utilisation des terres.

Le troisième objectif était de suivre la dynamique et les déterminants de changement du couvert forestier, en utilisant des images satellitaires et des enquêtes de terrain. L'analyse des paysages forestiers dans la province de la Tshopo a permis de montrer que la déforestation s'est accélérée depuis 2010 (Chapitre 4), et la structure spatiale indique une expansion urbaine et une emprise agricole sur les forêts matures. Les

facteurs géographiques et de production, à savoir la proximité à la ville de Kisangani et le capital économique des ménages, sont les principaux déterminants des pratiques agricoles dans la province. Bien que l'agriculture à petite échelle individuelle ait un impact limité sur le couvert forestier, l'effet cumulatif de la conversion saisonnière des terres est substantiel.

Le quatrième objectif était de modéliser les trajectoires de reconstitution des forêts secondaires, à l'aide de l'approche bayésienne. Après abandon des terres agricoles, la vitesse instantanée de reconstitution est la plus élevée pour la richesse spécifique (0.025 an^{-1}), intermédiaire pour l'AGB (0.018 an^{-1}), et très lente pour la composition des espèces (0.017 an^{-1}) (Chapitre 5). Après 60 ans de reconstitution, la richesse spécifique est rétablie à environ 88 %, l'AGB à environ 69 % et la composition à 74 %. La vitesse de reconstitution des forêts secondaires de la Tshopo est influencée par des facteurs locaux, paysagers et spatiaux, parmi lesquels les facteurs locaux dominent largement : l'espèce pionnière *Musanga cecropioides* accélère la reconstitution de l'AGB mais ralentit significativement celle de la richesse spécifique, tandis que les arbres rémanents constituent le déterminant le plus favorable à la reconstitution de tous les trois attributs forestiers.

2. Pratiques agricoles et impacts sur le cycle du carbone

Les résultats de cette thèse confirment que l'agriculture à petite échelle est le principal moteur de déforestation dans la province de la Tshopo (Tyukavina et al. 2018 ; Xu et al. 2026, Mangaza et al. 2026), une dynamique similaire à celle documentée dans d'autres régions d'Afrique tropicale (Molinario et al. 2015 ; Vancutsem et al. 2021 ; Feng et al. 2022), mais différente de celles observées en Amazonie — où dominent l'élevage bovin et les cultures de soja agro-industrielles (Gibbs et al. 2010; Curtis et al. 2018) — et en Asie du Sud-Est, où l'expansion du palmier à huile et l'exploitation forestière industrielle prédominent (Gaveau et al. 2016; Vijay et al. 2016). En Afrique centrale, la déforestation ne se manifeste pas sous la forme de fronts de déforestation massifs et continus, mais comme une mosaïque de perturbations dispersées à petite échelle, associées à des systèmes agricoles extensifs et itinérants (Molinario et al. 2015), ainsi qu'à l'installation, plus ponctuelle mais durable, de plantations des cultures pérennes.

Bien que ces perturbations soient individuellement de faible intensité, leur accumulation spatio-temporelle produit des effets cumulatifs substantiels à l'échelle du paysage (Van Vliet et al. 2012 ; Mangaza et al. 2026). Ce modèle de déforestation diffuse reste difficile à appréhender par la télédétection classique, qui sous-estime la

contribution des petits défrichements au bilan global de déforestation et dégradation forestière (Tyukavina et al. 2018 ; Vancutsem et al. 2021). Toutefois, les avancées technologiques récentes en télédétection, notamment l'utilisation d'images satellitaires à haute résolution couplées aux approches d'intelligence artificielle (IA), permettent désormais la détection et le suivi de ces petites perturbations dans les paysages forestiers tropicaux (Xu et al. 2026). Dans la province de la Tshopo, bien que seulement 11 % des champs vivriers et 8 % des plantations agricoles soient établis directement sur les forêts matures, l'addition de ces conversions saisonnières conduit à une perte estimée à environ 195 000 ha de forêt mature par an. Ces résultats sont similaires aux estimations de Tyukavina et al. (2018), qui montrent que plus de 90 % des défrichements en RDC sont inférieurs à 2 ha.

Cependant, l'estimation de la perte forestière issue des enquêtes ménages (195 000 ha/an) dépasse largement celle du produit TMF sur la même période (environ 93 900 ha/an ; Vancutsem et al. 2021). Un tel écart entre données de terrain et données de télédétection est observé ailleurs sous les tropiques et s'explique par plusieurs facteurs convergents. D'une part, la résolution spatiale native de 30 m du TMF et, plus généralement, la difficulté des capteurs à résolution moyenne (10-30 m) à détecter les petites parcelles dispersées (Iheaturu et al. 2025) limitent la sensibilité aux défrichements de faible emprise, typiques de l'agriculture à petite échelle. D'autre part, le seuil de persistance minimal de 3 ans requis par le TMF pour confirmer une perte de canopée et distinguer dégradation et déforestation (Vancutsem et al. 2021), combiné à une fréquence de revisite insuffisante et à la couverture nuageuse fréquente en Afrique centrale qui réduisent le nombre d'observations Landsat valides, retarde ou masque la détection des conversions les plus récentes — un phénomène dont l'ampleur est probablement sous-estimée à l'échelle pantropicale (Bourgoin et al. 2024). Enfin, extrapoler un taux moyen local à une échelle régionale plus large, comme le fait nécessairement toute estimation à l'échelle d'une province, ignore l'hétérogénéité spatiale des dynamiques de conversion. Les enquêtes de terrain, en documentant directement les changements d'usage à l'échelle de la parcelle et du ménage, offrent ainsi un point de comparaison indispensable pour quantifier et corriger ce biais de sous-détection, ce qui plaide pour une combinaison systématique des données de terrain et des produits satellitaires plutôt que pour leur usage isolé. Sur ce plan, une cartographie de pointe combinant imagerie très haute résolution (PlanetScope, drones), séries temporelles denses (Sentinel-2) et classification par apprentissage profond (Dalagnol et al. 2023) représente la voie la plus prometteuse pour réduire cet écart et rapprocher les estimations satellitaires des observations de terrain à l'échelle d'une province.

Par ailleurs, la conversion des forêts en terres agricoles mobilise rapidement le carbone stocké dans la biomasse aérienne et les sols via le brûlis, la décomposition accélérée de la matière organique et l'exportation des nutriments (Fujisaki et al. 2018; Qin et al. 2021; Makelele et al. 2022). Cette dynamique transforme localement les paysages forestiers en sources nettes de carbone atmosphérique (Harris et al. 2021 ; Baccini et al. 2017), particulièrement prononcée dans les zones à forte pression agricole (Matricardi et al. 2020). De plus, la récurrence des cycles culture-jachère appauvrit progressivement les sols, réduit la banque de graines forestières et favorise les espèces pionnières à faible densité de bois au détriment des espèces caractéristiques des forêts matures (Chazdon 2014 ; Poorter et al. 2021b), conduisant à des trajectoires de reconstitution de carbone forestier de plus en plus lentes et incomplètes à chaque nouvelle rotation (Jakovac et al. 2015 ; Rozendaal et al. 2019).

3. Impacts du changement d'usage des terres sur le carbone et la diversité

Les forêts matures, caractérisées par des stocks élevés de carbone et une diversité floristique importante, constituent l'état de référence du gradient d'utilisation des terres dans cette thèse. Les résultats révèlent une relation étroite entre l'intensité de l'usage des terres et les pertes de biomasse et de diversité à l'échelle locale (Yangambi) et régionale (province de la Tshopo). La comparaison de ces deux jeux de données met en évidence non seulement un gradient attendu de dégradation, mais aussi des contrastes internes à chaque type d'usage, illustrant le rôle déterminant de l'histoire d'usage et de l'intensité de gestion sur la valeur écologique des systèmes agroforestiers.

3.1. Perte de biomasse et de diversité le long du gradient d'utilisation des terres

Dans la réserve de biosphère de Yangambi, les forêts matures atteignent des stocks de biomasse aérienne d'environ 380 à 400 Mg ha⁻¹, respectivement dans les forêts matures mixtes et les forêts matures à *Gilbertiodendron dewevrei*. Ces estimations sont légèrement supérieures à celles rapportées par Kompanyi et al. (2025) pour le Parc National de la Lomami (340,4 Mg ha⁻¹ pour les forêts de terre ferme) et similaires à celles reportées à plus large échelle par Feldpausch et al. (2012) en Afrique centrale (379,4 Mg ha⁻¹), par Lewis et al. (2013) en Afrique tropicale (395,7 Mg ha⁻¹) et dans le bassin du Congo (429 Mg ha⁻¹), ainsi que par Slik et al. (2013) en Afrique (418,3 Mg ha⁻¹) et en Asie (393,3 Mg ha⁻¹). La conversion de ces forêts en systèmes agricoles entraîne des pertes massives et différenciées de biomasse le long du gradient d'utilisation des terres. Les cultures vivrières apparaissent comme les systèmes les

plus destructeurs, avec une perte quasi totale de la biomasse aérienne (Mangaza et al., 2022 ; $\approx 99\%$), comme documenté pour les systèmes de culture itinérante sur brûlis en Afrique centrale et en Amazonie (Grace et al. 2014 ; Poorter et al. 2021a). Les plantations de cultures pérennes conservent une fraction plus importante du carbone, avec des pertes d'environ 50 % pour le cacao, 70 % pour le café et 90 % pour le palmier à huile (Mangaza et al. 2022), et s'alignent aux mêmes tendances que les observations réalisées en Asie du Sud-Est (Carlson et al. 2012; Ziegler et al. 2012). Néanmoins, aucun système agroforestier ne peut se substituer pleinement aux forêts matures en termes de stockage du carbone (Fujisaki et al. 2018; Cook-Patton et al. 2020). Après abandon, une récupération relativement rapide de la biomasse aérienne est observée, particulièrement au cours des premières décennies de succession (Poorter et al. 2016).

Au-delà de la biomasse, la conversion affecte de manière tout aussi profonde la diversité des arbres (Figure 6-1), avec un découplage marqué entre richesse spécifique et composition floristique en termes de reconstitution (Mangaza et al. 2022). La richesse spécifique se rétablit relativement rapidement après abandon, portée par la colonisation d'espèces pionnières héliophiles (Poorter et al. 2016 ; Rozendaal et al. 2019). La composition floristique, en revanche, reste durablement altérée — même plusieurs décennies après l'abandon —, marquée par un remplacement des espèces des forêts matures par des espèces pionnières à croissance rapide (Chazdon et al. 2007 ; Rozendaal et al. 2019). Les espèces caractéristiques des forêts matures de la région — notamment celles associées aux peuplements mixtes et aux peuplements à *G. dewevrei* — partagent des traits fonctionnels communs : bois dense, croissance lente, et graines lourdes, qui les distinguent nettement du cortège pionnier héliophile colonisant les jachères (Kearsley et al. 2017 ; Hall et al. 2020 ; Poorter et al. 2021a). Le simple écoulement du temps ne suffit pas à restituer cette composition : la dispersion limitée de ces espèces, l'appauvrissement de la banque de graines forestières et la modification durable des conditions de sol et de microclimat constituent des effets de legs (« legacy effects » ; Jakovac et al. 2016) qui referment progressivement la fenêtre de recolonisation, indépendamment de l'âge de la parcelle. Bien que les forêts secondaires et les agroforêts contribuent partiellement au stockage du carbone et à la richesse spécifique, elles demeurent des substituts incomplets aux forêts matures en termes de biodiversité (Clough et al. 2011). Ce découplage souligne la nécessité d'une approche multidimensionnelle de la biodiversité dans l'évaluation des impacts du changement d'usage des terres, et plaide pour que les politiques de conservation intègrent la composition floristique comme critère central d'intégrité écologique (Chazdon et al. 2009 ; Poorter et al. 2021a).

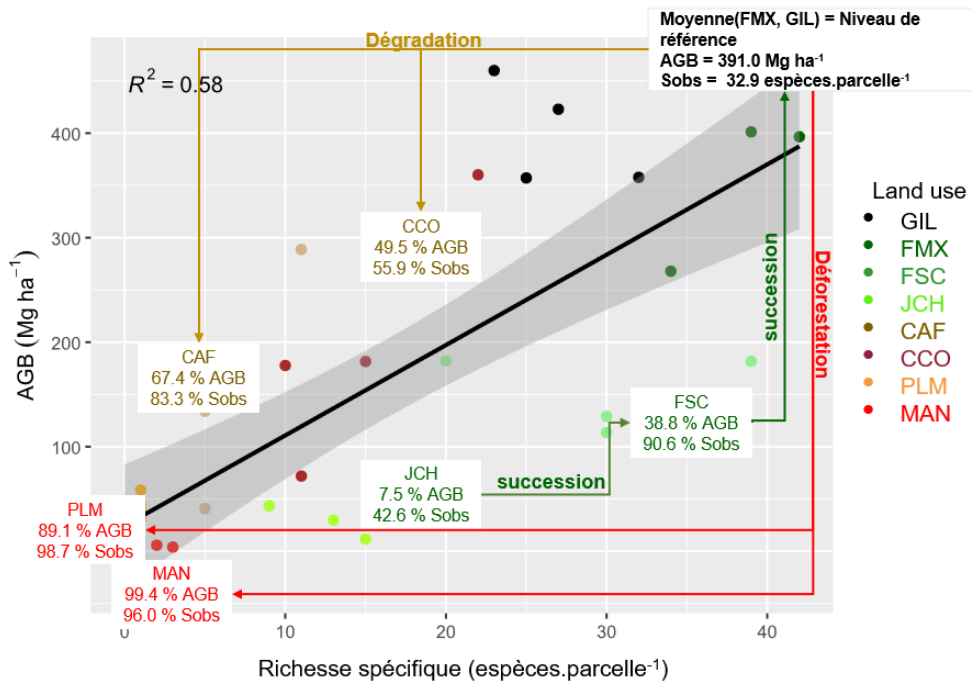


Figure 6-1. Perte de biomasse et de la richesse spécifique lors de la conversion d'une forêt mature en un autre type d'utilisation des terres dans la réserve de biosphère de Yangambi, et leur reconstitution après abandon, avec GIL : forêt mature à *Gilbertiodendron dewevrei* ; FMX : forêt mature mixte ; FSC : forêt secondaire ; JCH : jachère ; CCO : plantation de cacaoyers ; CAF : plantation de caféiers. ; PLM : plantation de palmiers à huile ; MAN : champs des cultures vivrières (manioc).

À l'échelle régionale (la province de la Tshopo), les résultats confirment les mêmes tendances en termes de pertes de la biomasse aérienne et de la diversité le long du gradient d'utilisation des terres, comme observées à Yangambi. La relation positive entre richesse spécifique observée (Sobs) et de biomasse aérienne (aboveground biomass en anglais, AGB) reste significative à toutes les échelles spatiales considérées (Mangaza et al. 2022), en accord avec la relation diversité-biomasse documentée pour les successions écologiques d'autres paysages forestiers tropicaux (Poorter et al. 2015 ; Gatti et al. 2022). Cette convergence confirme que la perte de carbone et l'érosion de la biodiversité constituent des processus écologiques étroitement couplés le long du gradient de conversion des terres, partageant des déterminants communs liés à l'intensité des perturbations anthropiques (Isbell et al. 2026).

Ce résultat ouvre une perspective méthodologique prometteuse : les indicateurs de biomasse, plus aisément estimables par télédétection à large échelle, pourraient servir

de proxies partiels de la diversité arborée et de l'intégrité écologique dans les cartographies régionales de la diversité (Mitchard et al. 2013; Duncanson et al. 2022). Dans un contexte où les données de terrain restent rares et coûteuses en Afrique centrale, cette relation pourrait améliorer les estimations de la diversité à partir des produits de biomasse issus de missions satellitaires comme GEDI ou BIOMASS (Dubayah et al. 2020 ; Le Toan et al. 2024). Cette perspective doit toutefois rester prudente face au découplage partiel entre biomasse et composition floristique mis en évidence dans cette thèse (Rozendaal et al. 2019 ; Poorter et al. 2021a), qui rappelle les limites de la biomasse comme indicateur de l'intégrité écologique. La relation diversité-biomasse n'est plus vraie pour les forêts matures, comme montré dans le PN de la Lomami (Kompanyi et al. 2025) et à travers les tropiques (Sullivan et al. 2017). 2017).

Les développements méthodologiques récents offrent des voies complémentaires prometteuses pour dépasser ces limites (Almeida et al. 2024). Les technologies LiDAR, notamment aéroportées ou spatiales, permettent de capturer la complexité structurelle tridimensionnelle des forêts (hauteur de canopée, densité de couronne, stratification verticale) avec une précision inégalée par les capteurs optiques passifs (Marselis et al. 2018, 2020; Wagner et al. 2025). La complexité structurelle verticale s'est révélée positivement corrélée à la diversité spécifique et fonctionnelle dans plusieurs études pantropicales (Atkins et al. 2018; Schneider et al. 2019), suggérant que des métriques LiDAR — rugosité de canopée, indice de complexité verticale — pourraient servir de proxies de la diversité là où les inventaires floristiques font défaut. La mission GEDI, opérationnelle depuis 2019, fournit déjà des profils de hauteur et de densité de végétation à l'échelle mondiale à une résolution de 25 m (Dubayah et al. 2020), ouvrant la voie à une caractérisation spatiale fine de la structure forestière du bassin du Congo. Combinées aux données de terrain de cette thèse — jeu de calibration et de validation rare pour la région —, ces approches multi-sources pourraient améliorer significativement la cartographie simultanée de la biomasse, de la structure et de la diversité des arbres à l'échelle provinciale. Ce type d'approche reste néanmoins difficile à implémenter dans le contexte de l'Afrique centrale, où l'accès à l'énergie est limité, et les infrastructures numériques quasi inexistantes.

3.2. Plantations de l'INERA Yangambi versus plantations paysannes de la Tshopo : un contraste révélateur

Les résultats de cette thèse révèlent un contraste marqué entre les plantations de l'Institut national pour l'étude et la recherche agronomique de Yangambi (INERA Yangambi) et les plantations paysannes inventoriées à l'échelle provinciale, en termes

de stocks de carbone, de diversité et de composition floristique. Ce contraste dépasse la simple variabilité inter-sites, et reflète des différences profondes dans l'histoire d'usage des terres, l'intensité de gestion et le contexte institutionnel dans lequel ces systèmes s'inscrivent (Tscharntke et al. 2012 ; Jagoret et al. 2011; Saj et al. 2017), et illustre de façon concrète comment deux types de plantations nominalement identiques peuvent présenter des profils écologiques radicalement différents selon leur trajectoire d'établissement et leur mode de conduite.

Les plantations de l'INERA Yangambi — cacao et café — ont été établies dans des zones forestières anciennement dégradées, en conservant délibérément un grand nombre d'arbres forestiers à l'installation (Mangaza et al. 2022). Elles maintiennent ainsi un couvert arboré résiduel composé d'espèces à bois lourd et à longue durée de vie, qui contribuent substantiellement à leurs stocks de carbone et à leur richesse spécifique (Somarriba et al. 2013 ; Batsi et al. 2020, 2021). Ce couvert résiduel joue un rôle fonctionnel direct dans le maintien de la fertilité à long terme : l'apport continu de litière et sa décomposition alimentent le stock de matière organique du sol, l'ombrage limite l'érosion et l'oxydation de la matière organique de surface exposée au soleil, et l'enracinement profond des arbres rémanents favorise un recyclage plus fermé des nutriments entre sol et végétation qu'en système ouvert (Isaac et al. 2007; Fujisaki et al. 2018). La présence de ces arbres rémanents, maintenus volontairement comme arbres d'ombrage ou conservés comme reliques forestières, est reconnue comme l'un des déterminants majeurs de la valeur écologique des agroforêts tropicales (Saj et al. 2013). La coexistence, au sein d'une même parcelle, de cohortes d'arbres d'âges et d'origines différents — arbres rémanents issus de la forêt originelle et arbres plantés ou régénérés depuis — contribue également à structurer cette valeur écologique, comme documenté dans les cacaoyères d'Afrique de l'Ouest (Konan et al. 2025). Par ailleurs, ces plantations bénéficient d'un suivi scientifique continu assuré par l'INERA Yangambi et ses partenaires internationaux, permettant d'optimiser progressivement les pratiques agronomiques dans une logique d'agroforesterie intégrée (Jagoret et al. 2014). Ce suivi de long terme, rare en Afrique centrale, confère à ces systèmes un profil écologique nettement plus favorable que la moyenne régionale.

À l'opposé, les plantations paysannes sont majoritairement établies sur des jachères, parfois après plusieurs rotations des cultures successives. Cette histoire d'usage répété appauvrit progressivement les sols en matière organique et en nutriments (Fujisaki et al. 2018 ; Makelele et al. 2022), réduit la banque de graines forestières disponible (Jakovac et al. 2015) et élimine les arbres résiduels susceptibles de structurer la régénération. Cet appauvrissement ne découle toutefois pas seulement de l'histoire

d'usage des parcelles, où la régénération naturelle reste souvent vigoureuse, mais surtout du système de conduite adopté par les paysans : une plantation proche du plein soleil, avec peu ou pas d'ombrage conservé (Jagoret et al. 2011 ; Tondoh et al. 2015), contrairement au système agroforestier ombragé de l'INERA Yangambi. Il en résulte des agroforêts souvent très simplifiées, à faible couvert d'ombrage, avec des stocks de carbone et une richesse spécifique sensiblement inférieurs à ceux de l'INERA Yangambi. Dans les cas les plus dégradés, certaines plantations paysannes installées à ciel ouvert présentent des profils écologiques proches de ceux des champs des cultures vivrières. Cette pratique est largement observée dans les cacaoyères d'Afrique de l'Ouest et centrale (Blaser et al. 2018). Certaines plantations sont aussi installées sous d'anciennes palmeraies, dont le niveau faible de diversité et de biomasse a déjà été documenté dans la même région (Batsi et al. 2020, 2021).

Ce contraste soulève une question centrale : dans quelle mesure les plantations paysannes pourraient-elles améliorer leurs performances écologiques sans sacrifier leur rentabilité économique ? Des travaux conduits en Afrique et en Amérique latine montrent qu'il est possible de concilier biodiversité élevée et rendements acceptables dans les agroforêts tropicales, à condition d'adopter des pratiques ciblées telles que le maintien d'arbres d'ombrage diversifiés, la réduction de la fréquence des rotations et la conservation d'arbres rémanents en lisière de parcelle (Clough et al. 2011 ; Blaser et al., 2018). Il est néanmoins nécessaire de souligner que, par nature, toute culture pérenne — cacao, café ou palmier à huile — occupe la parcelle sur plusieurs décennies et ferme de ce fait la fenêtre de reconstitution forestière pour la durée du cycle de production, à la différence des cultures vivrières dont l'abandon après quelques saisons ouvre la voie à une reconstitution rapide (Coomes et al. 2011). Les cultures pérennes ne s'inscrivent donc pas dans une logique de restauration forestière, mais dans une logique alternative de *land sharing* où une fraction de la biomasse, de la diversité et des fonctions écologiques est maintenue de façon permanente au sein même du système de production, plutôt que reconstituée après abandon (Perfecto et Vandermeer 2010; Phalan et al. 2011). Les plantations de l'INERA Yangambi, fortes de leurs performances écologiques, pourraient ainsi servir de références techniques et de sites pilotes pour des programmes de vulgarisation agricole destinés aux petits producteurs de la province (Mangaza et al. 2026), dans une perspective de *land sharing* conciliant production agricole, stockage de carbone et conservation de la biodiversité (Perfecto et Vandermeer 2010 ; Phalan et al. 2011).

4. Trajectoires de reconstitution et décalage de composition

Les résultats de cette thèse révèlent que la reconstitution des forêts secondaires de la Tshopo suit des trajectoires différenciées selon l'attribut écologique considéré, confirmant le caractère multidimensionnel de la reconstitution forestière tropicale (Guariguata et Ostertag 2001; Chazdon 2014; Poorter et al. 2021a). Cette récupération évolue selon une dynamique asymptotique typique des processus de succession, plus rapide durant les premières décennies puis progressivement ralentie (Maurent et al. 2023; Makelele et al. 2025). Cette forme asymptotique reflète le patron inféré par l'approche espace-pour-temps, en l'absence de suivi longitudinal des mêmes parcelles dans la région ; sa validité repose sur l'analogie avec d'autres chronoséquences tropicales plutôt que sur une observation directe dans le temps (Johnson et Miyanishi 2008; Walker et al. 2010). La richesse spécifique présente la vitesse de reconstitution la plus rapide, tandis que celle de la composition des espèces demeure la plus basse tout au long de la chronoséquence. Ce découplage constitue l'un des messages les plus saillants de cette thèse : si la régénération naturelle permet une reconstitution partielle de la diversité, elle ne saurait restituer la composition floristique des forêts matures à l'horizon de quelques décennies (Rozendaal et al. 2019 ; Makelele et al. 2021 ; Mangaza et al. 2022 ; Poorter et al. 2021a).

Les taux de reconstitution des forêts secondaires de la province de la Tshopo sont similaires aux observations pantropicales (Poorter et al. 2016 ; Rozendaal et al. 2019), mais restent inférieurs aux valeurs amazoniennes (Heinrich et al. 2021), probablement en raison de la pression anthropique continue — rotations des cultures répétées, prélèvement de bois, perturbations liées à la proximité des axes routiers — qui ralentit structurellement la régénération (Jakovac et al. 2015 ; Poorter et al. 2021a). Le persistant décalage de composition s'explique quant à lui par la dispersion limitée des espèces forestières tardives — à graines lourdes, zoochores, dépendantes de vecteurs sensibles à la fragmentation (Chazdon et Uriarte 2016) — et par la modification durable des conditions environnementales (sols appauvris, microclimat altéré) qui favorisent durablement les espèces pionnières héliophiles au détriment des espèces sciaphiles des forêts matures (Chazdon 2014 ; Fujisaki et al. 2018, Makelele et al. 2021). A cela s'ajoute la vitesse de croissance lente des espèces tolérantes à l'ombrage typiques des forêts matures, qui retarde leur dominance dans le peuplement (Baker et al. 2003).

Ces trajectoires ont été reconstruites grâce à une approche générale de modélisation de la dynamique forestière initialement développée et validée pour les forêts exploitées de Guyane (Piponiot et al. 2016 ; Hérault et Piponiot 2018 ; Mirabel et al.

2021) et adaptée aux forêts secondaires tropicales (Poorter et al. 2016 ; Rozendaal et al. 2019). Appliquée ici en approche synchronique de la succession dite *espace-pour-temps* (Pickett 1989 ; Bongers et al. 2017 ; Makelele et al. 2025) sur une chronoséquence de 5 à 60 ans avec des âges d'abandon estimés à partir des enquêtes, cette démarche est pleinement justifiée par l'absence dans le bassin du Congo d'infrastructures de données de long terme comparables à celles disponibles en Amazonie (Lewis et al. 2013 ; Hubau et al. 2020), outre le dispositif de M'Baïki en République centrafricaine (Bénédet et al. 2024). Il convient de noter que la chronoséquence repose sur un échantillonnage dense aux jeunes âges (5 à 40 ans), mais sur seulement quelques parcelles à 60 ans. Un tel déséquilibre confère à ces observations tardives un poids disproportionné dans l'ajustement du modèle, la tendance à long terme reposant ainsi sur un nombre très restreint de points. L'asymptote estimée, et plus largement la forme de la courbe au-delà de 40 ans, doit donc être interprétée avec prudence (Johnson et Miyanishi 2008; Harmon et Pabst 2015). L'approche bayésienne adoptée renforce la robustesse des conclusions en quantifiant explicitement les incertitudes et en testant rigoureusement l'effet simultané des covariables locales sur la vitesse de reconstitution (Amani et al. 2021, 2022) — une approche appliquée ici pour la première fois de façon systématique et spatialement explicite dans la province de la Tshopo.

L'analyse bayésienne des déterminants de la vitesse de reconstitution révèle que les trajectoires sont modulées par un ensemble de facteurs locaux aux effets différenciés selon l'attribut considéré. Les arbres rémanents exercent un effet positif significatif sur la biomasse aérienne, la richesse spécifique et la composition, en servant de sources de semences et de perchoirs pour la communauté de disperseurs (Chazdon et Uriarte 2016 ; Jakovac et al. 2021). Le pourcentage de la couverture forestière dans un rayon de 300 mètres autour de la parcelle en reconstitution deux ans après abandon, exerce un effet positif sur la richesse spécifique et la composition, confirmant que la connectivité du paysage forestier est un déterminant majeur de la recolonisation par les espèces tardives (Holl et Aide 2011; Jakovac et al. 2021). Le teneur en sable dans le sol influence positivement la composition des espèces, soulignant l'importance des conditions abiotiques locales dans la structuration des communautés arborées en régénération (Poorter et al. 2021a). En revanche, le nombre de rotations des cultures et la dominance de *Musanga cecropioides* freinent la récupération de la diversité, cette pionnière formant des peuplements quasi-monospécifiques inhibant les espèces forestières plus exigeantes (Chazdon 2014 ; Jakovac et al. 2015).

5. Conclusion et perspectives : valorisation des données et implications pour la recherche et la gestion

Cette thèse apporte une contribution significative à la compréhension des dynamiques des paysages forestiers tropicaux en Afrique centrale — région sous-représentée dans la littérature malgré son rôle majeur dans le cycle du carbone et la biodiversité mondiale (Lewis et al. 2013 ; Hubau et al. 2020 ; Couvreur et al. 2019 ; White et al. 2021). En articulant données de terrain, télédétection et enquêtes socio-économiques, elle propose une approche intégrée reliant processus écologiques et dynamiques d'usage des terres, dont les perspectives scientifiques et opérationnelles dépassent largement le cadre de la province de la Tshopo.

Sur le plan scientifique, la valorisation et la mise à disposition du jeu de données du chapitre 3 sous forme de *data paper* dans une revue internationale à comité de lecture représentent à la fois une contribution scientifique majeure et un engagement concret en faveur de la science ouverte. Les 161 placettes standardisées — couvrant six types d'utilisation des terres au sein des mêmes villages et documentant 14 052 individus appartenant à 286 espèces — représentent l'un des dispositifs multi-usages les plus étendus en Afrique centrale. La conception du dispositif, qui inventorie plusieurs usages des terres au sein des mêmes villages, réduit les biais liés à la variabilité climatique et pédologique entre sites, condition nécessaire à la calibration robuste des produits de cartographie de la biomasse (Herold et al. 2019). Ces données sont immédiatement mobilisables pour tester des hypothèses écologiques, calibrer des modèles de biomasse et de diversité, et valider des produits de télédétection dans une région qui manque chroniquement de données de terrain (Mitchard et al. 2013 ; Réjou-Méchain et al. 2019), notamment pour les missions GEDI et BIOMASS dont les estimations restent sous-contraintes en Afrique centrale (Duncanson et al. 2022 ; Le Toan et al. 2024). Ces parcelles installées sur un gradient de dégradation/déforestation sont tout à fait complémentaires aux réseaux de parcelles existants en RDC pour les forêts matures, de terre ferme et périodiquement inondées comme le réseau de parcelles du parc national de la Lomami (Kompanyi et al. 2025).

Sur le plan opérationnel, les résultats adressent trois messages prioritaires aux décideurs. Premièrement, la protection des forêts matures existantes demeure la stratégie la plus efficace et la plus irremplaçable pour la conservation du carbone et de la biodiversité : aucune forêt secondaire ne peut restituer en quelques décennies les stocks de carbone, la diversité, ni la composition floristique d'une forêt mature (Gibson et al. 2011 ; Cook-Patton et al. 2020 ; Makelele et al. 2021 ; Mangaza et al. 2022 ; Poorter et al. 2021a). Ces résultats font écho au concept de carbone

irrécupérable développé par les chercheurs de Conservation International (Goldstein et al. 2020). Deuxièmement, la diversité des profils des producteurs agricoles identifiée dans les enquêtes ménages appelle des stratégies différenciées d'intensification durable, adaptées aux contraintes et aux capacités d'investissement de chaque profil (Mangaza et al. 2026), afin de découpler les facteurs de production de l'expansion de l'agriculture sur la forêt mature (Godfray et al. 2010 ; Phalan et al. 2011 ; Campbell et al. 2017). Cette piste devrait toutefois être questionnée à la lumière du risque d'effet rebond : l'amélioration des rendements peut, en l'absence de contraintes foncières fortes, dégager un surplus économique réinvesti dans l'extension des surfaces cultivées plutôt que dans leur stabilisation (Angelsen 2010 ; Byerlee et al. 2014). L'intensification ne peut donc constituer une stratégie de découplage crédible que si elle est couplée à une gouvernance foncière et à un accompagnement limitant explicitement l'expansion agricole sur la forêt mature. Plus précisément, une intensification agricole durable dans ce contexte suppose un accompagnement technique ciblé : variétés et associations culturales améliorant le rendement par unité de surface, restauration de la fertilité des jachères existantes plutôt que défrichement de nouvelles parcelles, et accès facilité aux intrants et débouchés qui réduisent l'incitation économique à l'expansion spatiale des cultures. Troisièmement, les résultats sur la reconstitution forestière militent pour une valorisation active des arbres rémanents et des jachères âgées dans la gestion des terroirs — des interventions à faible coût et fort impact potentiel, directement opérationnalisables sans investissements prohibitifs (Holl et Aide 2011 ; Chazdon et Uriarte 2016 ; Jakovac et al. 2021).

Sur le plan de gestion, les résultats soulignent deux recommandations complémentaires. Premièrement, promouvoir des systèmes agricoles plus durables et productifs pour limiter l'expansion sur les forêts matures dans un contexte de forte pression démographique (FAO, 2020a ; Curtis et al. 2018). La culture du cacaoyer constitue une piste intéressante car, maintenue sous ombrage diversifié, elle conserve environ 50 % de la biomasse aérienne et une fraction significative de la diversité forestière, tout en générant des revenus stables pour les ménages agricoles (Clough et al. 2011 ; Saj et al. 2017). Cependant, l'installation des nouvelles plantations de cacaoyers ne doit pas constituer une nouvelle menace pour la forêt mature (Mangaza et al. 2022). Si la régénération naturelle des forêts secondaires constitue une opportunité clé pour la restauration des paysages (Chazdon et al. 2016 ; Poorter et al. 2021a), les limitations persistantes en termes de composition floristique indiquent que des interventions ciblées dont l'enrichissement en espèces tardives à haute valeur écologique et la gestion des arbres rémanents, restent nécessaires pour accélérer la

convergence vers des états proches des forêts matures (Chazdon et Uriarte 2016). Deuxièmement, élaborer un plan d'aménagement du territoire (la province de la Tshopo) articulant réserves forestières et terroirs agricoles, plutôt que des interventions sectorielles isolées. Cette approche intégrée est d'autant plus nécessaire que ces différentes affectations se superposent souvent dans la province, source de conflits d'usage et de déforestation non anticipée (Chervier et al. 2024). Un tel plan permettrait de mieux arbitrer entre zones de conservation, de production et de restauration, en s'appuyant sur les dynamiques territoriales déjà documentées localement (Majambu et al. 2022). Cette vision intégrée reste toutefois rare dans les provinces forestières de la RDC, où la recherche et la planification demeurent fragmentées par thématique (Useni Sikuzani et Bogaert 2025).

Par ailleurs, la demande croissante en bois-énergie — principal combustible domestique pour la grande majorité des ménages périurbains de la ville de Kisangani (Schure et al. 2014) — constitue un moteur de dégradation forestière souvent sous-estimé dans les bilans de déforestation, mais dont l'impact cumulatif sur la structure et la diversité des forêts secondaires et des jachères est important (Megevand 2013; Schure et al. 2014). Dans la province de la Tshopo, où la distance à la ville de Kisangani influence significativement la dynamique du couvert forestier, cet effet de pression urbaine sur le bois de chauffe renforce la nécessité de développer des filières alternatives, notamment les plantations énergétiques à croissance rapide sur terres dégradées (Peroches et al. 2025), l'amélioration des foyers de cuisson et la valorisation des résidus agricoles, afin de réduire la pression sur les forêts secondaires en cours de régénération (Schure et al. 2014; Bailis et al. 2015).

Références

Références

- Abernethy K., Maisels F. & White L.J.T., 2016. Environmental Issues in Central Africa. *Annual Review of Environment and Resources*, 41, 1-33, doi.org/10.1146/annurev-environ-110615-085415.
- Achard F., Beuchle R., Mayaux P. et al., 2014. Determination of Tropical Deforestation Rates and Related Carbon Losses from 1990 to 2010. *Global Change Biology*, 20(8), 2540-2554, doi.org/10.1111/gcb.12605.
- Akkermans T., Van Rompaey A., Van Lipzig N., Moonen P. & Verbist B., 2013. Quantifying successional land cover after clearing of tropical rainforest along forest frontiers in the Congo Basin. *Physical Geography*, 34(6), 417-440, doi.org/10.1080/02723646.2013.855698.
- Almeida B., Cabral P., Fonseca C., Gil A. & Scemama P., 2024. Top 10+1 indicators for assessing forest ecosystem conditions: A five-decade fragmentation analysis. *Science of The Total Environment*, 957, 177527, doi.org/10.1016/j.scitotenv.2024.177527.
- Amani B.H.K., N'Guessan A.E., Derroire G. et al., 2021. The potential of secondary forests to restore biodiversity of the lost forests in semi-deciduous West Africa. *Biological Conservation*, 259, 109154, doi.org/10.1016/j.biocon.2021.109154.
- Amani B.H.K., N'Guessan A.E., Van der Meersch V. et al., 2022. Lessons from a Regional Analysis of Forest Recovery Trajectories in West Africa. *Environmental Research Letters*, 17(11), 115005, doi.org/10.1088/1748-9326/ac9b4f.
- Andrade H., Segura M., Somarriba E. & Villalobos M., 2008. Valoración biofísica y financiera de la fijación de carbono por uso del suelo en fincas cacaoteras indígenas de Talamanca, Costa Rica. *Agroforestería en las Américas*, 46, 45-50, https://repositorio.catie.ac.cr/handle/11554/10054.
- Angelsen A., 2010. Policies for reduced deforestation and their impact on agricultural production. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107(46), 19639-19644, doi.org/10.1073/pnas.0912014107.
- Araza A., de Bruin S., Herold M. et al., 2022. A comprehensive framework for assessing the accuracy and uncertainty of global above-ground biomass maps. *Remote Sensing of Environment*, 272, 112917, doi.org/10.1016/j.rse.2022.112917.

- Atkins J.W., Bohrer G., Fahey R.T. et al., 2018. Quantifying Vegetation and Canopy Structural Complexity from Terrestrial LiDAR Data Using the Forest r Package. *Methods in Ecology and Evolution*, 9(10), 2057-2066, doi.org/10.1111/2041-210X.13061.
- Baccini A., Walker W., Carvalho L., Farina M., Sulla-Menashe D. & Houghton R.A., 2017. Tropical forests are a net carbon source based on aboveground measurements of gain and loss. *Science*, 358(6360), 230-234, doi.org/10.1126/science.aam5962.
- Bailis R., Drigo R., Ghilardi A. & Masera O., 2015. The Carbon Footprint of Traditional Woodfuels. *Nature Climate Change*, 5(3), 266-272, doi.org/10.1038/nclimate2491.
- Baker M., Clausen R., Kanaan R., N’Goma M., Roule T. & Thomson J., 2003. *Conflict Timber: Dimensions of the Problem in Asia and Africa- Volume III - African Cases*. ARD, Inc, <https://www.inspectionpanel.org/sites/default/files/ip/PanelCases/37-Request%20for%20Inspection%20Annex%2025.pdf>.
- Baker T.R., Swaine M.D. & Burslem D.F.R.P., 2003. Variation in tropical forest growth rates: combined effects of functional group composition and resource availability. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 6(1), 21-36, doi.org/10.1078/1433-8319-00040.
- Balandi J.B., Meniko To Hulu J.-P.P., Sambieni K.R., Useni Sikuzani Y., Bastin J.-F., Musavandalo C.M., Nguba T.B., Jesuka R., Sodalo C., Pika L.M. & Bogaert J., 2024. Anthropogenic effects on green infrastructure spatial patterns in Kisangani City and its urban–rural gradient. *Land*, 13(11), 1794, doi.org/10.3390/land13111794.
- Banda F., Giudici D., Le Toan T. et al., 2020. The BIOMASS Level 2 Prototype Processor: Design and Experimental Results of Above-Ground Biomass Estimation. *Remote Sensing*, 12(6), 985, doi.org/10.3390/rs12060985.
- Banin L., Feldpausch T.R., Phillips O.L. et al., 2012. What Controls Tropical Forest Architecture? Testing Environmental, Structural and Floristic Drivers. *Global Ecology and Biogeography*, 21(12), 1179-1190, doi.org/10.1111/j.1466-8238.2012.00778.x.
- Barbier E.B. & Hochard J.P., 2016. Does Land Degradation Increase Poverty in Developing Countries? *PLOS ONE*, 11(5), e0152973, doi.org/10.1371/journal.pone.0152973.

- Batsi G., Sonwa D.J., Mangaza L., Ebuy J. & Kahindo J.-M., 2020. Biodiversity of the Cocoa Agroforests of the Bengamisa-Yangambi Forest Landscape in the Democratic Republic of the Congo (DRC). *Forests*, 11(10), 1096, doi.org/10.3390/f11101096.
- Batsi G., Sonwa D.J., Mangaza L., Ebuy J. & Kahindo J.-M., 2021. Preliminary Estimation of Above-Ground Carbon Storage in Cocoa Agroforests of Bengamisa-Yangambi Forest Landscape (Democratic Republic of Congo). *Agroforestry Systems*, 95(8), 1505-1517, doi.org/10.1007/s10457-021-00657-z.
- Batsi G., Sonwa D.J., Mangaza L. et al., 2023. Trajectories of Cocoa Production in Tshopo Province. *ASC-TUFS Working Papers*, 3, 93-105, doi.org/10.51062/ascwp.3.0_93.
- Bauters M., Verceleyen O., Vanlauwe B. et al., 2019. Long-Term Recovery of the Functional Community Assembly and Carbon Pools in an African Tropical Forest Succession. *Biotropica*, 51(3), 319-329, doi.org/10.1111/btp.12647.
- Bénédet F., Gourlet-Fleury S., Allah-Barem F. et al., 2024. 40 Years of Forest Dynamics and Tree Demography in an Intact Tropical Forest at M'Baïki in Central Africa. *Scientific Data*, 11(1), 734, doi.org/10.1038/s41597-024-03577-6.
- Benjamini Y. & Hochberg Y., 1995. Controlling the False Discovery Rate: A Practical and Powerful Approach to Multiple Testing. *Journal of the Royal Statistical Society Series B: Statistical Methodology*, 57(1), 289-300, doi.org/10.1111/j.2517-6161.1995.tb02031.x.
- Benneker C., Assumani D.-M., Maindo A. et al., 2012. *Le bois à l'ordre du jour*. Exploitation artisanale de bois d'œuvre en RD Congo : Secteur porteur d'espoir pour le développement des petites et moyennes entreprises. Tropenbos International RD Congo. Wageningen, Pays-Bas.
- Betts M.G., Wolf C., Ripple W.J. et al., 2017. Global Forest Loss Disproportionately Erodes Biodiversity in Intact Landscapes. *Nature*, 547(7664), 441-444, doi.org/10.1038/nature23285.
- Blaser W.J., Oppong J., Hart S.P., Landolt J., Yeboah E. & Six J., 2018. Climate-Smart Sustainable Agriculture in Low-to-Intermediate Shade Agroforests. *Nature Sustainability*, 1(5), 234-239, doi.org/10.1038/s41893-018-0062-8.

- Bolakonga B., 2013. Influence de l'enclavement sur le développement rural (cas du territoire d'Opala, district de la Tshopo, R.D. Congo). Thèse de doctorat : Université de Liège (Belgique), <https://orbi.uliege.be/handle/2268/147745>.
- Bolakonga B., Nkulu J. & Mushakulwa W., 2017. *Filières agricoles en République Démocratique du Congo : maïs, riz, bananes plantains et pêche*. Fondation Konrad Adenauer / EWoh, www.kas.de/kongo.
- Bongers F., Chazdon R., Poorter L. & Peña-Claros M., 2015. The potential of secondary forests. *Science*, 348(6235), 642-643, doi.org/10.1126/science.348.6235.642-c.
- Bourgeois C.F., MacKenzie R.A., Sharma S. et al., 2024. Four Decades of Data Indicate That Planted Mangroves Stored up to 75% of the Carbon Stocks Found in Intact Mature Stands. *Science Advances*, 10(27), eadk5430, doi.org/10.1126/sciadv.adk5430.
- Bourgoin C., Betbeder J., Le Roux R. et al., 2021. Looking beyond Forest Cover: An Analysis of Landscape-Scale Predictors of Forest Degradation in the Brazilian Amazon. *Environmental Research Letters*, 16(11), 114045, doi.org/10.1088/1748-9326/ac31eb.
- Bourgoin C., Ceccherini G., Girardello M. et al., 2024. Human Degradation of Tropical Moist Forests Is Greater than Previously Estimated. *Nature*, 631(8021), 570-576, doi.org/10.1038/s41586-024-07629-0.
- Branthomme A., Merle C., Kindgard A. et al., 2023. *How Much Do Large-Scale and Small-Scale Farming Contribute to Global Deforestation? Results from a Remote Sensing Pilot Approach*. FAO, doi.org/10.4060/cc5723en.
- Byerlee D., Stevenson J. & Villoria N., 2014. Does intensification slow crop land expansion or encourage deforestation? *Global Food Security*, 3(2), 92-98, doi.org/10.1016/j.gfs.2014.04.001.
- Campbell B.M., Beare D.J., Bennett E.M. et al., 2017. Agriculture production as a major driver of the Earth system exceeding planetary boundaries. *Ecology and Society*, 22(4), 8, doi.org/10.5751/ES-09595-220408.
- Capellesso E.S., Cequinel A., Marques R. & Marques M.C.M., 2020. Temporal and environmental correlates of carbon stocks in a regenerating tropical forest. *Applied Vegetation Science*, 23(3), 353-362, doi.org/10.1111/avsc.12487.
- Carlson K.M., Curran L.M., Ratnasari D. et al., 2012. Committed carbon emissions, deforestation, and community land conversion from oil palm plantation

- expansion in West Kalimantan, Indonesia. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(19), 7559-7564, doi.org/10.1073/pnas.1200452109.
- Carpenter B., Gelman A., Hoffman M.D. et al., 2017. Stan: A Probabilistic Programming Language. *Journal of Statistical Software*, 76, 1-32, doi.org/10.18637/jss.v076.i01.
- Gatti C.R., Reich P.B., Gamarra J.G.P. et al., 2022. The number of tree species on Earth. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 119(6), e2115329119, doi.org/10.1073/pnas.2115329119.
- Chave J., Réjou-Méchain M., Búrquez A. et al., 2014. Improved Allometric Models to Estimate the Aboveground Biomass of Tropical Trees. *Global Change Biology*, 20(10), 3177-3190, doi.org/10.1111/gcb.12629.
- Chave J., Davies S.J., Phillips O.L. et al., 2019. Ground Data Are Essential for Biomass Remote Sensing Missions. *Surveys in Geophysics*, 40(4), 863-880, doi.org/10.1007/s10712-019-09528-w.
- Chazdon R.L., 2014. *Second Growth: The Promise of Tropical Forest Regeneration in an Age of Deforestation*. University of Chicago Press, doi.org/10.7208/chicago/9780226118109.001.0001.
- Chazdon R.L., Letcher S.G., van Breugel M., Martínez-Ramos M., Bongers F. & Finegan B., 2007. Rates of change in tree communities of secondary Neotropical forests following major disturbances. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 362(1478), 273-289, doi.org/10.1098/rstb.2006.1990.
- Chazdon R.L., Peres C.A., Dent D. et al., 2009. The Potential for Species Conservation in Tropical Secondary Forests. *Conservation Biology*, 23(6), 1406-1417, doi.org/10.1111/j.1523-1739.2009.01338.x.
- Chazdon R.L., Finegan B., Capers R.S. et al., 2010. Composition and Dynamics of Functional Groups of Trees During Tropical Forest Succession in Northeastern Costa Rica. *Biotropica*, 42(1), 31-40, doi.org/10.1111/j.1744-7429.2009.00566.x.
- Chazdon R.L., Broadbent E.N., Rozendaal D.M.A. et al., 2016. Carbon sequestration potential of second-growth forest regeneration in the Latin American tropics. *Science Advances*, 2(5), e1501639, doi.org/10.1126/sciadv.1501639.

- Chazdon R.L., Blüthgen N., Brancalion P.H.S., Heinrich V. & Bongers F., 2025. Drivers and Benefits of Natural Regeneration in Tropical Forests. *Nature Reviews Biodiversity*, 1(5), 298-314, doi.org/10.1038/s44358-025-00043-y.
- Chazdon R.L. & Guariguata M.R., 2016. Natural Regeneration as a Tool for Large-Scale Forest Restoration in the Tropics: Prospects and Challenges. *Biotropica*, 48(6), 716-730, doi.org/10.1111/btp.12381.
- Chazdon R.L. & Uriarte M., 2016. Natural regeneration in the context of large-scale forest and landscape restoration in the tropics. *Biotropica*, 48(6), 709-715, doi.org/10.1111/btp.12409.
- Chervier C., Ximenes A.C., Mihigo B.-P.N. & Doumenge C., 2024. Impact of Industrial Logging Concession on Deforestation and Forest Degradation in the DRC. *World Development*, 173, 106393, doi.org/10.1016/j.worlddev.2023.106393.
- Clough Y., Barkmann J., Jührbandt J. et al., 2011. Combining high biodiversity with high yields in tropical agroforests. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(20), 8311-8316, doi.org/10.1073/pnas.1016799108.
- Cook-Patton S.C., Leavitt S.M., Gibbs D. et al., 2020. Mapping Carbon Accumulation Potential from Global Natural Forest Regrowth. *Nature*, 585(7826), 545-550, doi.org/10.1038/s41586-020-2686-x.
- Coomes O.T., Takasaki Y. & Rhemtulla J.M., 2011. Land-Use Poverty Traps Identified in Shifting Cultivation Systems Shape Long-Term Tropical Forest Cover. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(34), 13925-13930, doi.org/10.1073/pnas.1012973108.
- Curtis P.G., Slay C.M., Harris N.L., Tyukavina A. & Hansen M.C., 2018. Classifying drivers of global forest loss. *Science*, 361(6407), 1108-1111, doi.org/10.1126/science.aau3445.
- Dalagnol R., Wagner F.H., Galvão L.S. et al., 2023. Mapping tropical forest degradation with deep learning and Planet NICFI data. *Remote Sensing of Environment*, 298, 113798, doi.org/10.1016/j.rse.2023.113798.
- Dawkins H. & Field D., 1978. *A Long-Term Surveillance System for British Woodland Vegetation*, <https://ora.ox.ac.uk/objects/uuid:de89c8fb-a2a2-4cb9-8d07-6206161fed82>.
- De Beenhouwer M., Aerts R. & Honnay O., 2013. A global meta-analysis of the biodiversity and ecosystem service benefits of coffee and cacao agroforestry.

- Agriculture, Ecosystems and Environment*, 175, 1-7, doi.org/10.1016/j.agee.2013.05.003.
- De Beule H., Jassogne L. & Van Asten P., 2014. Cocoa: Driver of Deforestation in the Democratic Republic of the Congo? *CCAFS Working Paper* 65.
- De Wasseige C., Tadoum M., Eba'a Atyi R. & Doumenge C., éd., 2015. *Les forêts du Bassin du Congo - Forêts et changements climatiques*. Weyrich. Afrique centrale, <https://agritrop.cirad.fr/578900/>.
- Debroux L., Hart T., Kaimowitz D., Karsenty A. & Topa G., 2007. *Forests in Post-Conflict Democratic Republic of Congo: Analysis of a Priority Agenda*. CIFOR. Center for International Forestry Research (CIFOR): Bogor, Indonesia, <https://www.cifor-icraf.org/knowledge/publication/2188/>.
- Defourny P., Delhage C. & Kibambe Lubamba J.-P., 2011. *Analyse quantitative des causes de la deforestation et de la degradation des forets en RDC*, http://www.un-redd.org/Newsletter35/DRC_Drivers_of_Deforestation/tabid/105802/Default.aspx.
- Depecker J., Asimonyio J.A., Miteho R. et al., 2022. The Association between Rainforest Disturbance and Recovery, Tree Community Composition, and Community Traits in the Yangambi Area in the Democratic Republic of the Congo. *Journal of Tropical Ecology*, 38(6), 426-436, doi.org/10.1017/S0266467422000347.
- Don A., Schumacher J. & Freibauer A., 2011. Impact of Tropical Land-Use Change on Soil Organic Carbon Stocks – a Meta-Analysis. *Global Change Biology*, 17(4), 1658-1670, doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02336.x.
- Dray S. & Dufour A.-B., 2007. The Ade4 Package: Implementing the Duality Diagram for Ecologists. *Journal of Statistical Software*, 22(4), doi.org/10.18637/jss.v022.i04.
- Dubayah R., Blair J.B., Goetz S. et al., 2020. The Global Ecosystem Dynamics Investigation: High-resolution laser ranging of the Earth's forests and topography. *Science of Remote Sensing*, 1, 100002, doi.org/10.1016/j.srs.2020.100002.
- Duncanson L., Neuenschwander A., Hancock S. et al., 2020. Biomass estimation from simulated GEDI, ICESat-2 and NISAR across environmental gradients in

- Sonoma County, California. *Remote Sensing of Environment*, 242, 111779, doi.org/10.1016/j.rse.2020.111779.
- Duncanson L., Kellner J.R., Armston J. et al., 2022. Aboveground biomass density models for NASA's Global Ecosystem Dynamics Investigation (GEDI) lidar mission. *Remote Sensing of Environment*, 270, 112845, doi.org/10.1016/j.rse.2021.112845.
- Dupuis C., Lejeune P., Michez A. & Fayolle A., 2020. How Can Remote Sensing Help Monitor Tropical Moist Forest Degradation ?— A Systematic Review. *Remote Sensing*, 12(7), 1087, doi.org/10.3390/rs12071087.
- Eckes-Shephard A.H., Argles A.P.K., Brzeziecki B. et al., 2025. Demography, Dynamics and Data: Building Confidence for Simulating Changes in the World's Forests. *New Phytologist*, 248(6), 2722-2749, doi.org/10.1111/nph.70643.
- Ernst C., Mayaux P., Verhegghen A., Bodart C., Christophe M. & Defourny P., 2013. National Forest Cover Change in Congo Basin: Deforestation, Reforestation, Degradation and Regeneration for the Years 1990, 2000 and 2005. *Global Change Biology*, 19(4), 1173-1187, doi.org/10.1111/gcb.12092.
- FAO, 2020a. *Global Forest Resources Assessment 2020 – Key Findings*. Rome : FAO, doi.org/10.4060/ca8753en.
- FAO, 2020b. *Global Forest Resources Assessment 2020: Main report*. Rome, doi.org/10.4060/ca9825en.
- Fayolle A., Picard N., Doucet J.-L. et al., 2014. A New Insight in the Structure, Composition and Functioning of Central African Moist Forests. *Forest Ecology and Management*, 329, 195-205, doi.org/10.1016/j.foreco.2014.06.014.
- Fayolle A., Panzou G.J.L., Drouet T. et al., 2016. Taller trees, denser stands and greater biomass in semi-deciduous than in evergreen lowland central African forests. *Forest Ecology and Management*, 374, 42-50, doi.org/10.1016/j.foreco.2016.04.033.
- Fayolle A., Ngomanda A., Mbasi M. et al., 2018. A Regional Allometry for the Congo Basin Forests Based on the Largest Ever Destructive Sampling. *Forest Ecology and Management*, 430, 228-240, doi.org/10.1016/j.foreco.2018.07.030.
- Feldpausch T.R., Lloyd J., Lewis S.L. et al., 2012. Tree Height Integrated into Pantropical Forest Biomass Estimates. *Biogeosciences*, 9(8), 3381-3403, doi.org/10.5194/bg-9-3381-2012.

- Feng Y., Zeng Z., Searchinger T.D. et al., 2022. Doubling of annual forest carbon loss over the tropics during the early twenty-first century. *Nature Sustainability*, 5, 444-451, doi.org/10.1038/s41893-022-00854-3.
- Flores-Anderson A.I., Cardille J., Azad K., Cherrington E., Zhang Y. & Wilson S., 2023. Spatial and Temporal Availability of Cloud-Free Optical Observations in the Tropics to Monitor Deforestation. *Scientific Data*, 10(1), 550, doi.org/10.1038/s41597-023-02439-x.
- Foley J.A., DeFries R., Asner G.P. et al., 2005. Global Consequences of Land Use. *Science*, 309(5734), 570-574, doi.org/10.1126/science.1111772.
- FONAREDD, 2016. *Programme Intégré Oriental*. Central African Forest Initiative (CAFI), <https://www.cafi.org/countries/democratic-republic-congo/pired-dtshopo-ituri-and-bas-uele-provinces>.
- Fonteyn D., Vermeulen C., Gorel A.-P., de Miranda P.L.S., Lhoest S. & Fayolle A., 2023. Biogeography of Central African Forests: Determinants, Ongoing Threats and Conservation Priorities of Mammal Assemblages. *Diversity and Distributions*, 29(6), 698-712, doi.org/10.1111/ddi.13677.
- ForestPlots.net, Blundo C., Carilla J. et al., 2021. Taking the pulse of Earth's tropical forests using networks of highly distributed plots. *Biological Conservation*, 260, 108849, doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108849.
- Friedlingstein P., O'Sullivan M., Jones M.W. et al., 2023. Global Carbon Budget 2023. *Earth System Science Data*, 15(12), 5301-5369, doi.org/10.5194/essd-15-5301-2023.
- Fujisaki K., Chevallier T., Chapuis-Lardy L. et al., 2018. Soil carbon stock changes in tropical croplands are mainly driven by carbon inputs: A synthesis. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 259, 147-158, doi.org/10.1016/j.agee.2017.12.008.
- Galeana-Pizaña J.M., Morales-Martínez G. & Perevochtchikova M., 2024. Forest fates: Unraveling the peri-urban social-ecological trajectories in Mexico City's conservation land. *Ambio*, doi.org/10.1007/s13280-024-02082-9.
- Gaveau D.L.A., Sheil D., Husnayaen et al., 2016. Rapid Conversions and Avoided Deforestation: Examining Four Decades of Industrial Plantation Expansion in Borneo. *Scientific Reports*, 6(1), 32017, doi.org/10.1038/srep32017.
- van Gernerden B.S., Olff H., Parren M.P.E. & Bongers F., 2003. The Pristine Rain Forest? Remnants of Historical Human Impacts on Current Tree Species

- Composition and Diversity. *Journal of Biogeography*, 30(9), 1381-1390, doi.org/10.1046/j.1365-2699.2003.00937.x.
- Gibbs H.K., Ruesch A.S., Achard F. et al., 2010. Tropical forests were the primary sources of new agricultural land in the 1980s and 1990s. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107(38), 16732-16737, doi.org/10.1073/pnas.0910275107.
- Gibson L., Lee T.M., Koh L.P. et al., 2011. Primary Forests Are Irreplaceable for Sustaining Tropical Biodiversity. *Nature*, 478(7369), 378-381, doi.org/10.1038/nature10425.
- Gillet P., Vermeulen C., Feintrenie L., Dessard H. & Garcia C., 2016. Quelles sont les causes de la déforestation dans le bassin du Congo ? Synthèse bibliographique et études de cas. *BASE*, 20(2), 183-194, doi.org/10.25518/1780-4507.13022.
- Godfray H.C.J., Beddington J.R., Crute I.R. et al., 2010. Food security: the challenge of feeding 9 billion people. *Science*, 327(5967), 812-818, doi.org/10.1126/science.1185383.
- Goldman E.D., Weisse M., Harris N. & Schneider T., 2020. *Estimating the Role of Seven Commodities in Agriculture-Linked Deforestation: Oil Palm, Soy, Cattle, Wood Fiber, Cocoa, Coffee, and Rubber*. Technical note. World Resources Institute, <https://www.wri.org/research/estimating-role-seven-commodities-agriculture-linked-deforestation-oil-palm-soy-cattle>.
- Goldstein A., Turner W.R., Spawn S.A. et al., 2020. Protecting Irrecoverable Carbon in Earth's Ecosystems. *Nature Climate Change*, 10(4), 287-295, doi.org/10.1038/s41558-020-0738-8.
- Gond V., Dubiez E., Boulogne M. et al., 2016. Dynamics of forest cover and carbon stock change in the democratic republic of Congo: Case of wood-fuel supply basin for Kinshasa. *Bois et Forêts des Tropiques*, 327 (1), 19-38.
- Goulart F.F., Chappell M.J., Mertens F. & Soares-Filho B., 2023. Sparing or Expanding? The Effects of Agricultural Yields on Farm Expansion and Deforestation in the Tropics. *Biodiversity and Conservation*, 32(3), 1089-1104, doi.org/10.1007/s10531-022-02540-4.
- Gourlet-Fleury S., Mortier F., Fayolle A. et al., 2013. Tropical forest recovery from logging: a 24 year silvicultural experiment from Central Africa. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 368(1625), 20120302, doi.org/10.1098/rstb.2012.0302.

- Grace J., Mitchard E. & Gloor E., 2014. Perturbations in the carbon budget of the tropics. *Global Change Biology*, 20(10), 3238-3255, doi.org/10.1111/gcb.12600.
- Guariguata M.R. & Ostertag R., 2001. Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management*, 148(1), 185-206, doi.org/10.1016/S0378-1127(00)00535-1.
- Hall J.S., Harris D.J., Saltonstall K., Medjibe V.P., Ashton M.S. & Turner B.L., 2020. Resource Acquisition Strategies Facilitate Gilbertiodendron Dewevrei Monodominance in African Lowland Forests. *Journal of Ecology*, 108(2), 433-448, doi.org/10.1111/1365-2745.13278.
- Hansen M.C., Potapov P.V., Moore R. et al., 2013. High-Resolution Global Maps of 21st-Century Forest Cover Change. *Science*, 342(6160), 850-853, doi.org/10.1126/science.1244693.
- Hansen A.J., Burns P., Ervin J. et al., 2020. A policy-driven framework for conserving the best of Earth's remaining moist tropical forests. *Nature Ecology and Evolution*, 4(10), 1377-1384, doi.org/10.1038/s41559-020-1274-7.
- Harmon M.E. & Pabst R.J., 2015. Testing Predictions of Forest Succession Using Long-Term Measurements: 100 Yrs of Observations in the Oregon Cascades. *Journal of Vegetation Science*, 26(4), 722-732, doi.org/10.1111/jvs.12273.
- Harris N.L., Goldman E., Gabris C. et al., 2017. Using Spatial Statistics to Identify Emerging Hot Spots of Forest Loss. *Environmental Research Letters*, 12(2), 024012, doi.org/10.1088/1748-9326/aa5a2f.
- Harris N.L., Gibbs D.A., Baccini A. et al., 2021. Global maps of twenty-first century forest carbon fluxes. *Nature Climate Change*, 11, 234-240, doi.org/10.1038/s41558-020-00976-6.
- Hart T.B., Hart J.A. & Murphy P.G., 1989. Monodominant and Species-Rich Forests of the Humid Tropics: Causes for Their Co-Occurrence. *The American Naturalist*, 133(5), 613-633, doi.org/10.1086/284941.
- Heinrich V.H.A., Dalagnol R., Cassol H.L.G. et al., 2021. Large Carbon Sink Potential of Secondary Forests in the Brazilian Amazon to Mitigate Climate Change. *Nature Communications*, 12(1), 1785, doi.org/10.1038/s41467-021-22050-1.

- Hérault B. & Piponiot C., 2018. Key drivers of ecosystem recovery after disturbance in a neotropical forest. *Forest Ecosystems*, 5(1), 2, doi.org/10.1186/s40663-017-0126-7.
- Herold M., Carter S., Avitabile V. et al., 2019. The role and need for space-based forest biomass-related measurements in environmental management and policy. *Surveys in Geophysics*, 40(4), 757-778, doi.org/10.1007/s10712-019-09510-6.
- Hijmans R.J., 2024. *terra: spatial data analysis*. R package version 1.8-60, <https://CRAN.R-project.org/package=terra>.
- Hiltner U., Huth A., Bräuning A., Hérault B. & Fischer R., 2018. Simulation of succession in a neotropical forest: High selective logging intensities prolong the recovery times of ecosystem functions. *Forest Ecology and Management*, 430, 517-525, doi.org/10.1016/j.foreco.2018.08.042.
- Holl K.D. & Aide T.M., 2011. When and where to actively restore ecosystems? *Forest Ecology and Management*, 261(10), 1558-1563, doi.org/10.1016/j.foreco.2010.07.004.
- Hordijk I., Bialic-Murphy L., Lauber T. et al., 2024. Dominance and Rarity in Tree Communities across the Globe: Patterns, Predictors and Threats. *Global Ecology and Biogeography*, 33(10), e13889, doi.org/10.1111/geb.13889.
- Hothorn T., Bretz F. & Westfall P., 2008. Simultaneous Inference in General Parametric Models. *Biometrical Journal*, 50(3), 346-363, doi.org/10.1002/bimj.200810425.
- Houghton R.A., 2012. Carbon emissions and the drivers of deforestation and forest degradation in the tropics. *Current Opinion in Environmental Sustainability*, 4(6), 597-603, doi.org/10.1016/j.cosust.2012.06.006.
- Hourticq J., Megevand C., Tollens E., Wehkamp J. & Dulal H., 2013. *Deforestation trends in the Congo Basin: reconciling economic growth and forest protection. Working Paper 1: Agriculture*. Washington, DC : The World Bank, doi.org/10.1596/978-0-8213-9742-8.
- Hubau W., Lewis S.L., Phillips O.L. et al., 2020. Asynchronous Carbon Sink Saturation in African and Amazonian Tropical Forests. *Nature*, 579(7797), 80-87, doi.org/10.1038/s41586-020-2035-0.

- Ickowitz A., Slayback D., Asanzi P. & Nasi R., 2015. *Agriculture and deforestation in the Democratic Republic of the Congo: a synthesis of the current state of knowledge*. Bogor, Indonesia : CIFOR, doi.org/10.17528/cifor/005458.
- Iheaturu C.J., Akinyemi F.O., Wingate V.R., Ekebil P.P.T. & Speranza C.I., 2025. Combining Remote Sensing with Local Knowledge Is Vital for Understanding Forest Change in West Africa. *Scientific Reports*, 15(1), 38094, doi.org/10.1038/s41598-025-23133-5.
- Imani G. & Moore-Delate E., 2021. *Rapport d'étude de la consommation de bois-énergie et des équipements de cuisson de la ville de Kisangani*. Centre de recherche forestière internationale (CIFOR), <https://www.cifor-icraf.org/fr/ressources/publication/8063/>.
- INS, 2021. *Annuaire statistique RDC 2020*. No 9. Institut National de la Statistique (INS), <https://www.undp.org/sites/g/files/zskgke326/files/migration/cd/UNDP-CD-ANNUAIRE-STAT.-2020-.pdf>.
- Isaac M.E., Timmer V.R. & Quashie-Sam S.J., 2007. Shade Tree Effects in an 8-Year-Old Cocoa Agroforestry System: Biomass and Nutrient Diagnosis of Theobroma Cacao by Vector Analysis. *Nutrient Cycling in Agroecosystems*, 78(2), 155-165, doi.org/10.1007/s10705-006-9081-3.
- Isbell F., Mori A.S., Loreau M. et al., 2026. Predicting Temporal Stability and Resilience from Resistance and Recovery. *Nature* (en ligne), doi.org/10.1038/s41586-026-10498-4.
- ITTO, 2002. *ITTO Guidelines for the Restoration, Management and Rehabilitation of Degraded and Secondary Tropical Forests*. International Tropical Timber Organization. ITTO Policy Development Series 13. International Tropical Timber Organization.
- Jagoret P., Michel-Dounias I. & Malézieux E., 2011. Long-Term Dynamics of Cocoa Agroforests: A Case Study in Central Cameroon. *Agroforestry Systems*, 81(3), 267-278, doi.org/10.1007/s10457-010-9368-x.
- Jagoret P., Kwesseu J., Messie C., Michel-Dounias I. & Malézieux E., 2014. Farmers' assessment of the use value of agrobiodiversity in complex cocoa agroforestry systems in central Cameroon. *Agroforestry Systems*, 88(6), 983-1000.

- Jakovac C.C., Bongers F., Kuyper T.W., Mesquita R.C.G. & Peña-Claros M., 2016. Land Use as a Filter for Species Composition in Amazonian Secondary Forests. *Journal of Vegetation Science*, 27(6), 1104-1116, doi.org/10.1111/jvs.12457.
- Jakovac C.C., Junqueira A.B., Crouzeilles R., Peña-Claros M., Mesquita R.C.G. & Bongers F., 2021. The Role of Land-Use History in Driving Successional Pathways and Its Implications for the Restoration of Tropical Forests. *Biological Reviews*, 96(4), 1114-1134, doi.org/10.1111/brv.12694.
- Jakovac C.C., Meave J.A., Bongers F. et al., 2022. *Strong floristic distinctiveness across Neotropical successional forests*. 1-12.
- Jennings S., 1999. Assessing Forest Canopies and Understorey Illumination: Canopy Closure, Canopy Cover and Other Measures. *Forestry*, 72(1), 59-74, doi.org/10.1093/forestry/72.1.59.
- Johnson E.A. & Miyanishi K., 2008. Testing the Assumptions of Chronosequences in Succession. *Ecology Letters*, 11(5), 419-431, doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01173.x.
- Kabila S., 2025. RDC : À Tshopo, la technique de contre-saison renforce la résilience des agriculteurs face aux aléas climatiques. *Mongabay*, 28 octobre 2025, <https://fr.mongabay.com/2025/10/rdc-a-tshopo-la-technique-de-contre-saison-renforce-la-resilience-des-agriculteurs-face-aux-aleas-climatiques/>.
- Kasongo Yakusu E., Van Acker J., Van de Vyver H. et al., 2023. Ground-Based Climate Data Show Evidence of Warming and Intensification of the Seasonal Rainfall Cycle during the 1960–2020 Period in Yangambi, Central Congo Basin. *Climatic Change*, 176(10), 142, doi.org/10.1007/s10584-023-03606-0.
- Kearsley E., de Haulleville T., Hufkens K. et al., 2013. Conventional tree height–diameter relationships significantly overestimate aboveground carbon stocks in the Central Congo Basin. *Nature Communications*, 4, 2269, doi.org/10.1038/ncomms3269.
- Kearsley E., Verbeeck H., Hufkens K., Van de Perre F., Doetterl S., Baert G., Beeckman H., Boeckx P. & Huygens D., 2017. Functional community structure of African monodominant *Gilbertiodendron dewevrei* forest influenced by local environmental filtering. *Ecology and Evolution*, 7(1), 295-304, doi.org/10.1002/ece3.2589.
- Keeling H.C. & Phillips O.L., 2007. A calibration method for the crown illumination index for assessing forest light environments. *Forest Ecology and Management*, 242(2), 431-437, doi.org/10.1016/j.foreco.2007.01.060.

- Kissinger G., Herold M. & De Sy V., 2012. *Drivers of Deforestation and Forest Degradation : A Synthesis Report for REDD+ Policymakers*. Lexeme Consulting,
https://www.forestcarbonpartnership.org/sites/fcp/files/DriversOfDeforestation.pdf_N_S.pdf.
- Koleff P., Gaston K.J. & Lennon J.J., 2003. Measuring Beta Diversity for Presence–Absence Data. *Journal of Animal Ecology*, 72(3), 367-382, doi.org/10.1046/j.1365-2656.2003.00710.x.
- Kompanyi M., Hubau W., Makana J.-R., Hart J., Hart T. & Fayolle A., 2025. Tree Diversity and Carbon Stocks in Seasonally Flooded and Terra Firme Forests in the Inner Congo Basin. *Diversity and Distributions*, 31(11), e70118, doi.org/10.1111/ddi.70118.
- Konan I.K., N’Guessan A.E., Dago M.R. et al., 2025. Maximizing Tree Diversity in Cocoa Agroforestry: Taking Advantage of Planted, Spontaneous, and Remnant Trees. *Agroforestry Systems*, 99(5), 107, doi.org/10.1007/s10457-025-01180-1.
- Ladewig M., Angelsen A., Masolele R.N. & Chervier C., 2024. Deforestation triggered by artisanal mining in eastern Democratic Republic of the Congo. *Nature Sustainability*, doi.org/10.1038/s41893-024-01421-8.
- Lambin E.F. & Furumo P.R., 2023. *Deforestation-Free Commodity Supply Chains : Myth or Reality ? 237-61*.
- Le Toan T., Villard L., Minh D.H.T. et al., 2024. Tackling High Biomass in Tropical Forests through the BIOMASS Mission. *The International Archives of the Photogrammetry, Remote Sensing and Spatial Information Sciences*, XLVIII-3-2024, 287-293, doi.org/10.5194/isprs-archives-XLVIII-3-2024-287-2024.
- Lebailly P., Michel B. & Ntoto A.R.M., 2014. *Conjonctures congolaises 2014 : Quel développement agricole pour la RDC ? no 4563*.
- Lejoly J., Ndjele M.B. & Geerinck D., 2010. Catalogue-Flore des plantes vasculaires des districts de Kisangani et de la Tshopo (RD Congo). *Taxonomania*, 4e édition.
- Lewis S.L., 2006. Tropical forests and the changing earth system. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 361(1465), 195-210, doi.org/10.1098/rstb.2005.1711.

- Lewis S.L., Sonké B., Sunderland T. et al., 2013. Above-ground biomass and structure of 260 African tropical forests. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 368(1625), 20120295, doi.org/10.1098/rstb.2012.0295.
- Lewis S.L., Wheeler C.E., Mitchard E.T.A. & Koch A., 2019. Restoring Natural Forests Is the Best Way to Remove Atmospheric Carbon. *Nature*, 568(7750), 25-28, doi.org/10.1038/d41586-019-01026-8.
- Libalah M.B., Liyandja T., Banoho R.-L.-P.K. et al., 2026. Human Influence on Current Status of Biodiversity of the Congo Basin. In: Inogwabini B.-I., Sonke B., Koutika L.-S. & White L.J.T., eds. *Resilience and Sustainability in the Congo Basin: Retracing the Past, Looking to the Future*. Cham, Switzerland : Springer Nature, doi.org/10.1007/978-3-032-02023-9_22-1.
- Lohbeck M., Rother D.C. & Jakovac C.C., 2021. Editorial: Enhancing Natural Regeneration to Restore Landscapes. *Frontiers in Forests and Global Change*, 4, doi.org/10.3389/ffgc.2021.735457.
- Majambu E., Demaze M.T., Sonwa D.J., Ongolo S. & Mertens B., 2022. Déploiement des initiatives de réduction de la déforestation et émergence de dynamiques territoriales dans la province de la Tshopo en République Démocratique du Congo. *VertigO*, 22-2, doi.org/10.4000/vertigo.38724.
- Makana J.-R., Ewango C.N., McMahon S.M., Thomas S.C., Hart T.B. & Condit R., 2011. Demography and Biomass Change in Monodominant and Mixed Old-Growth Forest of the Congo. *Journal of Tropical Ecology*, 27(5), 447-461, doi.org/10.1017/S0266467411000265.
- Makana J.-R. & Thomas S.C., 2006. Impacts of Selective Logging and Agricultural Clearing on Forest Structure, Floristic Composition and Diversity, and Timber Tree Regeneration in the Ituri Forest, Democratic Republic of Congo. *Biodiversity & Conservation*, 15(4), 1375-1397, doi.org/10.1007/s10531-005-5397-6.
- Makelele I.A., Verheyen K., Boeckx P. et al., 2021. Afrotropical Secondary Forests Exhibit Fast Diversity and Functional Recovery, but Slow Compositional and Carbon Recovery after Shifting Cultivation. *Journal of Vegetation Science*, 32(5), e13071, doi.org/10.1111/jvs.13071.
- Makelele I.A., Bauters M., Verheyen K. et al., 2022. Conservative N cycling despite high atmospheric deposition in early successional African tropical lowland forests. *Plant and Soil*, 477(1/2), 743-758.

- Makelele I.A., Verheyen K., Boeckx P. et al., 2025. Net Primary Productivity and Carbon Allocation along Secondary Succession in a Central African Tropical Forest. *New Phytologist*, doi.org/10.1111/nph.70888.
- Malhi Y., Gardner T.A., Goldsmith G.R., Silman M.R. & Zelazowski P., 2014. Tropical Forests in the Anthropocene. *Annual Review of Environment and Resources*, 39, 125-159, doi.org/10.1146/annurev-environ-030713-155141.
- Mangaza L., Sonwa D.J., Batsi G., Ebuy J. & Kahindo J.-M., 2021. Building a Framework towards Climate-Smart Agriculture in the Yangambi Landscape, Democratic Republic of Congo (DRC). *International Journal of Climate Change Strategies and Management*, 13(3), 320-338, doi.org/10.1108/IJCCSM-08-2020-0084.
- Mangaza L., Makana J.-R., Hubau W., Sonwa D., Batsi G. & Fayolle A., 2022. Impacts du changement d'utilisation des terres sur la biomasse et la diversité dans le paysage forestier de la réserve de biosphère de Yangambi en République démocratique du Congo. *BOIS & FORETS DES TROPIQUES*, 353, 61-73, doi.org/10.19182/bft2022.353.a36836.
- Mangaza L., Batsi G., Peroches A. et al., 2026. Dynamics and determinants of forest cover changes in the inner Congo basin. *Trees, Forests and People*, 23, 101126, doi.org/10.1016/j.tfp.2025.101126.
- Mantel S., Dondeyne S. & Deckers S., 2023. World reference base for soil resources (WRB). In: Goss M.J. & Oliver M., eds. *Encyclopedia of Soils in the Environment (Second Edition)*. Academic Press, doi.org/10.1016/B978-0-12-822974-3.00161-0.
- Marquant B., Mosnier A., Bodin B. et al., 2015. Importance des forêts d'Afrique centrale. In: De Wasseige C., Tadoum M., Eba'a Atyi R. & Doumenge C., eds. *Les forêts du Bassin du Congo - Forêts et changements climatiques*. Weyrich, Belgique, <https://www.observatoire-comifac.net/publications/edf/2015>.
- Marselis S.M., Tang H., Armston J.D., Calders K., Labrière N. & Dubayah R., 2018. Distinguishing vegetation types with airborne waveform lidar data in a tropical forest-savanna mosaic: A case study in Lopé National Park, Gabon. *Remote Sensing of Environment*, 216, 626-634, doi.org/10.1016/j.rse.2018.07.023.
- Marselis S.M., Abernethy K., Alonso A. et al., 2020. Evaluating the Potential of Full-Waveform Lidar for Mapping Pan-Tropical Tree Species Richness. *Global Ecology and Biogeography*, 29(10), 1799-1816, doi.org/10.1111/geb.13158.

- Masha M., Bojago E., Belayneh M., Tadila G. & Abera A., 2024. Quantifying forest degradation rates and their drivers in Alle district, southwestern Ethiopia: Implications for sustainable forest management practices. *Geomatica*, 76(2), 100009-100009, doi.org/10.1016/j.geomat.2024.100009.
- Matricardi E.A.T., Skole D.L., Costa O.B. et al., 2020. Long-term forest degradation surpasses deforestation in the Brazilian Amazon. *Science*, 369(6509), 1378-1382, doi.org/10.1126/science.abb3021.
- Maurent E., Hérault B., Piloniot C. et al., 2023. A common framework to model recovery in disturbed tropical forests. *Ecological Modelling*, 483, 110418, doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2023.110418.
- Mayaux P., Descle B., Clerici M. et al., 2013. *State and evolution of the African rainforests between 1990 and 2010*.
- Megevand C., 2013. *Dynamiques de déforestation dans le bassin du Congo Auteur principal*.
- Migolet P., Goïta K., Ngomanda A. & Biyogo A.P.M., 2020. Estimation of Aboveground Oil Palm Biomass in a Mature Plantation in the Congo Basin. *Forests*, 11(5), 544, doi.org/10.3390/f11050544.
- Miharza T., Wijayanto N., Roshetko J.M. & Siregar I.Z., 2023. Carbon Stocks and Footprints of Smallholder Cacao Systems in Polewali Mandar, West Sulawesi. *Frontiers in Environmental Science*, 11, doi.org/10.3389/fenvs.2023.680984.
- Mirabel A., Marcon E. & Hérault B., 2021. 30 Years of Postdisturbance Recruitment in a Neotropical Forest. *Ecology and Evolution*, 11(21), 14448-14458, doi.org/10.1002/ece3.7634.
- Mitchard E.T.A., Saatchi S.S., Baccini A. et al., 2013. Uncertainty in the spatial distribution of tropical forest biomass: a comparison of pan-tropical maps. *Carbon Balance and Management*, 8(1), 10, doi.org/10.1186/1750-0680-8-10.
- Molinario G., Hansen M.C. & Potapov P.V., 2015. Forest Cover Dynamics of Shifting Cultivation in the Democratic Republic of Congo: A Remote Sensing-Based Assessment for 2000–2010. *Environmental Research Letters*, 10(9), 094009, doi.org/10.1088/1748-9326/10/9/094009.
- Molinario G., Hansen M.C., Potapov P.V. et al., 2017. Quantification of Land Cover and Land Use within the Rural Complex of the Democratic Republic of Congo. *Environmental Research Letters*, 12(10), 104001, doi.org/10.1088/1748-9326/aa8680.

- Molinario G., Hansen M., Potapov P., Tyukavina A. & Stehman S., 2020. Contextualizing Landscape-Scale Forest Cover Loss in the Democratic Republic of Congo (DRC) between 2000 and 2015. *Land*, 9(23), 1-22, doi.org/10.3390/land9010023.
- Moloba Y.L., Mobula V.M., Ntoto R.M. & Mahunguu M.N., 2019. Dynamique Socio-Économique de l'adoption des Variétés Améliorées du Manioc en République Démocratique du Congo (RDC) : Cas des Provinces de Kongo Central et la Tshopo. *European Scientific Journal, ESJ*, 15(15), 346, doi.org/10.19044/esj.2019.v15n15p346.
- Molto Q., Rossi V. & Blanc L., 2013. Error Propagation in Biomass Estimation in Tropical Forests. *Methods in Ecology and Evolution*, 4(2), 175-183, doi.org/10.1111/j.2041-210x.2012.00266.x.
- Moonen P.C.J., Verbist B., Schaepherders J., Meyi M.B., Van Rompaey A. & Muys B., 2016. Actor-Based Identification of Deforestation Drivers Paves the Road to Effective REDD+ in DR Congo. *Land Use Policy*, 58, 123-132, doi.org/10.1016/j.landusepol.2016.07.019.
- Moonen P.C.J., Verbist B., Bosela F.B. et al., 2019. Disentangling how management affects biomass stock and productivity of tropical secondary forests fallows. *Science of The Total Environment*, 659, 101-114, doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.12.138.
- Morin-Rivat J., Fayolle A., Favier C. et al., 2017. Present-Day Central African Forest Is a Legacy of the 19th Century Human History. *eLife*, 6, e20343, doi.org/10.7554/eLife.20343.
- Mosnier A., Mant R., Pirker J. et al., 2016. *Modélisation des changements d'utilisation des terres pour la République du Congo 2000–2030*. IIASA, COMIFAC, UNEP-WCMC, https://pure.iiasa.ac.at/id/eprint/13777/2/RC_FRA_long.pdf.
- Mudiayi A., 2019. RDC : Greenpeace Afrique Alerte Sur Les Violations de Droits Humains Suite à Un Conflit Forestier Dans La Province de Tshopo, <https://farmlandgrab.org/post/view/29232>.
- Muteya K., Nghonda D.-D.N.T., Kalenda F.M. et al., 2023. *Mapping and Quantification of Miombo Deforestation in the Extent and Changes between 1990 and 2022*.

- Nelson A., Weiss D.J., Van Etten J., Cattaneo A., Mcmenomy T.S. & Koo J., 2019. A suite of global accessibility indicators. *Scientific Data*, 6, 266, doi.org/10.1038/s41597-019-0265-5.
- Ngouhouo-Poufoun J., Chaupain-Guillot S., Ndiaye Y., Sonwa D.J., Njabo K.Y. & Delacote P., 2024. Cocoa, Livelihoods, and Deforestation within the Tridom Landscape in the Congo Basin: A Spatial Analysis. *PLOS ONE*, 19(6), e0302598, doi.org/10.1371/journal.pone.0302598.
- N'Guessan A.E., N'dja J.K., Yao O.N. et al., 2019. Drivers of biomass recovery in a secondary forested landscape of West Africa. *Forest Ecology and Management*, 433, 325-331, doi.org/10.1016/j.foreco.2018.11.021.
- Nkwemoh C.A. & Tchindjang M., 2018. *Urban sprawl and agriculture : A case study of the Yaounde metropolis (Cameroon)*. 10: 45-58.
- Nyasulu M.K., Fetzer I., Wang-Erlandsson L. et al., 2024. African rainforest moisture contribution to continental agricultural water consumption. *Agricultural and Forest Meteorology*, 346, 109867, doi.org/10.1016/j.agrformet.2023.109867.
- Oberleitner F., Egger C., Oberdorfer S., Dullinger S., Wanek W. & Hietz P., 2021. Recovery of aboveground biomass, species richness and composition in tropical secondary forests in SW Costa Rica. *Forest Ecology and Management*, 479, 118580, doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118580.
- OECD & FAO, 2021. *OECD-FAO practical business tool on deforestation, forest degradation and due diligence in agricultural supply chains*. Paris : OECD Publishing.
- OIM, 2019. *Cartographie de la mobilité des populations : Préparation et réponse à la maladie à virus Ebola en RDC : Kisangani - Province de la Tshopo (7-8/12/2019)*. OIM REPUBLIQUE DEMOCRATIQUE DU CONGO, https://www.iom.int/sites/g/files/tmzbd1486/files/documents/iom_pmm_kisangani_rapport.pdf.
- Oksanen J., 2020. *vegan: community ecology package*. R package version 2.5-7, <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>.
- Oksanen J., 2025. *Vegan: Ecological Diversity*, <https://cran.r-project.org/web/packages/vegan/vignettes/diversity-vegan.pdf>.
- Omasombo J.T., Otemikongo J.M., Stroobant É. et al., 2020. *Tshopo Africa: Laborieuse construction politico-administrative coloniale muée en bastion du nationalisme congolais*. Musée royal de l'Afrique centrale,

- <https://www.africamuseum.be/sites/default/files/media/docs/research/publications/rmca/online/monographies-provinces/tshopo.pdf>.
- Ordway E.M., Asner G.P. & Lambin E.F., 2017. Deforestation Risk Due to Commodity Crop Expansion in Sub-Saharan Africa. *Environmental Research Letters*, 12(4), 044015, doi.org/10.1088/1748-9326/aa6509.
- Oslisly R., Nlend P.N., Champion L., Livingstone Smith A. & de Saulieu G., 2026. Central African Rainforest Archaeology. In: *Resilience and Sustainability in the Congo Basin*. Cham, Switzerland : Springer, doi.org/10.1007/978-3-032-02023-9_7-2.
- Pan Y., Birdsey R.A., Fang J. et al., 2011. A Large and Persistent Carbon Sink in the World's Forests. *Science*, 333(6045), 988-993, doi.org/10.1126/science.1201609.
- Pan Y., Birdsey R.A., Phillips O.L. et al., 2024. The Enduring World Forest Carbon Sink. *Nature*, 631(8021), 563-569, doi.org/10.1038/s41586-024-07602-x.
- Pearson T.R.H., Brown S., Murray L. & Sidman G., 2017. Greenhouse gas emissions from tropical forest degradation: An underestimated source. *Carbon Balance and Management*, 12(1), doi.org/10.1186/s13021-017-0072-2.
- Peltier R., Dubiez É., Diowo S. et al., 2014. Assisted natural regeneration in slash-and-burn agriculture: Results in the democratic republic of the congo. *Bois et Forêts des Tropiques*, 68(321), 67-79, doi.org/10.19182/bft2014.321.a31220.
- Perfecto I. & Vandermeer J., 2010. The agroecological matrix as alternative to the land-sparing/agriculture intensification model. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107(13), 5786-5791, doi.org/10.1073/pnas.0905455107.
- Peroches A., Dubiez E., Fayolle A. et al., 2025. From Tree Fellers to Planters: A Systematic Review of Forest Restoration Initiatives Involving Local Populations in Central Africa. *Small-Scale Forestry*, 24(1), 1-34, doi.org/10.1007/s11842-025-09586-6.
- Phalan B., Onial M., Balmford A. & Green R.E., 2011. Reconciling Food Production and Biodiversity Conservation: Land Sharing and Land Sparing Compared. *Science*, 333(6047), 1289-1291, doi.org/10.1126/science.1208742.
- Philippon N., Cornu G., Monteil L. et al., 2019. The Light-Deficient Climates of Western Central African Evergreen Forests. *Environmental Research Letters*, 14(3), 034007, doi.org/10.1088/1748-9326/aaf5d8.

- Phillips O.L., Aragão L.E.O.C., Lewis S.L. et al., 2009. Drought Sensitivity of the Amazon Rainforest. *Science*, 323(5919), 1344-1347, doi.org/10.1126/science.1164033.
- Pickett S.T.A., 1989. Space-for-time substitution as an alternative to long-term studies. In: Likens G.E., éd. *Long-term studies in ecology: approaches and alternatives*. New York : Springer, 110-135, doi.org/10.1007/978-1-4615-7358-6_5.
- Piponiot C., Sist P., Mazzei L. et al., 2016. Carbon recovery dynamics following disturbance by selective logging in Amazonian forests. *eLife*, 5, e21394, doi.org/10.7554/eLife.21394.
- Ploton P., Mortier F., Barbier N. et al., 2020. A Map of African Humid Tropical Forest Aboveground Biomass Derived from Management Inventories. *Scientific Data*, 7(1), 221, doi.org/10.1038/s41597-020-0561-0.
- Poorter L., Van Der Sande M.T., Thompson J. et al., 2015. Diversity Enhances Carbon Storage in Tropical Forests. *Global Ecology and Biogeography*, 24(11), 1314-1328, doi.org/10.1111/geb.12364.
- Poorter L., Bongers F., Aide T.M. et al., 2016. Biomass Resilience of Neotropical Secondary Forests. *Nature*, 530(7589), 211-214, doi.org/10.1038/nature16512.
- Poorter L., Craven D., Jakovac C.C. et al., 2021a. Multidimensional tropical forest recovery. *Science*, 374(6573), 1370-1376, doi.org/10.1126/science.abh3629.
- Poorter L., Rozendaal D.M.A., Bongers F. et al., 2021b. Functional recovery of secondary tropical forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 118(49), e2003405118, doi.org/10.1073/pnas.2003405118.
- Poorter L., Amissah L., Bongers F. et al., 2023. Successional Theories. *Biological Reviews*, 98(6), 2049-2077, doi.org/10.1111/brv.12995.
- Potapov P.V., Turubanova S.A., Hansen M.C. et al., 2012. Quantifying forest cover loss in Democratic Republic of the Congo, 2000-2010, with Landsat ETM+ data. *Remote Sensing of Environment*, 122, 106-116, doi.org/10.1016/j.rse.2011.08.027.
- Potapov P., Hansen M.C., Pickens A. et al., 2022. The global 2000-2020 land cover and land use change dataset derived from the Landsat archive: first results. *Frontiers in Remote Sensing*, 3, 856903, doi.org/10.3389/frsen.2022.856903.
- Powers J.S. & Marín-Spiotta E., 2017. Ecosystem Processes and Biogeochemical Cycles in Secondary Tropical Forest Succession. *Annual Review of Ecology*,

- Evolution, and Systematics*, 48(1), 497-519, doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110316-022944.
- Qin Y., Xiao X., Wigneron J.-P. et al., 2021. Carbon Loss from Forest Degradation Exceeds That from Deforestation in the Brazilian Amazon. *Nature Climate Change*, 11(5), 442-448, doi.org/10.1038/s41558-021-01026-5.
- Quegan S., Le Toan T., Chave J. et al., 2019. The European Space Agency BIOMASS mission: Measuring forest above-ground biomass from space. *Remote Sensing of Environment*, 227, 44-60, doi.org/10.1016/j.rse.2019.03.032.
- Réjou-Méchain M., Barbier N., Couteron P. et al., 2019. Upscaling forest biomass from field to satellite measurements: sources of errors and ways to reduce them. *Surveys in Geophysics*, 40(4), 881-911, doi.org/10.1007/s10712-019-09532-0.
- Réjou-Méchain M., Mortier F., Bastin J.-F. et al., 2021. Unveiling African Rainforest Composition and Vulnerability to Global Change. *Nature*, 593(7857), 90-94, doi.org/10.1038/s41586-021-03483-6.
- Renier C., Addoah T., Guye V. et al., 2025. Direct and Indirect Deforestation for Cocoa in the Tropical Moist Forests of Ghana. *Environmental Research: Food Systems*, 2(2), 025006, doi.org/10.1088/2976-601X/add01b.
- Richards P.W., 1973. The tropical rain forest. *Scientific American*, 229(6), 58-68.
- Ross C.W., Hanan N.P., Prihodko L., Anchang J., Ji W. & Yu Q., 2021. Woody-biomass projections and drivers of change in sub-Saharan Africa. *Nature Climate Change*, 11(5), 449-455, doi.org/10.1038/s41558-021-01034-5.
- Rozendaal D.M.A., Bongers F., Aide T.M. et al., 2019. Biodiversity Recovery of Neotropical Secondary Forests. *Science Advances*, 5(3), eaau3114, doi.org/10.1126/sciadv.aau3114.
- Rudel T.K., 2009. How Do People Transform Landscapes? A Sociological Perspective on Suburban Sprawl and Tropical Deforestation. *American Journal of Sociology*, 115(1), 129-154, doi.org/10.1086/597794.
- Rutishauser E., Barthélémy D., Blanc L. & Nicolini E.-A., 2011. Crown fragmentation assessment in tropical trees: Method, insights and perspectives. *Forest Ecology and Management*, 261(3), 400-407, doi.org/10.1016/j.foreco.2010.10.025.
- Saj S., Jagoret P. & Ngogue H.T., 2013. Carbon Storage and Density Dynamics of Associated Trees in Three Contrasting Theobroma Cacao Agroforests of

- Central Cameroon. *Agroforestry Systems*, 87(6), 1309-1320, doi.org/10.1007/s10457-013-9639-4.
- Saj S., Jagoret P., Essola Etoa L. et al., 2017. Lessons learned from the long-term analysis of cacao yield and stand structure in central Cameroonian agroforestry systems. *Agricultural Systems*, 156, 95-104.
- Sandor M.E. & Chazdon R.L., 2014. Remnant Trees Affect Species Composition but Not Structure of Tropical Second-Growth Forest. *PLOS ONE*, 9(1), e83284, doi.org/10.1371/journal.pone.0083284.
- Sasaki N., Asner G.P., Pan Y. et al., 2016. Sustainable management of tropical forests can reduce carbon emissions and stabilize timber production. *Frontiers in Environmental Science*, 4, 1-13, doi.org/10.3389/fenvs.2016.00050.
- Schneider F.D., Kükenbrink D., Schaeppman M.E., Schimel D.S. & Morsdorf F., 2019. Quantifying 3D structure and occlusion in dense tropical and temperate forests using close-range LiDAR. *Agricultural and Forest Meteorology*, 268, 249-257, doi.org/10.1016/j.agrformet.2019.01.033.
- Schnitzer S.A. & Bongers F., 2002. The ecology of lianas and their role in forests. *Trends in Ecology & Evolution*, 17(5), 223-230, doi.org/10.1016/S0169-5347(02)02491-6.
- Schure J., Levang P. & Wiersum K.F., 2014. Producing Woodfuel for Urban Centers in the Democratic Republic of Congo: A Path Out of Poverty for Rural Households? *World Development*, 64, S80-90, doi.org/10.1016/j.worlddev.2014.03.013.
- Shackleton S., Shackleton C. & Shanley P., eds, 2011. *Non-Timber Forest Products in the Global Context*. Vol. 7. Tropical Forestry. Springer, doi.org/10.1007/978-3-642-17983-9.
- Shamamba D.B., Mpozi B.B., Egesa A.O. & Basengere E.B., 2023. Adaptation to Land Scarcity among Small-Scale Farming Households in South Kivu in the Democratic Republic of the Congo. *Frontiers in Sustainable Food Systems*, 7, doi.org/10.3389/fsufs.2023.1277031.
- Shapiro A.C., Bernhard K.P., Zenobi S., Müller D., Aguilar-Amuchastegui N. & d'Annunzio R., 2021. Proximate Causes of Forest Degradation in the Democratic Republic of the Congo Vary in Space and Time. *Frontiers in Conservation Science*, 2, doi.org/10.3389/fcosc.2021.690562.

- Shapiro A., d'Annunzio R., Desclée B. et al., 2023. Small scale agriculture continues to drive deforestation and degradation in fragmented forests in the Congo Basin (2015–2020). *Land Use Policy*, 134, 106922, doi.org/10.1016/j.landusepol.2023.106922.
- Sheil D., Salim A., Chave J., Vanclay J. & Hawthorne W.D., 2006. Illumination–Size Relationships of 109 Coexisting Tropical Forest Tree Species. *Journal of Ecology*, 94, 494–507, doi.org/10.1111/j.1365-2745.2006.01111.x.
- Slik J.W.F., Paoli G., McGuire K. et al., 2013. Large Trees Drive Forest Aboveground Biomass Variation in Moist Lowland Forests across the Tropics. *Global Ecology and Biogeography*, 22(12), 1261–1271, doi.org/10.1111/geb.12092.
- Slik J.W.F., Arroyo-Rodríguez V., Aiba S.-I. et al., 2015. An estimate of the number of tropical tree species. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(24), 7472–7477, doi.org/10.1073/pnas.1423147112.
- Somarriba E., Cerda R., Orozco L. et al., 2013. Carbon stocks and cocoa yields in agroforestry systems of Central America. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 173, 46–57, doi.org/10.1016/j.agee.2013.04.013.
- Sonwa, D.J., Mangaza, L., Batsi, G. and Ebuy, J. 2020. Preliminary reflections of the potential of climate smart agriculture (CSA) in the tshopo province (DRC) in Matsunami, Y. and Takeuchi, S. (Eds.), *Challenges of Development and Natural Resource Governance in Africa*. ASC TUFS Working Papers 2019, Tokyo, pp. 219–233.
- ter Steege H., Pitman N.C.A., Sabatier D. et al., 2013. Hyperdominance in the Amazonian Tree Flora. *Science*, 342(6156), 1243092, doi.org/10.1126/science.1243092.
- Sullivan M.J.P., Talbot J., Lewis S.L. et al., 2017. Diversity and Carbon Storage across the Tropical Forest Biome. *Scientific Reports*, 7(1), 39102, doi.org/10.1038/srep39102.
- Sys C., 1960. *Notice explicative de la carte des sols du Congo Belge et du Ruanda-Urundi: carte des sols et de la vegetation du Congo Belge et du Ruanda-Urundi*. Avec Institut National pour l'Etude Agronomique du Congo. Publications de l'Institut National pour l'Etude Agronomique du Congo Belge. INEAC.
- Taubert F., Fischer R., Groeneveld J. et al., 2018. Global Patterns of Tropical Forest Fragmentation. *Nature*, 554(7693), 519–522, doi.org/10.1038/nature25508.

- Tegegne Y.T., Lindner M., Fobissie K. & Kanninen M., 2016. Evolution of drivers of deforestation and forest degradation in the Congo Basin forests: Exploring possible policy options to address forest loss. *Land Use Policy*, 51, 312-324, doi.org/10.1016/j.landusepol.2015.11.024.
- The World Bank Group, 2023. World Bank Open Data, <https://data.worldbank.org>.
- Tondoh J.E., Kouamé F.N., Guéi A.M., Sey B., Koné A.W. & Gnessougou N., 2015. Ecological changes induced by full-sun cocoa farming in Côte d'Ivoire. *Global Ecology and Conservation*, 3, 575-595, doi.org/10.1016/j.gecco.2015.02.007.
- Tscharntke T., Clough Y., Wanger T.C. et al., 2012. Global food security, biodiversity conservation and the future of agricultural intensification. *Biological Conservation*, 151(1), 53-59, doi.org/10.1016/j.biocon.2012.01.068.
- Tymen B., Réjou-Méchain M., Dalling J.W. et al., 2016. Evidence for Arrested Succession in a Liana-Infested Amazonian Forest. *Journal of Ecology*, 104(1), 149-159, doi.org/10.1111/1365-2745.12504.
- Tyukavina A., Hansen M.C., Potapov P. et al., 2018. Congo Basin forest loss dominated by increasing smallholder clearing. *Science Advances*, 4(11), eaat2993, doi.org/10.1126/sciadv.aat2993.
- Useni Sikuzani Y. & Bogaert J., 2025. The Evolution of Landscape Ecology in the Democratic Republic of the Congo (2005–2025): Scientific Advances, Methodological Challenges, and Future Directions. *Earth*, 6(3), 97, doi.org/10.3390/earth6030097.
- Van Hoof F., 2011. Changer l'agriculture congolaise en faveur des familles paysannes_Des dynamiques paysannes dans les différentes provinces de la RD. Advisors for African Farmers Organisations (AFOFA), <https://www.inter-reseaux.org/ressource/changer-lagriculture-congolaise-en-faveur-des-familles-paysannes-2/>.
- Van Vliet N., Mertz O., Heinimann A. et al., 2012. Trends, drivers and impacts of changes in swidden cultivation in tropical forest-agriculture frontiers : A global assessment. *Global Environmental Change*, 22(2), 418-429, doi.org/10.1016/j.gloenvcha.2011.10.009.
- Van Vliet N., Adams C., Vieira I.C.G. & Mertz O., 2013. "Slash and Burn" and "Shifting" Cultivation Systems in Forest Agriculture Frontiers from the Brazilian Amazon. *Society and Natural Resources*, 26(12), 1454-1467, doi.org/10.1080/08941920.2013.820813.

- Vancutsem C., Achard F., Pekel J.F. et al., 2021. Long-term (1990–2019) monitoring of forest cover changes in the humid tropics. *Science Advances*, 7(10), 1-21, doi.org/10.1126/sciadv.abe1603.
- Vanden Abeele S., Janssens S.B., Piñeiro R. & Hardy O.J., 2021. Evidence of Past Forest Fragmentation in the Congo Basin from the Phylogeography of a Shade-Tolerant Tree with Limited Seed Dispersal: *Scorodophloeus Zenkeri* (Fabaceae, Detarioideae). *BMC Ecology and Evolution*, 21(1), 50, doi.org/10.1186/s12862-021-01781-1.
- Verbeeck H., Boeckx P. & Steppe K., 2011. Tropical Forests: Include Congo Basin. *Nature*, 479(7372), 179-179, doi.org/10.1038/479179b.
- Verbiest W.W.M., Hicter P., Beeckman H. et al., 2026. The Tervuren Xylarium Wood Density Database (TWDD). *Scientific Data*, 13(1), 243, doi.org/10.1038/s41597-026-06563-2.
- Vijay V., Pimm S.L., Jenkins C.N. & Smith S.J., 2016. The Impacts of Oil Palm on Recent Deforestation and Biodiversity Loss. *PLOS ONE*, 11(7), e0159668, doi.org/10.1371/journal.pone.0159668.
- Wagner F.H., Dalagnol R., Carter G. et al., 2025. Wall-to-wall Amazon Forest Height Mapping with Planet NICFI, Aerial LIDAR, and a U-Net Regression Model. *Remote Sensing in Ecology and Conservation*, rse2.70041, doi.org/10.1002/rse2.70041.
- Walker L.R., Wardle D.A., Bardgett R.D. & Clarkson B.D., 2010. The Use of Chronosequences in Studies of Ecological Succession and Soil Development. *Journal of Ecology*, 98(4), 725-736, doi.org/10.1111/j.1365-2745.2010.01664.x.
- Wang M., Ciais P., Fensholt R. et al., 2024. Satellite observed aboveground carbon dynamics in Africa during 2003–2021. *Remote Sensing of Environment*, 301, 113927, doi.org/10.1016/j.rse.2023.113927.
- van der Werf G.R., Morton D.C., DeFries R.S. et al., 2009. CO2 Emissions from Forest Loss. *Nature Geoscience*, 2(11), 737-738, doi.org/10.1038/ngeo671.
- White F., 1983. *The Vegetation of Africa : A Descriptive Memoir to Accompany the Unesco/AETFAT/UNSO Vegetation Map of Africa*. Unesco. Vol. 20. Natural Resources Research. Switzerland, <https://portals.iucn.org/library/node/25459>.

- White L.J.T., Masudi E.B., Ndongo J.D. et al., 2021. Congo Basin Rainforest — Invest US\$150 Million in Science. *Nature*, 598(7881), 411-414, doi.org/10.1038/d41586-021-02818-7.
- Wickham H., 2016. *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Second Edition. Use R! Springer International Publishing, doi.org/10.1007/978-3-319-24277-4.
- Windey C., 2020. *Abstracting Congolese forests: mappings, representational narratives, and the production of the plantation space under REDD+*. IOB Discussion Paper 2020.01. Antwerp, Belgium : University of Antwerp, <https://medialibrary.uantwerpen.be/oldcontent/container2673/files/Publications/DP/2020/dp-202001.pdf>.
- WRI (World Resources Institute), 2025. Fires Drove Record-Breaking Tropical Forest Loss in 2024, <https://gfr.wri.org/latest-analysis-deforestation-trends>.
- Xu Y., Ciais P., Santoro M. et al., 2026. Small Persistent Humid Forest Clearings Drive Tropical Forest Biomass Losses. *Nature*, 649(8096), 375-380, doi.org/10.1038/s41586-025-09870-7.
- Zanne A.E., Lopez-Gonzalez G., Coomes D.A. et al., 2009. Data from: Towards a worldwide wood economics spectrum. *Dryad Digital Repository*, doi.org/10.5061/DRYAD.234.
- Zheng X., Chen J., Zou Z. et al., 2025. Sprawling Roads Enhanced Tropical Forest Loss during the Period 2001–2020. *Communications Earth & Environment*, 6(1), 1-11, doi.org/10.1038/s43247-025-02158-8.
- Ziegler A.D., Phelps J., Yuen J.Q.I. et al., 2012. Carbon Outcomes of Major Land-Cover Transitions in SE Asia: Great Uncertainties and REDD+ Policy Implications. *Global Change Biology*, 18(10), 3087-3099, doi.org/10.1111/j.1365-2486.2012.02747.x.