
Etude de la diversité taxonomique et des traits fonctionnels des forêts d'Afrique centrale à partir des parcelles permanentes du réseau DYNAFAC

Auteur : Ernst de Bunswyck, Alexandre

Promoteur(s) : Fayolle, Adeline; 14585

Faculté : Gembloux Agro-Bio Tech (GxABT)

Diplôme : Master en bioingénieur : gestion des forêts et des espaces naturels, à finalité spécialisée

Année académique : 2020-2021

URI/URL : <http://hdl.handle.net/2268.2/12983>

Avertissement à l'attention des usagers :

Tous les documents placés en accès ouvert sur le site le site MatheO sont protégés par le droit d'auteur. Conformément aux principes énoncés par la "Budapest Open Access Initiative"(BOAI, 2002), l'utilisateur du site peut lire, télécharger, copier, transmettre, imprimer, chercher ou faire un lien vers le texte intégral de ces documents, les disséquer pour les indexer, s'en servir de données pour un logiciel, ou s'en servir à toute autre fin légale (ou prévue par la réglementation relative au droit d'auteur). Toute utilisation du document à des fins commerciales est strictement interdite.

Par ailleurs, l'utilisateur s'engage à respecter les droits moraux de l'auteur, principalement le droit à l'intégrité de l'oeuvre et le droit de paternité et ce dans toute utilisation que l'utilisateur entreprend. Ainsi, à titre d'exemple, lorsqu'il reproduira un document par extrait ou dans son intégralité, l'utilisateur citera de manière complète les sources telles que mentionnées ci-dessus. Toute utilisation non explicitement autorisée ci-avant (telle que par exemple, la modification du document ou son résumé) nécessite l'autorisation préalable et expresse des auteurs ou de leurs ayants droit.

**ÉTUDE DE LA DIVERSITÉ TAXONOMIQUE ET DES TRAITS
FONCTIONNELS DES FORÊTS D'AFRIQUE CENTRALE À
PARTIR DES PARCELLES PERMANENTES DU RÉSEAU
DYNAFAC**

ALEXANDRE ERNST DE BUNSWYCK

**TRAVAIL DE FIN D'ÉTUDES PRÉSENTÉ EN VUE DE L'OBTENTION DU DIPLÔME DE
MASTER BIOINGÉNIEUR EN GESTION DES FORÊTS ET DES ESPACES NATURELS**

ANNÉE ACADÉMIQUE 2020 - 2021

CO-PROMOTRICES : FAYOLLE A. ET GOURLET-FLEURY S.

© Toute reproduction du présent document, par quelque procédé que ce soit, ne peut être réalisée qu'avec l'autorisation de l'auteur et de l'autorité académique de Gembloux Agro-Bio Tech.

Le présent document n'engage que son auteur.

**ÉTUDE DE LA DIVERSITÉ TAXONOMIQUE ET DES TRAITS
FONCTIONNELS DES FORÊTS D'AFRIQUE CENTRALE À
PARTIR DES PARCELLES PERMANENTES DU RÉSEAU
DYNAFAC**

ALEXANDRE ERNST DE BUNSWYCK

**TRAVAIL DE FIN D'ÉTUDES PRÉSENTÉ EN VUE DE L'OBTENTION DU DIPLÔME DE
MASTER BIOINGÉNIEUR EN GESTION DES FORÊTS ET DES ESPACES NATURELS**

ANNÉE ACADÉMIQUE 2020 - 2021

CO-PROMOTRICES : FAYOLLE A. ET GOURLET-FLEURY S.

Remerciements

Ce travail de fin d'études (TFE) m'a permis de développer de nouvelles compétences et d'approfondir un sujet qui m'intéresse. Ce travail n'aurait pas pu se dérouler sans l'aide de plusieurs personnes que je tiens à remercier.

Tout d'abord, je tiens à remercier mes promotrices Adeline Fayolle et Sylvie Gourlet-Fleury qui m'ont accompagné tout au long du travail.

Ensuite, je voudrais remercier Guillaume Cornu, Fabrice Benedet, Eric Forni et Vivien Rossi du Cirad qui m'ont aidé pour l'accès aux données et leur traitement. Ils ont également relu mon travail et m'ont prodigué de précieux conseils qui m'ont permis de progresser. De manière plus générale, j'aimerais remercier l'ensemble des équipes de terrain qui ont permis que les données utilisées dans ce TFE soient collectées et disponibles.

Par ailleurs, je voudrais également adresser ma reconnaissance aux membres du jury, Adeline Fayolle, Sylvie Gourlet-Fleury, Jean-Louis Doucet, Grégory Mahy et Arnaud Monty pour leur attention.

Enfin, je voudrais remercier Franck Monthe, ma famille, les amis du laboratoire des forêts tropicales ainsi qu'Ariane pour leur soutien indéfectible.

Résumé

Objectifs Ce travail s'inscrit dans la continuité des travaux du collectif DYNAFAC qui étudie la dynamique des forêts d'Afrique centrale. L'objectif global de ce travail est de fournir des informations utiles à l'extrapolation des données de la dynamique forestière des projets DynAffor et P3FAC à des forêts similaires en Afrique centrale. Cet objectif global se décline en deux objectifs spécifiques : (i) donner une description approfondie de la végétation et de la diversité des forêts des parcelles permanentes du réseau DYNAFAC ; (ii) étudier les stades de succession écologique de ces forêts à partir des différences de composition floristique et de traits fonctionnels entre les strates du sous-bois et de la canopée.

Localisation Les sites d'étude sont localisés dans le massif des forêts denses tropicales humides d'Afrique centrale. Les cinq sites se trouvent à : Bambidie (Gabon), Mokabi (Congo), Loundoungou (Congo), M'Baïki (République centrafricaine (RCA)) et Yoko (République démocratique du Congo (RDC)).

Méthodes Les analyses floristiques ont été réalisées à partir d'un échantillon de 55 968 arbres dont les données ont été collectées lors des inventaires des parcelles permanentes du réseau DYNAFAC. Les variations de composition floristique ont été étudiées à l'aide de deux ordinations (Analyse Factorielle des Correspondances (AFC) et Analyse Non Symétrique des Correspondances (ANSC)) et des valeurs de l'indice de dissimilarité de Bray-Curtis. Les espèces caractéristiques ont été identifiées à l'aide de la densité de tiges, de la surface terrière et du terme A de l'indice IndVal (Dufrêne et Legendre, 1997). Les variations de traits fonctionnels entre les strates des sites ont été étudiées à l'aide d'une Analyse en Composantes Principales (ACP).

Résultats Les compositions floristiques et leurs diversités associées diffèrent entre les parcelles. Le site de Bambidie est le plus dissimilaire par rapport aux autres sites et aussi le plus hétérogène. Il a également pu être montré que les compositions floristiques des strates au sein des sites sont relativement similaires et que les variations de traits fonctionnels entre les strates suivent les mêmes tendances entre les sites.

Conclusions L'analyse floristique a permis de mettre en avant les différences entre les sites, bien que toutes leurs forêts soient représentatives des forêts denses tropicales humides d'Afrique centrale. L'étude des traits fonctionnels et de la similarité floristique entre strates a confirmé que les forêts étudiées sont à des stades relativement avancés du cycle sylvigénétique. Des études complémentaires devraient être menées pour tirer davantage de conclusions en termes de gestion et de conservation. Néanmoins, les caractéristiques des forêts (composition, diversité et traits) pourront déjà être utilisées pour l'extrapolation des données de dynamique.

Mots-clefs Forêts denses tropicales humides, Afrique centrale, analyses floristiques, traits fonctionnels, stades de succession écologique, séparation de strates, exposition à la lumière.

Abstract

Aim This work is based on data collected by the DYNAFAC collective, which studies the dynamics of Central African forests. The overall objective of this work is to provide information useful for the extrapolation of forest dynamics data from the DynAffFor and P3FAC projects to similar forests in Central Africa. This overall objective is broken down into two specific objectives : (i) to provide an in-depth description of the vegetation and diversity of the forests in the permanent plots of the DYNAFAC network; (ii) to study the stages of ecological succession of these forests based on differences in floristic composition and functional traits between the understory and canopy strata.

Location The study sites are located in the dense tropical-humid forests of Central Africa. The five sites are located in : Bambidie (Gabon), Mokabi (Congo), Loundoungou (Congo), M’Baïki (Central African Republic) and Yoko (Democratic Republic of Congo).

Methods Floristic analyses were carried out on a sample of 55,968 trees collected during the inventories of the permanent plots of the DYNAFAC network. Variations in floristic composition were studied using two ordinations (Correspondence Analysis and Non Symmetrical Correspondence Analysis) and the Bray-Curtis index. Characteristic species were identified by stem density, basal area and the IndVal term A (Dufrière and Legendre, 1997). Variations in functional traits between strata at the sites were studied using Principal Component Analysis.

Results Floristic compositions and their associated diversity differ between plots. The Bambidie site is the most dissimilar to the other sites and the most heterogeneous as well. It could also be shown that the floristic compositions of the strata within the sites are relatively similar and that the variations in functional traits between strata follow the same trends between sites.

Conclusions The study of vegetation groups and diversity highlighted the differences between the sites, although all their forests are representative of the dense tropical rainforests of Central Africa. The study on the stages of ecological succession confirmed that the forests studied are at relatively advanced stages of succession. Further studies should be conducted to draw more conclusions in terms of management and conservation. Nevertheless, forest characteristics (composition, diversity and traits) can already be used for the extrapolation of dynamics data.

Keywords Dense tropical rainforests, Central Africa, floristic analyses, functional traits, ecological succession, separation of strata, exposure index.

Table des matières

Remerciements	I
Résumé	II
Abstract	III
Liste des tableaux	VI
Table des figures	VIII
Sigles et abréviations	IX
1 Introduction	1
1.1 Forêts tropicales	1
1.2 Afrique centrale	1
1.3 Menaces sur les forêts tropicales d’Afrique centrale	2
1.4 Projets du collectif DYNAFAC	2
1.4.1 DynAffFor	3
1.4.2 P3FAC	3
1.5 Niveaux de diversité spatiale	4
1.6 Stades de succession écologique	4
1.7 Traits fonctionnels des espèces	6
1.7.1 Groupement des espèces en fonction de leurs caractéristiques écologiques	6
1.8 Séparation des strates par la relation allométrique hauteur~diamètre	7
1.9 Objectifs du travail	9
2 Matériel et méthodes	11
2.1 Sites d’étude	11
2.2 Matériel	13
2.2.1 Identification taxonomique	14
2.2.2 Diamètre à Hauteur de Poitrine (DHP)	14
2.2.3 Hauteur	15
2.2.4 Indice d’exposition des houppiers à la lumière (CEI) et statut social	15
2.2.5 Traits fonctionnels	16
2.3 Méthodes	17
2.3.1 Diversité des parcelles permanentes du réseau DYNAFAC	17
2.3.1.1 Composition floristique et espèces caractéristiques	17
2.3.1.2 Dissimilarité floristique	18
2.3.1.3 Indices de diversité	18
2.3.2 Séparation des strates	19

2.3.3	Relation entre le tempérament des espèces et les indices évaluant l'accès à la lumière	20
2.3.3.1	Nombre d'arbres minimum par espèce	21
2.3.4	Variations de la diversité taxonomique et des traits fonctionnels en fonction des strates	21
2.3.4.1	Variations de la diversité taxonomique en fonction des strates	22
2.3.4.2	Variations des traits fonctionnels en fonction des strates	22
3	Résultats	23
3.1	Diversité des parcelles permanentes du réseau DYNAFAC	23
3.1.1	Compositions floristiques et espèces caractéristiques	23
3.1.2	Dissimilarité floristique	27
3.1.3	Structure et diversité	27
3.2	Séparation des strates	29
3.3	Relation entre le tempérament des espèces et les indices évaluant l'accès à la lumière	32
3.3.1	Taille de l'échantillon minimum par espèce	32
3.3.2	Résultats des études faites sur les 39 espèces avec au minimum 150 observations	33
3.4	Variations de la diversité taxonomique et des traits fonctionnels en fonction des strates	35
3.4.1	Variations de la diversité taxonomique en fonction des strates	35
3.4.2	Dominance des espèces et des familles floristiques	36
3.4.3	Variations des traits fonctionnels en fonction des strates	37
4	Discussion	39
4.1	Différences de végétation et de diversité entre les parcelles	39
4.2	Analyse de la diversité taxonomique et des traits fonctionnels en fonction des strates et mise en relation avec les stades de succession écologique	42
4.3	Perspectives	43
5	Conclusion	45
	Bibliographie	47
6	Annexes	57
6.1	Distances (km) entre les cinq sites d'étude	57
6.2	Espèces avec au minimum 150 observations indépendantes	58
6.3	Espèces dominantes dans les sites (50% des individus)	59
6.4	Espèces dominantes de la canopée (50% des individus)	60
6.5	Espèces dominantes dans le sous-bois (50% des individus)	61
6.6	Nombres et pourcentages d'arbres tolérants à l'ombrage, héliophiles non pionniers, pionniers, et qui n'ont pas l'information disponible par site et strate	62
6.7	Principales familles et espèces indicatrices des types de forêts des parcelles permanentes du réseau DYNAFAC selon l'article de Réjou-Méchain et al. (2021)	63

Liste des tableaux

1	Pays, nombres de parcelles et de carrés de chaque site.	11
2	Nombre d'arbres inventoriés dans les parcelles, nombre d'arbres ayant des mesures de hauteur, et nombre d'arbres ayant des mesures de CEI ou des mesures du statut social pour chaque site.	14
3	Nombre et proportion d'arbres dans chaque modalité.	20
4	Familles et espèces les plus représentées sur les sites en fonction du nombre de tiges et de la surface terrière.	26
5	Indice de Bray-Curtis au sein et entre les sites calculés à partir des moyennes des dissimilarités entre paires de carrés.	27
6	Attributs structuraux et de diversité des sites.	28
7	Valeurs des variables caractérisant les échantillons, la structure des forêts des sites et les régressions segmentées ajustées aux données.	31
8	Indice de Bray-Curtis en fonction des strates. Le triangle supérieur du tableau reprend les valeurs de Bray-Curtis inter-sites entre les arbres de la canopée, et le triangle inférieur celles entre les arbres du sous-bois. La diagonale du tableau reprend les distances de Bray-Curtis intra-sites entre les arbres du sous-bois et ceux de la canopée.	36
9	Nombre d'espèces qui contribuent à 50% des individus (= dominantes) par site et par strate.	36
10	Distances (km) entre les cinq sites d'étude.	57
11	Espèces avec au minimum 150 observations indépendantes.	58
12	Espèces dominantes dans les sites (50% des individus).	59
13	Espèces dominantes de la canopée (50% des individus).	60
14	Espèces dominantes dans le sous-bois (50% des individus).	61
15	Nombres et pourcentages d'arbres tolérants à l'ombrage, héliophiles non pionniers, pionniers, et qui n'ont pas l'information disponible par site et strate.	62
16	Principales familles et espèces indicatrices des types de forêts des parcelles permanentes du réseau DYNAFAC selon l'article de Réjou-Méchain et al. (2021).	63

Table des figures

1	Figure extraite de Connell (1978) illustrant l'hypothèse de perturbation intermédiaire et les modèles de composition floristique des juvéniles et adultes proposés par Egging (1947).	5
2	Classification des guildes de régénération extraite d'Hawthorne (1995).	7
3	Carte des cinq sites ayant des dispositifs complets ou dispositifs parcelles du réseau DYNAFAC. Les dispositifs complets sont des dispositifs contenant des parcelles et des sentiers.	12
4	Figure extraite de Alder et Synnott (1992) illustrant les cinq modalités du CEI de Dawkins et Field (1978) et les treize situations proposées par Synnott (1979).	16
5	Résultats des ordinations réalisées sur la matrice d'abondance 134 carrés x 703 espèces. (a) ANSC avec l'histogramme des valeurs propres des 10 premières dimensions; (b) Espèces tirant les axes de l'ANSC; (c) AFC avec l'histogramme des valeurs propres des 10 premières dimensions; (d) Espèces tirant les axes de l'AFC. Sur les graphiques (a) et (c), chaque point représente un carré (1 ha) et chaque couleur un bloc. Sur les graphiques (b) et (d), chaque point représente une espèce et sa taille est proportionnelle au nombre de carrés dans lesquels l'espèce est présente.	24
6	Boxplots de densités de tiges de dix des principales espèces tirant les axes de l'ANSC. Les chiffres indiqués au-dessus des boxplots correspondent aux valeurs du terme A de l'IndVal (Dufrêne et Legendre, 1997) calculées pour chaque espèce.	25
7	Indices de diversité des carrés en fonction de la densité de tiges. Chaque point représente la valeur de l'indice du carré et chaque couleur représente un bloc. (a) Indice de richesse spécifique; (b) Indice de raréfaction; (c) Alpha de Fisher.	28
8	Graphiques des droites de régressions linéaires réalisées sur les données tous sites confondus (droite continue rouge) et sur les données de chaque site séparément (droite continue verte). Droite de la régression segmentée réalisée sur les données tous sites confondus (droite en pointillés rouges). Le nuage de densité se noircit en fonction de la densité de données.	30
9	Intervalles de confiance du Exposition moyenne des houppiers à la lumière (E) juvénile moyen des 1000 échantillons générés par le bootstrap pour les 16 espèces avec plus de 400 observations indépendantes.	33
10	Graphiques illustrant la relation entre les E juvénile et adulte, et les tempéraments. (a) Distribution des 39 espèces (Annexe 6.2) selon leurs valeurs de E adulte et juvénile; (b) Boxplots des E adulte en fonction des tempéraments; (c) Boxplots des E juvénile en fonction des tempéraments.	34
11	Relation entre les valeurs de E juvénile et adulte, et le diamètre maximum des espèces. Le R ² est le coefficient de corrélation de Pearson. ***P < 0,001.	35

12	Nombre d'espèces dominantes (50% des individus) sur n sites et n strates. Les sites considérés sont les cinq dispositifs de parcelles permanentes du réseau DYNAFAC. Les strates considérées sont la canopée et le sous-bois. Les niveaux de gris illustrent le nombre d'espèces dominantes pour chaque n site et n strate.	37
13	Variations des traits fonctionnels entre les strates des sites. Les pourcentages correspondent aux pourcentages d'espèces pour lesquelles existe une information sur le trait.	37
14	ACP selon les strates des sites. (a) ACP avec la strate du sous-bois et de la canopée d'un même carré (2 points) qui sont reliées par un segment. Le graphique de corrélation des variables est annoté; (b) Uniquement les canopées des carrés; (c) Uniquement les sous-bois des carrés.	38

Sigles et abréviations

ACP Analyse en Composantes Principales. II, VIII, 22, 38

AFC Analyse Factorielle des Correspondances. II, VII, 17, 23, 24, 39

AFD Agence Française de Développement. 3

ANOVA Analyses de la variance. 22, 37

ANSC Analyse Non Symétrique des Correspondances. II, VII, 17, 23–25, 39

APG *Angiosperm Phylogeny Group*. 14, 39, 40

ATIBT Association Technique Internationale des Bois Tropicaux. 3

CEI Indice d'exposition des houppiers à la lumière. IV, VI, VII, 7, 13–16, 20, 21, 43, 44

Cirad Centre de coopération Internationale en Recherche Agronomique pour le Développement. 3

COMIFAC Commission des Forêts d'Afrique Centrale. 3

DHP Diamètre à Hauteur de Poitrine. IV, 4, 7, 11, 13, 14, 20, 21, 29, 30, 40, 43

E Exposition moyenne des houppiers à la lumière. VII, 7, 9, 20, 21, 32–35, 43–45

FFEM Fonds Français pour l'Environnement Mondial. 3

PFNL Produits Forestiers Non Ligneux. 1, 4

RCA République centrafricaine. II, 1, 3, 11, 13

RDC République démocratique du Congo. II, 1, 3, 11, 13

1 Introduction

1.1 Forêts tropicales

Les forêts tropicales sont situées entre les tropiques du Cancer (23,26°N) et du Capricorne (23,26°S). Elles représentent 45% des forêts du monde (FAO, 2020), ce qui correspond à une surface de 1770 millions d'hectares (Keenan et al., 2015). Le climat tropical est marqué par des saisons sèches et humides dont les durées dépendent des régions et continents.

Les forêts tropicales représentent un enjeu capital pour le monde. En effet, elles remplissent de nombreux services écosystémiques qui ont été estimés à plus de 3,8 milliards de dollars par an (Costanza et al., 1997). Les services écosystémiques sont définis comme étant les contributions des écosystèmes au bien-être humain (Burkhard et al., 2012). Ces services peuvent être synthétisés en trois fonctions : la production, l'environnement et le social (Montagnini et Jordan, 2005).

Les forêts tropicales représentent 55% du stock de carbone des forêts mondiales (Pan et al., 2011), et jouent un rôle clef dans la lutte contre le changement climatique (Grassi et al., 2017). Elles abritent plus de la moitié de la biodiversité terrestre (Lewis et al., 2015), et par conséquent une importante diversité génétique (Degen et Sebbenn, 2014). L'importance économique des forêts tropicales n'est également pas à négliger puisque plus de 20% des revenus des habitants des régions tropicales sont issus des produits de la forêt (bois et Produits Forestiers Non Ligneux (PFNL))(Angelsen et al., 2014).

1.2 Afrique centrale

Un tiers des forêts tropicales se trouve sur le continent africain (Lewis, 2006). Plus particulièrement, le massif de forêts denses tropicales humides d'Afrique centrale constitue la deuxième plus grande étendue continue de forêts denses tropicales humides du monde après la forêt amazonienne, avec une surface de 199,9 millions d'hectares d'après les récentes estimations (Vancutsem et al., 2021). Historiquement, les forêts denses tropicales humides africaines ont été définies lors de l'*Accord à Yangambi sur la nomenclature des types africains de végétation* (Aubréville, 1957) et comprennent deux sous-types : (i) les forêts denses humides sempervirentes et (ii) les forêts denses humides semi-décidues qui se différencient par la phénologie des arbres de la canopée. Plus récemment, des variations de composition et de diversité plus fines de ces forêts ont été reconnues (Fayolle et al., 2014b ; Dauby et al., 2016 ; Réjou-Méchain et al., 2021).

Le massif d'Afrique centrale s'étend sur six pays dans lesquels vivent environ 113 millions de personnes (Abernethy et al., 2016). Ces pays sont le Cameroun, le Congo, le Gabon, la Guinée équatoriale, la RCA et la RDC.

1.3 Menaces sur les forêts tropicales d’Afrique centrale

Les forêts tropicales subissent des grands changements depuis plusieurs décennies, principalement à cause des activités anthropiques. Ces changements peuvent être repris dans deux catégories : la déforestation et la dégradation (Lewis et al., 2015). La déforestation implique un changement d’occupation du sol et par conséquent une perte de la surface forestière, tandis que la dégradation entraîne une perte de la capacité des forêts à fournir des biens et services.

Ces pressions anthropiques risquent de s’accroître en Afrique centrale en raison de la démographie croissante (Abernethy et al., 2016). Contrairement aux autres régions tropicales, pour lesquelles la déforestation est liée à l’agriculture commerciale (Curtis et al., 2018), les principaux moteurs de la déforestation en Afrique sont l’agriculture de subsistance et le bois énergie et seulement dans une moindre mesure l’agriculture commerciale. Le taux de déforestation ne cesse d’augmenter en Afrique centrale depuis 1990, avec une perte de 39,4 millions d’ha entre 2010 et 2020 (Vancutsem et al., 2021).

A partir de données du satellite Landsat¹, il a pu être estimé que 7,6% des forêts denses tropicales humides d’Afrique centrale sont dégradées, ce qui correspond à une surface d’environ 15,2 millions d’ha (Vancutsem et al., 2021). La dégradation des forêts africaines est principalement causée par les activités d’exploitation du bois de chauffage et du bois d’œuvre (Hosonuma et al., 2012).

Par ailleurs, il y a un risque que le changement climatique ait une incidence négative sur les forêts tropicales d’Afrique centrale (Hubau et al., 2020). En effet, il a été montré qu’une augmentation rapide de la température et de la sécheresse pourrait engendrer une perte du carbone stocké dans ces forêts (Sullivan et al., 2020). Selon les prédictions, le puits de carbone dans la biomasse des forêts tropicales africaines va diminuer progressivement (Hubau et al., 2020).

Face à ces menaces grandissantes, il est impératif de gérer durablement les forêts de production d’Afrique centrale. C’est avec cette motivation que sont nés DynAffFor et P3FAC, projets de mise en place de dispositifs de suivi de la dynamique forestière sur lesquels ce travail prend appui.

1.4 Projets du collectif DYNAFAC

Le collectif DYNAFAC étudie la dynamique forestière dans le but de promouvoir une gestion plus durable des forêts de production d’Afrique centrale. Dans ce cadre s’inscrivent les projets DynAffFor et P3FAC, introduits dans les paragraphes ci-dessous. Plus d’informations peuvent être trouvées sur le site DYNAFAC (<https://www.dynafac.org>) et dans la synthèse DynAffFor (<https://www.dynafac.org/fr/media/25/rapports-dynaffor>).

1. Satellite envoyé par la NASA en 2013 qui couvre la Terre tous les 16 jours et prend des images d’une résolution de 30 m

1.4.1 DynAffFor

Le projet DynAffFor - structure et dynamique des forêts d'Afrique centrale : vers des règles d'exploitation du bois intégrant le fonctionnement écologique des populations et des peuplements d'arbres et la variabilité des conditions environnementales - a été actif entre 2013 et 2020 dans cinq pays de l'espace de la Commission des Forêts d'Afrique Centrale (COMIFAC) (Cameroun, Congo, Gabon, RCA, RDC).

Principalement financé par le Fonds Français pour l'Environnement Mondial (FFEM) et l'Agence Française de Développement (AFD), ce projet se base sur un partenariat entre des associations internationales, des compagnies forestières et des organismes de recherche et d'enseignement. Font notamment partie de ce consortium le Centre de coopération Internationale en Recherche Agronomique pour le Développement (Cirad), la faculté de Gembloux Agro-Bio Tech de l'Université de Liège, l'asbl Nature+ et l'Association Technique Internationale des Bois Tropicaux (ATIBT).

La mission du projet DynAffFor est définie par trois objectifs généraux. Le premier est d'améliorer les connaissances scientifiques et techniques sur la dynamique des forêts, et ceci grâce à la quantification des effets de l'environnement, de l'exploitation forestière et de leurs interactions sur les processus-clefs de la dynamique forestière (recrutement, croissance et mortalité), ainsi que sur le stockage de carbone. L'accomplissement de cet objectif se base, entre autres, sur l'analyse de données collectées grâce à la mise en place de dispositifs de suivi.

Deuxièmement, le projet vise à constituer un réseau de sites de suivi de la dynamique forestière et une base de données permettant de fournir des données synthétiques utiles aux décideurs, dans le but d'améliorer les outils d'aide à la décision en matière d'aménagement forestier pour toutes les parties prenantes de la gestion forestière.

Dans le même cadre s'inscrit le dernier objectif du projet, qui est de mobiliser les acteurs engagés dans l'amélioration des pratiques d'aménagement à travers la mise en place d'un réseau, de formations à l'utilisation des outils d'analyse et d'aide à la décision et la diffusion des résultats obtenus au moyen d'ateliers et de conférences.

1.4.2 P3FAC

Le projet P3FAC - Partenariat Public Privé pour gérer durablement les Forêts d'Afrique Centrale, 2018-2022 - est né dans la continuité du projet DynAffFor, et en partage et en étend les objectifs généraux. Actif dans les cinq mêmes pays d'Afrique centrale et ayant également comme donateur principal le FFEM, P3FAC se base sur un solide partenariat entre différents acteurs publics et privés complémentaires dans leurs domaines d'expertise.

La mission du projet P3FAC est d'assurer un suivi de la dynamique forestière pour parvenir à optimiser une gestion durable, et se décline en cinq composantes techniques. Premièrement, dans

la continuité du projet DynAffFor, la collecte et l'analyse de données issues de dispositifs de terrain sont poursuivies. Ensuite, un intérêt particulier est porté au suivi de la dynamique du bois d'oeuvre et des PFNL, en raison de leur utilité pour les populations locales. Troisièmement, le projet doit proposer des plans d'aménagement et des itinéraires sylvicoles adaptés aux différents types forestiers. De plus, des outils pragmatiques d'aide aux décisions politiques sont développés pour bien intégrer les résultats de recherche dans ces plans d'aménagement. Pour finir, le projet a une envergure internationale qui dépasse la zone étudiée et vise à un partage d'informations et d'outils entre les trois bassins tropicaux d'Afrique, d'Asie et d'Amérique.

1.5 Niveaux de diversité spatiale

Les forêts africaines sont connues pour être moins diverses que les autres forêts tropicales (Parmentier et al., 2007; Lewis et al., 2013; Sullivan et al., 2017). À partir des données collectées dans le cadre des deux projets introduits ci-dessus, la diversité taxonomique des arbres des forêts denses tropicales humides d'Afrique centrale est étudiée en ne considérant que les arbres ayant un DHP supérieur ou égal à 10 cm.

Historiquement, la diversité taxonomique a été décomposée en niveaux α , β , γ (Whittaker, 1972). La diversité α est la diversité de chaque site (Legendre et Legendre, 2012). Cette diversité est souvent exprimée à l'aide de la richesse spécifique, c'est-à-dire le nombre d'espèces présentes dans la communauté. La diversité β est "la variation de la composition en espèces des communautés comprises dans la zone géographique d'étude" (Legendre et Legendre, 2012). La diversité γ est "la diversité de toute la région d'étude" (Legendre et Legendre, 2012).

Les variations de la composition floristique entre les sites (diversité β) sont intimement liées aux conditions environnementales ainsi qu'aux perturbations anthropiques et naturelles (Magurran et McGill, 2011). Les perturbations passées ont souvent été étudiées à partir de données paléocologiques et anthracologiques (Vleminckx et al., 2014; Morin-Rivat et al., 2014), mais plus rarement à partir de la composition floristique des forêts.

1.6 Stades de succession écologique

À la suite d'une perturbation, les forêts passent par les différentes phases du cycle sylvigénétique appelées stades de succession écologique. Ces stades sont caractérisés par des structures et des compositions floristiques particulières (Hallé et al., 1978). La structure et la richesse spécifique d'une forêt tropicale se rétablissent assez rapidement à la suite d'une perturbation (Martin et al., 2013; Rozendaal et al., 2019). En revanche, la composition floristique d'une forêt primaire met plusieurs centaines d'années à se rétablir complètement (Rozendaal et al., 2019). Les compositions floristiques des forêts donnent donc de l'information sur le stade de succession à une large échelle de temps.

Pour définir les stades de succession écologique, les termes de forêt primaire et forêt secondaire

sont utilisés. Suivant la définition de Hall et Swaine (1981), le terme « forêt primaire » utilisé dans ce travail est défini comme une forêt ayant une haute canopée, plus ou moins fermée, à un stade de succession avancé sur le cycle sylvigénétique ; ou encore une forêt « mature » selon la nomenclature de Whitmore (1978). En revanche, une « forêt secondaire » est une forêt qui se trouve au début du cycle sylvigénétique, dans la phase de « construction » de Whitmore (1978), avec une canopée plutôt basse et ouverte (Hall et Swaine, 1981). Concernant les espèces, on appelle « secondaires » les espèces qui sont généralement absentes des forêts primaires, contrairement aux espèces « primaires » qui elles, tout en se développant mieux dans les forêts homonymes, peuvent se retrouver également dans les forêts secondaires (Hall et Swaine, 1981).

Il a été montré que l'évolution de la composition floristique au cours du temps diffère selon les strates, qui sont définies comme des subdivisions de la structure verticale d'une forêt (Richards, 1970). En effet, à la suite d'une perturbation, le remplacement des espèces secondaires par les espèces primaires commence dans le sous-bois avant de se manifester progressivement dans la canopée, ce qui fait que la composition floristique du sous-bois devient plus rapidement similaire à la composition floristique de la forêt primaire que celle de la canopée (Peña-Claros, 2003 ; Norden et al., 2009 ; Chazdon, 2014). Avec le temps, les compositions floristiques de la canopée et du sous-bois d'une forêt deviennent plus similaires (Figure 1) (Eggeling, 1947).

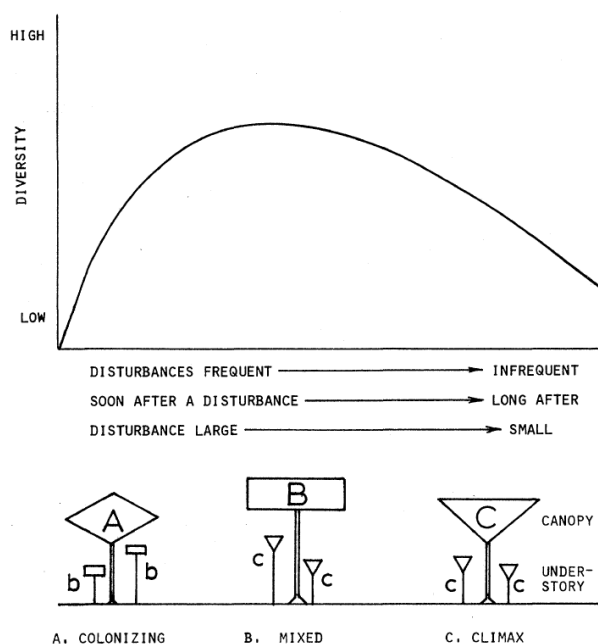


Figure 1 – Figure extraite de Connell (1978) illustrant l'hypothèse de perturbation intermédiaire et les modèles de composition floristique des juvéniles et adultes proposés par Eggeling (1947).

1.7 Traits fonctionnels des espèces

Les espèces d'arbres ont des caractéristiques morphologiques, physiologiques et phénologiques propres qui leur confèrent des avantages et des inconvénients pour l'établissement de leurs graines, la croissance de leur tige, leur aptitude à la compétition pour la lumière et l'espace, et leur survie (Chazdon, 2014). Ces caractéristiques sont également désignées sous le terme de traits fonctionnels (Violle et al., 2007). Les valeurs de ces traits et la variance de ces valeurs donnent de l'information sur le stade de succession écologique (Chazdon, 2014). En effet, les espèces de forêt secondaire ont souvent un ensemble de caractéristiques communes telles que des graines de petite taille, une densité du bois faible et un besoin en lumière élevé (Turner, 2001 ; Chazdon, 2014). A l'inverse, les espèces de forêt primaire ont en moyenne des graines de plus grande taille, une densité du bois plus élevée et un plus faible besoin en lumière (Turner, 2001 ; Chazdon, 2014).

1.7.1 Groupement des espèces en fonction de leurs caractéristiques écologiques

Historiquement, les espèces étaient regroupées dans des classifications opposant deux caractéristiques écologiques. Parmi ces classifications, MacArthur (1962) opposait deux stratégies de survie (r/K), Bazzaz et Pickett (1980) la dépendance aux ouvertures de la canopée (gamblers/strugglers), et Swaine et Whitmore (1988) les conditions d'éclairage nécessaires à la germination des graines et à la survie des plantules (pionnières/non pionnières). Néanmoins, afin de mieux répondre au gradient de variation du besoin en lumière à différents stades ontogéniques, Oldeman et Van Dijk (1991) et Hawthorne (1995) ont proposé des classifications avec davantage de catégories. Gourlet-Fleury et Houllier (2000) et Favrichon (1994) ont, quant à eux, utilisé des variables de structure et de dynamique, plutôt que des connaissances empiriques, pour grouper les espèces. Ces classifications ne sont pas basées sur les mêmes critères de différenciation et répondent donc à des objectifs différents (Blanc et al., 2003). Par exemple, les groupements se basant sur les processus de la dynamique forestière (croissance, recrutement et mortalité) sont, actuellement, les plus adéquats pour prédire la dynamique des forêts tropicales humides à la suite d'une perturbation (Gourlet-Fleury et al., 2005).

La classification des guildes de régénération proposée par Hawthorne (1995) pour les arbres du Ghana est très utilisée en Afrique (Sheil et al., 2006 ; Biwolé et al., 2015) pour définir le tempérament des espèces. Hawthorne (1995) a défini six guildes pour regrouper les espèces. Parmi ces six guildes, seulement trois regroupent les espèces forestières : (i) pionnière, (ii) héliophile non pionnière et (iii) tolérante à l'ombrage. Selon la Figure 2 extraite de Hawthorne (1995), les espèces pionnières (i) sont absentes ou très rares dans les forêts peu perturbées à tout stade de vie. Dans le cadre de ce travail, le terme de "forêt peu perturbée" fait référence au "*Twilight zone*" de Hawthorne (1995). Ce dernier définit la "*Twilight zone*" comme une forêt n'ayant pas de trouée. Les espèces héliophiles non pionnières (ii) sont fréquentes dans les forêts peu perturbées à des petits diamètres mais absentes ou très rares dans ces forêts à des plus grands diamètres (Figure 2). Les espèces tolérantes à l'ombrage (iii) sont, quant à elles, fréquentes dans ces forêts peu perturbées à tout stade de vie (Figure 2). Hawthorne (1995) évoque également un quatrième type d'espèces, appelées "espèces cryptiques". Ces espèces ont le comportement inverse des espèces héliophiles non pionnières, c'est-à-dire qu'elles sont

absentes ou très rares des forêts peu perturbées à des petits diamètres mais présentes dans ces forêts à des plus grands diamètres, et sont reprises dans les guildes des espèces pionnières ou tolérantes à l'ombrage selon que leur statut pionnier est connu ou non (Hawthorne, 1995). Cependant, il faut remarquer que ces définitions expriment les extrémités de gradients théoriques, et que sur le terrain une proportion relativement importante d'espèces héliophiles non pionnières peut être trouvée dans les canopées de forêts peu perturbées (Gourlet-Fleury et al., 2013).

	Older plants Absent or rare in Twilight zone	Older plants Frequent in Twilight zone
Youngest seedlings not found in Twilight zone, or at least very occasional there	(Manifest) PIONEERS	Cryptic pioneers
Youngest seedlings occur commonly in Twilight zone	Non Pioneer Light demanders (NPLDs)	Shade-bearers

Figure 2 – Classification des guildes de régénération extraite d'Hawthorne (1995).

Dans la base de données des traits fonctionnels des plantes d'Afrique centrale (CoForTraits) (Bénédet et al., 2019), il est observable que différents auteurs ont affecté des tempéraments différents à la même espèce. Par exemple, *Albizia ferruginea* est une espèce tolérante à l'ombrage, héliophile non pionnière ou pionnière en fonction de la source considérée. A l'heure actuelle et sur base de la littérature étudiée, aucun travail n'a permis d'adopter des tempéraments universels pour les espèces tropicales.

Plus récemment, Sheil et al. (2006) se sont intéressés à la relation entre le tempérament et la valeur prédite de l'Indice d'exposition des houppiers à la lumière (CEI) à un diamètre donné, appelée Exposition moyenne des houppiers à la lumière (E). En particulier, Sheil et al. (2006) ont montré que les E à 10 cm et 40 cm de DHP calculés à partir d'un modèle de régression ordinale étaient de bons prédicteurs du tempérament. D'autres études, utilisant la hauteur comme variable explicative, ont mis en lumière le lien existant entre les dimensions des arbres et le tempérament (Gelder et al., 2006; Poorter et al., 2005; Poorter et al., 2006).

1.8 Séparation des strates par la relation allométrique hauteur~diamètre

Pour disposer d'information sur le stade de succession écologique des forêts, il faut étudier les compositions floristiques et les traits fonctionnels en fonction des strates (Peña-Claros, 2003; Chazdon, 2014). Pour différencier les arbres du sous-bois et de la canopée, il est intéressant d'étudier la relation allométrique hauteur~diamètre. En effet, le changement le plus significatif dans la pente de la relation allométrique $\log(H) \sim \log(D)$, appelé "point de rupture" correspond au diamètre d'accès à la canopée d'un arbre (Blanchard et al., 2016). Ceci s'explique par le changement dans l'allocation des ressources qui s'opère lorsque les arbres atteignent la canopée. Un arbre dans le sous-bois d'une

forêt dense bénéficie d'un éclairage restreint et favorise, par conséquent, la croissance verticale de sa tige principale (Blanchard et al., 2016). Une fois la canopée atteinte, la croissance diamétrique de l'arbre est privilégiée afin d'assurer la stabilité mécanique de son architecture (Poorter et al., 2006).

La relation hauteur~diamètre est étudiée depuis longtemps dans la littérature scientifique (Cusset, 1980; Oldeman, 1974). Historiquement, elle était utilisée pour l'estimation du volume des arbres, la hauteur étant considérée comme un indice de productivité en sciences forestières. Plus récemment, et en particulier depuis les années 2010 (Pan et al., 2011), cette relation sert à l'estimation de la biomasse dans les forêts tropicales, elle même dépendant du diamètre, de la hauteur et de la densité du bois. De plus, il a été montré que cette relation variait en fonction de l'espèce (King, 1996), de la structure de la forêt (Hummel, 2000), du climat (Feldpausch et al., 2011) et de l'altitude (Lieberman et al., 1996).

Par ailleurs, et indépendamment de ces facteurs, il a été observé que la relation hauteur~diamètre ne présente pas un profil linéaire sauf sur de toutes petites sections de diamètre. Différents modèles ajustant cette relation sont disponibles dans la littérature scientifique. Chave et al. (2014) et Feldpausch et al. (2011) ont travaillé sur des données log-transformées pour linéariser la relation. D'autres études utilisent des modèles non-linéaires et asymptotiques pour ajuster la relation (Fayolle et al., 2016). Les modèles linéaires ajustés sur des données log-transformées ont été utilisés notamment par Antin et al. (2013) et Blanchard et al. (2016) pour définir le point de rupture.

1.9 Objectifs du travail

L'objectif global de ce travail est de fournir des informations utiles à l'extrapolation des données de la dynamique forestière des projets DynAffFor et P3FAC à des forêts similaires en Afrique centrale. Cet objectif global se décline en deux objectifs spécifiques. Premièrement, ce travail vise à fournir une description approfondie de la végétation et de la diversité des forêts des parcelles permanentes du réseau DYNAFAC. Deuxièmement, ce travail vise à étudier les stades de succession écologique de ces forêts à partir des différences de composition floristique et de traits fonctionnels entre les strates du sous-bois et de la canopée.

Pour répondre à ces deux objectifs spécifiques, le travail est séparé en quatre grandes parties :

1. La première partie est une analyse de la diversité taxonomique α et β des parcelles permanentes du réseau DYNAFAC. Plus précisément, les compositions floristiques, les espèces et familles abondantes ainsi que les indices de diversité de ces parcelles sont comparés.
2. La seconde partie vise à séparer les arbres du sous-bois de ceux de la canopée en identifiant le changement le plus significatif dans la pente de la relation allométrique $\log(H) \sim \log(D)$ qui correspond au diamètre moyen d'accès à la canopée des arbres.
3. La troisième partie examine la relation entre le tempérament des espèces et les indices évaluant l'accès à la lumière dans le but de définir des valeurs de E pour un maximum d'espèces. Ces valeurs sont des indicateurs quantitatifs du besoin en lumière des espèces qui peuvent être utilisés comme traits fonctionnels. Néanmoins, ces valeurs n'ont pu être obtenues que pour un faible nombre d'espèces. Par conséquent, la méthodologie et les résultats générés sont présentés dans le travail mais ne sont pas utilisés dans le cadre de l'étude sur les traits fonctionnels des sites (Point 4 ci-dessous).
4. La quatrième partie vise à étudier la diversité taxonomique et les traits fonctionnels entre les strates intra- et inter-sites, en utilisant le diamètre d'accès moyen à la canopée calculé précédemment pour séparer les arbres du sous-bois de ceux de la canopée.

2 Matériel et méthodes

2.1 Sites d'étude

Les données ont été collectées sur un réseau de sites et de dispositifs permanents installés en Afrique centrale par le collectif DYNAFAC (Figure 3). Selon l'étude de Réjou-Méchain et al. (2021), les cinq sites étudiés dans ce travail représentent cinq des dix types de forêts d'Afrique centrale. Ces sites sont situés à Bambidie, Mokabi, Loundoungou, M'Baïki et Yoko et sont des dispositifs qui contiennent des parcelles permanentes. C'est sur les parcelles non exploitées de ces cinq sites que les études de diversité ont été menées. Les parcelles sont des surfaces forestières dont tous les arbres ayant un DHP supérieur à 10 cm sont inventoriés périodiquement (annuellement ou bisannuellement idéalement), dans le but de quantifier la croissance, le recrutement et la mortalité des arbres à l'échelle du peuplement (Picard et Gourlet-Fleury, 2008). Ces parcelles sont subdivisées en carrés d'un hectare (100 x 100 m). Selon les sites, chaque parcelle contient 4 ou 9 carrés (Tableau 1). Dans cette étude, les sites sont présentés dans l'ordre Ouest-Est. Les distances séparant ces sites sont indiquées en Annexe 6.1.

Tableau 1 – Pays, nombres de parcelles et de carrés de chaque site.

	Pays	Nb. parcelles	Nb. carrés (ha)
Bambidie	Gabon	8	32
Mokabi	Congo	4	36
Loundoungou	Congo	4	36
M'Baïki	RCA	3	12
Yoko	RDC	2	18



Figure 3 – Carte des cinq sites ayant des dispositifs complets ou dispositifs parcelles du réseau DYNAFAC. Les dispositifs complets sont des dispositifs contenant des parcelles et des sentiers.

Bambidie Le site de Bambidie se trouve dans l'est du Gabon et est situé sur la concession forestière Precious Woods Gabon - Compagnie Équatoriale des Bois SA. La végétation de la région appartient au groupe floristique des forêts humides d'Afrique centrale (*Wet CA*) (Fayolle et al., 2014b), et plus précisément au type floristique des forêts sempervirentes mixtes (Réjou-Méchain et al., 2021). Le climat est de type Aw (savanes tropicales) selon la classification de Köppen (Beck et al., 2018). La température annuelle varie de 21 à 28°C (Van Hoef, 2019), la pluviométrie annuelle varie de 1600 à 1800 mm (Van Hoef, 2019), et l'altitude varie entre 300 et 700 m. La zone du site se trouve sur des sols argileux peu profonds de l'assise précambrienne supérieure (Van Hoef, 2019).

Mokabi Le site de Mokabi se trouve dans le nord du Congo et est géré par la compagnie forestière Rougier Mokabi SA. La végétation de la région appartient au groupe floristique des forêts humides d'Afrique centrale (*Moist CA*) (Fayolle et al., 2014b), et plus précisément au type floristique des forêts de transition sempervirentes à semi-décidues sur grès (Réjou-Méchain et al., 2021). Le climat est de type Aw (savanes tropicales) selon la classification de Köppen (Freycon, 2014; Beck et al., 2018). La température annuelle moyenne est de 24,5°C (entre 2016 et 2021²), la pluviométrie annuelle est de 1534,5 mm (2018-2019) et l'altitude moyenne de 530 m (Forni et al., 2019). La zone du site se trouve sur les grès de Carnot et a une texture de sol sableuse à argilo-sableuse (Freycon, 2014).

Loundoungou Le site de Loundoungou se trouve dans le nord du Congo et est géré par la compagnie forestière CIB-Olam. La végétation de la région appartient au groupe floristique des forêts humides d'Afrique centrale (*Moist CA*) (Fayolle et al., 2014b), et plus précisément au type

2. Station météo de Mokabi : Projet DynAffFor avec la collaboration du projet FOREGREENE

floristique des forêts semi-décidues (Réjou-Méchain et al., 2021). Le climat est de type Am (moussons tropicales) selon la classification de Köppen (Freycon, 2014; Beck et al., 2018). La température annuelle moyenne est de 25°C (Loubota Panzou, 2020), la pluviométrie annuelle moyenne de 1605 mm (entre 2003 et 2017) et l'altitude moyenne de 430 m (Forni et al., 2019). La zone du site se trouve sur des alluvions du Cénozoïque et a une texture de sol argilo-sableuse à sablo-argileuse (Freycon, 2014).

M'Baïki Le site de M'Baïki se trouve dans le sud de la RCA et est géré par l'Institut Centrafricain de Recherche Agronomique (ICRA), le Ministère centrafricain des Eaux, Forêts, Chasse et Pêche (MEFCP) et la Société Centrafricaine de Déroulage (SCAD). La végétation de la région appartient au groupe floristique des forêts humides d'Afrique centrale (*Moist CA*) (Fayolle et al., 2014b), et plus précisément au type floristique des forêts semi-décidues de la marge nord du massif forestier (Réjou-Méchain et al., 2021). Le climat est de type Aw (savanes tropicales) selon la classification de Köppen (Beck et al., 2018). La température annuelle moyenne est de 24,9°C (entre 1981 et 1989), la pluviométrie annuelle moyenne de 1739 mm (entre 1981 et 2008) et l'altitude varie entre 500 et 600 m (Gourlet-Fleury et al., 2013; Forni et al., 2019). La zone du site se trouve sur des grès-quartzites du Précambrien (Forni et al., 2019).

Yoko Le site de Yoko se trouve dans le nord de la RDC et est géré par l'Université de Kisangani. La végétation de la région appartient au groupe floristique des forêts humides d'Afrique centrale (*Moist CA*) (Fayolle et al., 2014b), et plus précisément au type floristique des forêts de transition semi-décidues à sempervirentes (Réjou-Méchain et al., 2021). Le climat est de type Af (forêts tropicales humides) selon la classification de Köppen (Beck et al., 2018; Ndamiyehe Ncutirakiza et al., 2020). La température annuelle moyenne est de 25,3°C (relevés mensuels de 1998 à 2017³), la pluviométrie annuelle moyenne est de 1846 mm (entre 1998 et 2017) et l'altitude moyenne de 420 m (Forni et al., 2019). La zone du site se trouve sur des alluvions quaternaires (Forni et al., 2019).

2.2 Matériel

Les données ont été collectées sur le terrain par des équipes de cinq à dix personnes composées de mesureurs, botanistes, peintres, porte-échelles et encodeurs des mesures. Ces données comprennent au minimum l'identification taxonomique, les coordonnées géographiques et le DHP de l'arbre mesuré. Ces données ont été collectées en 2015 sur les sites, sauf à Gambie où l'installation du dispositif a été réalisée en 2019, et sur le bloc nord du site de Yoko où l'inventaire a été fait en 2018.

En plus des données d'inventaires des parcelles des cinq sites, des données de hauteur et de CEI ou sur le statut social des arbres des sites de Mamfé, Ma'an et Mindourou ont également été utilisées afin d'avoir des échantillons plus grands pour l'étude allométrique et l'étude sur le besoin en lumière des espèces. Ces données sont issues de sentiers, qui sont des ensembles d'arbres

3. Relevés réalisés par le Service d'Agroclimatologie du Centre de recherches de l'INERA – Yangambi, km5. Transmis par le Prof. Ferdinand Kombele Bishosha Menea, Recteur de l'IFA – Yangambi

inventoriés périodiquement (annuellement ou bisannuellement idéalement) dans le but de quantifier la croissance et la mortalité des populations suivies (Picard et Gourlet-Fleury, 2008).

Le nombre d’arbres inventoriés dans les parcelles, le nombre d’arbres ayant des mesures de hauteur ainsi que le nombre d’arbres ayant des mesures de CEI ou du statut social sont indiqués dans le Tableau 2.

Tableau 2 – Nombre d’arbres inventoriés dans les parcelles, nombre d’arbres ayant des mesures de hauteur, et nombre d’arbres ayant des mesures de CEI ou des mesures du statut social pour chaque site.

	Parcelles	Hauteur	CEI ou statut social
Mamfe	0	0	1009
Ma’an	0	251	4147
Bambidie	12247	107	13444
Mindourou	0	706	13170
Mokabi	15493	1265	1243
Loundoungou	12601	1039	1029
M’Baïki	7204	67	0
Yoko	8423	1416	834
Total	55968	4851	34876

2.2.1 Identification taxonomique

L’identification des espèces a été réalisée par des botanistes directement sur le terrain ou en laboratoire à partir d’échantillons botaniques. Ensuite, les noms des espèces ont été normalisés pour l’orthographe et la synonymie en utilisant la base de données des plantes à fleurs africaines (“African Plant Database (version 3.4.0)”, 2021). Les familles floristiques considérées dans ce travail sont issues de la classification phylogénétique *Angiosperm Phylogeny Group* (APG) III. La majorité des arbres des sites ont été identifiés. Seuls 8 arbres à Bambidie, 1 à Mokabi, 3 à M’Baïki et 5 à Yoko n’ont pas d’identification d’espèce et de genre. Cependant, l’identification taxonomique doit encore être vérifiée pour une partie des arbres mesurés à Bambidie.

2.2.2 DHP

Le DHP est la mesure du diamètre des arbres prise perpendiculairement à l’axe du tronc à une hauteur de 130 cm à partir du pied de l’arbre, ou plus haut en cas de contraintes (déformations, contreforts, etc) (Picard et Gourlet-Fleury, 2008). Tous les arbres des dispositifs ayant un diamètre supérieur ou égal à 10 cm ont été mesurés. Les conventions de mesures utilisées pour répondre aux contraintes de morphologie des arbres (fourche, déformation du tronc, contrefort, tronc

penché) et de terrain (pente) sont détaillées dans le *Manuel de référence pour l'installation de dispositifs permanents en forêt de production dans le Bassin du Congo* de Picard et Gourlet-Fleury (2008).

2.2.3 Hauteur

La mesure de la hauteur à M'Baïki a été prise à l'aide d'un clinomètre Suntoo et d'un dendromètre laser TRUPULSE 200/200B. Sur les autres sites, la mesure de la hauteur a été prise à l'aide du dendromètre Vertex IV à une distance minimale équivalente à la hauteur de l'arbre. Certaines des mesures de la hauteur ont été prises sur les parcelles, d'autres sur les sentiers. Par conséquent, l'effort d'échantillonnage est variable entre les sites (Tableau 2).

2.2.4 CEI et statut social

Les observations visuelles d'accès à la lumière ont été faites sur le terrain selon deux classifications : le CEI et le statut social.

La majorité des mesures de CEI ont été prises selon le code de Dawkins et Field (1978) qui classent les arbres en fonction de l'éclairage de leur houppier et de leur statut social avec un système de scores variant de 1 à 5. Par ailleurs, certaines des mesures ont été prises en différenciant des situations (a, b, c) pour chaque score, comme ce qui avait été proposé par Synnott (1979). Dans le cadre de cette étude, il a été décidé de traiter les mesures en ne conservant que la classification initiale de Dawkins et Field (1978), sans différenciation de situations. Les scores et les différentes situations sont illustrés dans l'article de Alder et Synnott (1992) par la Figure 4 reprise ci-dessous.

Les cinq scores sont définis par Dawkins et Field (1978) de la manière suivante : (1) arbres du sous-bois, entièrement ombragés ; (2) arbres du sous-bois exposés à la lumière latérale directe ; (3) arbres de la canopée inférieure partiellement exposés à la lumière verticale ; (4) arbres de la canopée supérieure ayant des houppiers adjacents de même taille ou plus grands, pleinement exposés à la lumière verticale ; (5) arbres émergents, pleinement exposés à la lumière.

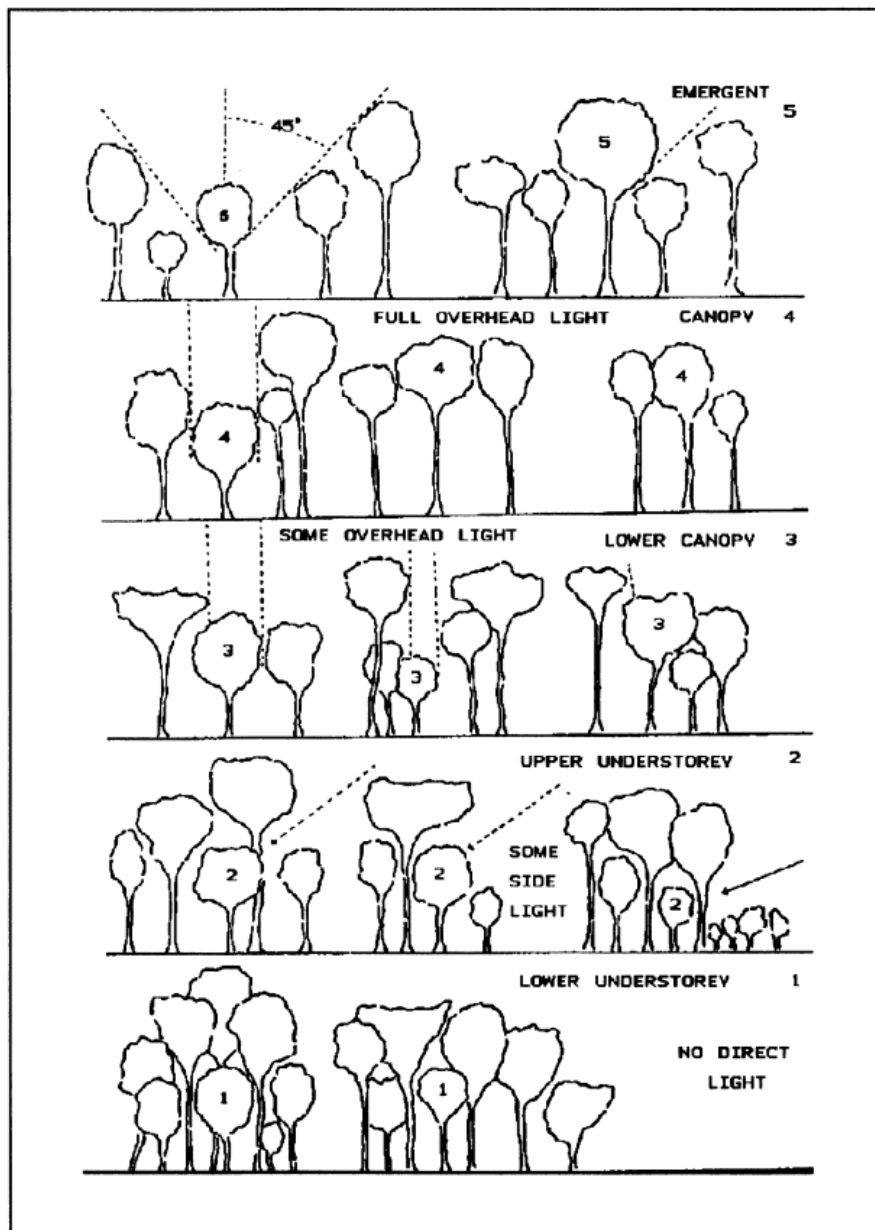


Figure 4 – Figure extraite de Alder et Synnott (1992) illustrant les cinq modalités du CEI de Dawkins et Field (1978) et les treize situations proposées par Synnott (1979).

Quand il est compliqué d'affecter les valeurs de CEI, une classification simplifiée du statut social est utilisée. La classification du statut social est divisée en trois catégories : les arbres émergents, de la canopée, et du sous-bois. Cette classification est similaire à celle différenciant les arbres dominants, codominants et dominés.

2.2.5 Traits fonctionnels

Le tempérament et la taille des graines des espèces ont été extraits de la base de données des traits fonctionnels des plantes d'Afrique centrale (CoForTraits) (Bénédet et al., 2019).

La phénologie des feuilles a été extraite de la base de données compilée par Anaïs Gorel reprenant

les données CoForChange, les données de l'expertise de Jean-Louis Doucet pour le Musée Royal de l'Afrique centrale de Tervuren ainsi que des données issues d'articles scientifiques (Anaïs Gorel, com. pers.).

Les valeurs de la densité du bois des espèces pour l'Afrique tropicale ont été extraites de la base de données *Global Wood Density* (Chave et al., 2009; Zanne et al., 2009) par la fonction *getWoodDensity()* du package *BIOMASS* (Rejou-Mechain et al., 2017). Les densités de bois ont été extraites au niveau de l'espèce ou du genre si l'information n'était pas disponible pour l'espèce. Il reste malgré tout des espèces pour lesquelles il n'a pas été possible d'attribuer de valeur de densité de bois.

2.3 Méthodes

2.3.1 Diversité des parcelles permanentes du réseau DYNAFAC

Cette partie présente les méthodes utilisées pour analyser la diversité taxonomique des parcelles permanentes du réseau DYNAFAC. Les différents points étudiés sont la variation de la composition floristique entre les sites, les espèces caractéristiques, l'abondance des familles et des espèces, la dissimilarité floristique intra- et inter-sites et les indices de diversité.

L'ensemble des analyses a été réalisé sur R Core Team (2020) (Version 4.0.2 (2020-06-22)), et tous les graphiques ont été générés à l'aide du package *ggplot2* (Wickham, 2016).

2.3.1.1 Composition floristique et espèces caractéristiques

Les variations de composition floristique entre les carrés des sites ont été étudiées à l'aide de deux méthodes d'ordination différentes. Les ordinations sont des méthodes d'analyses multivariées qui ont pour objectif de représenter les relations entre les relevés et les espèces dans un espace de moindre dimension (Legendre et Legendre, 2012).

La première ordination est une Analyse Non Symétrique des Correspondances (ANSC). L'ANSC est une ordination non-contrainte réalisée sur une table de contingence. Cette analyse donne plus de poids aux espèces abondantes qu'aux espèces rares (Couteron et al., 2003). La fonction *dudi.nsc()* du package *ade4* (Thioulouse et al., 2018) a été exécutée sur la matrice d'abondance carrés x espèces.

La seconde ordination est une Analyse Factorielle des Correspondances (AFC). L'AFC est également une ordination non-contrainte réalisée sur une table de contingence. Cette analyse donne autant de poids aux espèces rares qu'aux espèces abondantes. La fonction *dudi.coa()* du package *ade4* (Thioulouse et al., 2018) a été exécutée sur la matrice d'abondance carrés x espèces.

Les espèces caractéristiques des sites ont été identifiées à l'aide de l'IndVal, indice défini par Dufrene et Legendre (1997) donnant la valeur indicatrice d'une espèce dans des relevés. Dans cette

étude, seul le terme A de cet indice, appelé valeur de spécificité et donnant l'abondance relative d'une espèce, est calculé. La fonction *multipatt()* du package *indicspecies* (De Caceres et Legendre, 2009) a été exécutée sur la matrice d'abondance sites x espèces pour calculer le terme A de l'IndVal des espèces. Ce terme est calculé comme suit (Équation 1) :

$$A_{ij} = Nindividuals_{ij}/Nindividuals_i \quad (1)$$

A_{ij} est une valeur de spécificité qui traduit l'abondance relative de chaque espèce sur chaque site ; $Nindividuals_{ij}$ est le nombre moyen d'individus de l'espèce i sur les sites j ; et $Nindividuals_i$ est la somme des nombres moyens d'individus de l'espèce i sur tous les sites.

Les abondances des familles et des espèces floristiques ont été étudiées à l'échelle du site en termes de nombre de tiges (N/ha) et de la surface terrière (m²/ha). Les calculs ont été réalisés sur la matrice d'abondance sites x espèces ainsi que sur la matrice sites x familles.

2.3.1.2 Dissimilarité floristique

La dissimilarité floristique est définie sur base de l'abondance relative d'une même espèce au sein de différentes communautés : des groupes peuvent être parfaitement similaires s'ils partagent la même abondance relative de chaque espèce, et parfaitement dissimilaires quand, à l'autre extrême, ils n'ont aucune espèce en commun. On définit l'indice de dissimilarité comme étant donc un chiffre allant de 0 à 1 qui synthétise la proximité des mesures d'abondance relative entre différents relevés, avec 0 représentant une parfaite similarité et 1 une totale dissimilarité (Magurran et McGill, 2011).

La dissimilarité floristique a été étudiée à l'aide de l'indice de Bray et Curtis (1957). Cet indice de dissimilarité (Équation 2) calcule les distances non euclidiennes entre les relevés en fonction de l'abondance de leurs espèces. Il a été calculé grâce à la fonction *vegdist()* du package *vegan* (Oksanen et al., 2020), au sein et entre les sites. La fonction a été exécutée sur la matrice d'abondance carrés x espèces. Il est à noter que pour obtenir un indice de similarité, il suffit de soustraire la valeur de l'indice de Bray-Curtis de 1.

$$d_{jk} = \frac{\sum |(x_{ij} - x_{ik})|}{\sum (x_{ij} + x_{ik})} \quad (2)$$

x_{ij} et x_{ik} sont les abondances d'espèces i dans les sites j et k.

2.3.1.3 Indices de diversité

La richesse spécifique est le nombre d'espèces présentes dans un relevé. Pour la calculer, la fonction *specnumber()* du package *vegan* (Oksanen et al., 2020) a été exécutée sur la matrice d'abondance carrés x espèces ainsi que sur la matrice d'abondance sites x espèces.

L'indice de raréfaction est le nombre d'espèces présentes dans un relevé dont le nombre d'arbres est fixé. Cet indice a pour avantage de s'affranchir de l'impact de la densité de tiges sur le calcul du nombre d'espèces. Pour le calculer, la fonction *rarefy()* du package *vegan* (Oksanen et al., 2020) a été exécutée sur la matrice d'abondance carrés x espèces. Dans cette fonction, il a fallu indiquer la taille de l'échantillon limitant, soit le nombre d'arbres du carré avec le plus petit échantillon. La fonction *rarefy()* a également été exécutée sur la matrice d'abondance sites x espèces, en indiquant le nombre d'arbres du site avec le plus petit échantillon.

L'alpha de Fisher (Équation 3) est "une constante qui représente la diversité dans une série logarithmique estimant le nombre d'espèces S au sein de N individus observés" (Parmentier et al., 2007) "et peut être interprété comme le nombre d'espèces nouvelles découvertes quand le nombre d'individus échantillonnés est multiplié par e" (Marcon, 2015). L'alpha de Fisher a été introduit pour la première fois par Fisher et al. (1943). Cet indice de diversité a été calculé à l'aide de la fonction *fisher.alpha()* du package *vegan* (Oksanen et al., 2020) sur la matrice d'abondance carrés x espèces.

$$S = \alpha \ln\left(1 + \frac{N}{\alpha}\right) \quad (3)$$

2.3.2 Séparation des strates

La méthodologie utilisée dans ce travail visant à calculer un point de rupture permettant de séparer les arbres du sous-bois de ceux de la canopée est inspirée des articles de Antin et al. (2013) et Blanchard et al. (2016). Cette méthodologie est détaillée ci-dessous.

Tout d'abord, une régression linéaire a été réalisée sur les données log-transformées du diamètre et de la hauteur des arbres pour lesquels l'information était disponible.

Ensuite, une régression segmentée⁴ a été réalisée sur les mêmes données afin d'obtenir deux segments de droite représentant au mieux la relation allométrique $\log(H) \sim \log(D)$. Les points de rupture d'une régression segmentée sont les valeurs de la variable explicative où la pente de la fonction linéaire change. Chacun de ces points de rupture (n) divise la variable explicative en intervalles (n-1) pour lesquels une régression linéaire distincte est ajustée (Ryan et Porth, 2007).

La valeur du point de rupture le plus significatif a été obtenue en appliquant le test de Davies (Davies, 1987) à la régression linéaire $\log(H) \sim \log(D)$ à l'aide de la fonction *davies.test()* du package *segmented* (Muggeo, 2017). La valeur donnée par la fonction *davies.test()* est utilisée comme valeur initiale dans la régression segmentée exécutée par la fonction *segmented()* du package du même nom. Toutefois, il est à noter que dans le cadre de cette étude où un seul point de rupture devait être estimé pour la variable segmentée, il n'était pas nécessaire d'introduire une valeur initiale dans la fonction *segmented()*. Effectivement, des résultats identiques ont été obtenus en appliquant la méthodologie en deux étapes (*davies.test()*, *segmented()*) et celle en une étape (*segmented()*).

4. La régression segmentée est une forme de régression qui permet d'utiliser des modèles linéaires multiples.

La méthodologie présentée ci-dessus a été appliquée au jeu de données restreint aux arbres ayant un diamètre compris entre 10 et 100 cm. La borne inférieure correspond au diamètre minimum de mesure lors des inventaires forestiers. La borne supérieure permet de limiter les différences d'échantillonnage. La méthodologie a été appliquée dans un premier temps sur les données de tous les sites confondus afin d'obtenir une valeur globale du diamètre moyen d'accès à la canopée. Dans un second temps, ces mêmes étapes ont été répétées pour chaque site séparément afin d'obtenir une valeur locale du diamètre moyen d'accès à la canopée.

2.3.3 Relation entre le tempérament des espèces et les indices évaluant l'accès à la lumière

La méthodologie utilisée pour étudier la relation entre le tempérament des espèces et les indices évaluant l'accès à la lumière est présentée ci-dessous.

Afin de pouvoir se servir des données de CEI et de celles sur le statut social, il a fallu établir une classification commune à tous les sites. Ces mesures de terrain sont des variables ordinales, c'est-à-dire des variables catégorielles présentant une hiérarchie. Le passage de telles variables qualitatives en variables quantitatives est, par conséquent, relativement aisé. En effet, il suffit de convertir le rang de ces variables en valeurs numériques. Le CEI a cinq catégories, tandis que le statut social n'en a que trois. Il a donc été choisi de ne conserver que trois modalités dans le cadre de cette étude. Ce choix entraîne une perte d'information modérée pour les données de CEI. En théorie, les cinq catégories de CEI sont clairement définies et distinctes (Alder et Synnott, 1992 ; Dawkins et Field, 1978). Sur le terrain, il a pu être montré que les catégories 2 et 4 sont souvent confondues avec les catégories 1 et 5 respectivement. Par conséquent, ne conserver que trois modalités a permis de rendre le modèle plus robuste en augmentant le nombre de données par modalité, tout en limitant la perte d'information.

Le nombre et la proportion d'observations dans chaque modalité sont indiqués dans le Tableau 3. Près de la moitié (48%) des mesures se trouvent dans la première modalité, soit celle regroupant les arbres ayant un éclairage restreint. La deuxième modalité comporte 20% des observations et la troisième 32%.

Tableau 3 – Nombre et proportion d'arbres dans chaque modalité.

	Statut social	CEI	Nombre d'observations
Modalité 1	Sous-bois	1 ;2	16673 (48%)
Modalité 2	Canopée	3	6842 (20%)
Modalité 3	Émergent	4 ;5	11361 (32%)

Pour calculer la valeur de E, il a fallu appliquer un modèle de régression ordinale avec comme variable expliquée les modalités et comme variable explicative le DHP. Cette régression a été exé-

cutée avec la fonction *clm()* du package *ordinal* (Christensen, 2019). Ce modèle statistique prédit la probabilité qu'un arbre d'être dans chacune des trois modalités en fonction du diamètre choisi. Ensuite, la valeur de E a été calculée comme suit (Équation 4) :

$$E = p_1 + 2p_2 + 3p_3 \quad (4)$$

avec E l'exposition à un diamètre donné, et p_i la probabilité pour un arbre d'être dans la classe d'exposition i .

Dans le cadre de cette étude, les valeurs de E ont été prédites pour les espèces à des diamètres de 10 et 40 cm, et ont été nommées E juvénile et E adulte respectivement. Le diamètre à 10 cm correspond au seuil d'inventaire, soit les arbres avec les plus petits diamètres pour lesquels il y a des mesures de CEI ou de statut social. A 40 cm de DHP, la majorité des arbres ont atteint la canopée (cf. Section 3.2) et sont au stade adulte de leur développement.

La relation entre le diamètre maximum des espèces - le 95ème percentile - et leurs valeurs de E juvénile et adulte a également été étudiée à l'aide de la fonction *cor.test()* du package *stats* (R Core Team, 2020).

2.3.3.1 Nombre d'arbres minimum par espèce

Le nombre d'arbres mesurés par espèce varie de 1 à 2743 dans le jeu de données. La régression ordinaire se réalisant sur chaque espèce, il faut disposer d'un nombre d'observations suffisant par espèce. En effet, la règle empirique pour les régressions ordinales est de disposer au minimum de 400 observations indépendantes afin que le modèle soit fiable. Néanmoins, dans l'étude de Sheil et al. (2006) utilisant quatre modalités, les auteurs ont observé que leurs modèles restaient fiables en considérant des échantillons d'au minimum 200 observations. Pour évaluer le nombre d'observations nécessaires, un bootstrap (Hall, 1990) a été appliqué sur les espèces ayant au minimum 400 observations indépendantes (= 400 arbres mesurés). Le bootstrap est une méthode d'inférence statistique qui construit un grand nombre d'échantillons sur lesquels l'estimateur statistique - la valeur de E juvénile et adulte - est calculé. Grâce à cette méthode, des groupes de 1000 échantillons ont été générés pour chaque espèce et chaque taille d'échantillon (50, 100, 150, 200, 250, 300, 350 et 400 observations). Pour chacun de ces groupes, les moyennes des estimateurs ont été calculées ainsi que les intervalles de confiance (95%). Ces intervalles de confiance ont permis d'évaluer la précision des E juvénile et adulte calculés pour les différentes tailles d'échantillon.

2.3.4 Variations de la diversité taxonomique et des traits fonctionnels en fonction des strates

Cette partie présente les méthodes utilisées pour analyser la diversité taxonomique et les traits fonctionnels des strates d'arbres au sein et entre les parcelles permanentes du réseau DYNA-

FAC. La séparation des strates a été réalisée en utilisant la valeur du point de rupture (cf. Section 3.2).

2.3.4.1 Variations de la diversité taxonomique en fonction des strates

L'indice de Bray-Curtis, présenté précédemment, a été utilisé pour étudier la diversité taxonomique entre les strates au sein et entre les sites. Ici, les indices de Bray-Curtis ont été calculés sur la matrice `strates_sites` x espèces.

2.3.4.2 Variations des traits fonctionnels en fonction des strates

Les variations de traits fonctionnels ont été étudiées en faisant une Analyse en Composantes Principales (ACP). Cette analyse a pour objectif de maximiser la variance des relevés en trouvant des combinaisons linéaires non corrélées des variables quantitatives (Pearson, 1901; Hotelling, 1933). Dans cette étude, les relevés sont les strates de chaque site, et les variables quantitatives sont les traits fonctionnels. L'ACP a été réalisée en utilisant la fonction `dudi.pca()` du package `ade4` (Thioulouse et al., 2018).

Les scores du *Pioneer Index* introduit par Hawthorne (1995) ont été utilisés pour transformer les catégories de tempéraments en valeurs numériques. Une valeur de 2 a été attribuée aux espèces pionnières, 1 aux espèces héliophiles non pionnières, et 0 aux espèces tolérantes à l'ombrage et aux espèces dont l'information du tempérament n'est pas disponible. Ensuite, la proportion d'espèces pionnières et héliophiles non pionnières, noté P.HNP, a été calculée pour chaque strate de chaque site (Équation 5). Pour la phénologie des feuilles, le pourcentage d'espèces décidues a été calculé en ne prenant en compte que les espèces pour lesquelles l'information était disponible. Pour la taille des graines et la densité de bois, la moyenne du trait a été calculé en ne prenant en compte que les espèces pour lesquelles l'information était disponible.

$$P.HNP = \frac{2 * Pionnier + 1 * Héliophile\ non\ pionnier}{2 * (Pionnier + Héliophile\ non\ pionnier + Tolérant\ à\ l'ombrage)} \quad (5)$$

Avec P.HNP la proportion d'espèces pionnières et héliophiles non pionnières, et les tempéraments le nombre d'arbres du tempérament en question dans le relevé.

Des Analyses de la variance (ANOVA) ont été réalisées entre les traits fonctionnels et les sites et strates à l'aide de la fonction `aov()` du package `stats` (R Core Team, 2020), pour évaluer la significativité de la relation entre ces variables.

Les espèces dominantes en fonction des strates ont également été répertoriées dans cette partie. La notion de dominance, utilisée dans ce travail, fait référence à l'article de Steege et al. (2013) qui considèrent que les espèces dominantes sont celles qui comptent pour 50% des individus.

3 Résultats

3.1 Diversité des parcelles permanentes du réseau DYNAFAC

3.1.1 Compositions floristiques et espèces caractéristiques

Pour identifier les gradients de composition en espèces, une ANSC a été réalisée (Figure 5). Le premier axe (38,1 % de la variance expliquée) oppose les carrés de Bambidie, à ceux des autres sites (Figure 5.a), notamment du fait de l'abondance et de la valeur de spécificité de *Santiria trimera* et de *Neochevalierodendron stephanii* (Figure 5.b). La densité moyenne à Bambidie est de 49 tiges/ha et 43 tiges/ha pour *Santiria trimera* et *Neochevalierodendron stephanii* respectivement. La valeur de spécificité est de 0,82 et 1 à Bambidie pour les deux espèces respectivement (Figure 6). La valeur de 1 signifie que *Neochevalierodendron stephanii* a uniquement été inventoriée à Bambidie. Le second axe de l'ANSC (17,1 % de la variance expliquée), ne différencie pas les sites de Bambidie et Mokabi, mais montre le gradient géographique (Ouest-Est) de Mokabi à Yoko. L'importante abondance de *Cleistanthus caudatus* à Mokabi et de *Aidia micrantha* et *Cola griseiflora* à Yoko contribue notamment à montrer ce gradient géographique (Figure 5.b). *Cleistanthus caudatus* tire l'axe de l'ordination (Figure 5.b) vers Mokabi car sa densité de tiges est très élevée sur ce site (60 tiges/ha en moyenne). Néanmoins, cette espèce n'a une valeur de spécificité que de 0,75 à Mokabi (Figure 6) car elle se trouve également sur les autres sites, et notamment à Loundoungou avec une densité moyenne de 16 tiges/ha. *Aidia micrantha* et *Cola griseiflora* tirent, quant à elles, les axes de l'ordination (Figure 5.b) vers Yoko, car elles se trouvent presque exclusivement sur ce site, et ont par conséquent une valeur de spécificité proche de 1 (Figure 6).

Les carrés à Bambidie sont ceux qui présentent la plus grande variation de composition floristique entre eux (Figure 5.a). Cette variabilité floristique intra-site peut être expliquée par la disposition des carrés. En effet, le site à Bambidie est celui avec le plus grand nombre de parcelles de plus petite taille (8 de 4 ha, cf. Tableau 1), ce qui fait que la distribution des carrés couvre une plus grande échelle spatiale à Bambidie que sur les autres sites.

L'AFC (Figure 5.c) est complémentaire à l'ANSC (Figure 5.a). Le premier axe (12,3 % de la variance expliquée) oppose les carrés de Bambidie, à ceux des autres sites (Figure 5.c). Le second axe (9 % de la variance expliquée) oppose les carrés de Yoko, à ceux des autres sites (Figure 5.c). Ce qui fait que trois groupes se distinguent sur l'AFC (Figure 5.c). En effet, en plus du site de Bambidie qui se distinguait déjà sur l'ANSC, le site de Yoko diffère également des trois autres sites. L'AFC (Figure 5.c) reflète mieux la distribution géographique des sites en donnant plus de poids, relativement à l'ANSC, aux espèces rares qu'aux espèces abondantes.

Les espèces tirant les axes vers les carrés de Bambidie et Yoko ont des points de petites tailles, ce qui signifie qu'elles ont été inventoriées dans peu de carrés (Figure 5.d). Toutes les espèces tirant les axes de l'AFC vers les carrés de Bambidie et Yoko (Figure 5.d) sont caractéristiques des sites, et certaines sont mêmes uniques (215 espèces uniques à Bambidie et 62 à Yoko).

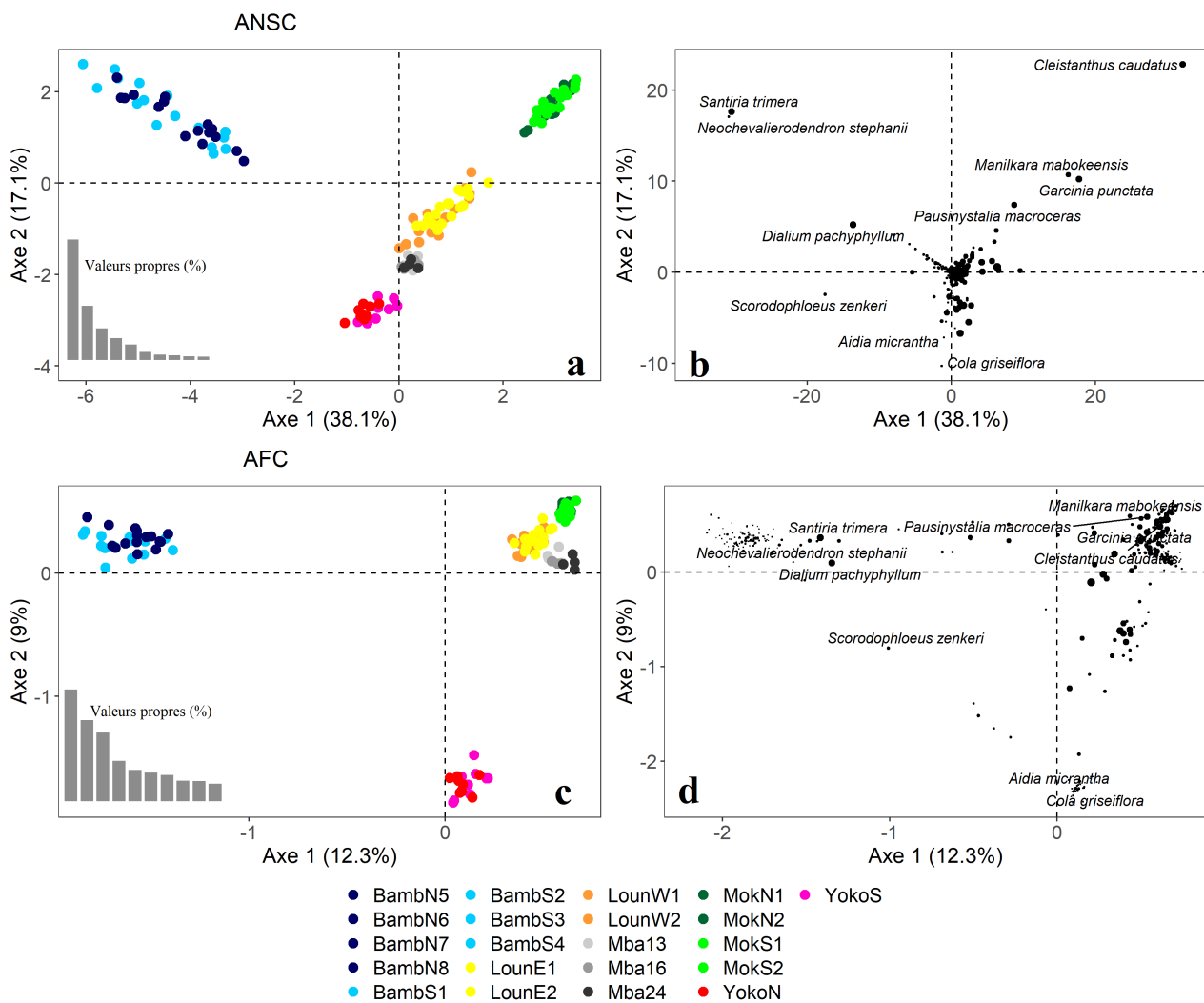


Figure 5 – Résultats des ordinations réalisées sur la matrice d’abondance 134 carrés x 703 espèces. (a) ANSC avec l’histogramme des valeurs propres des 10 premières dimensions ; (b) Espèces tirant les axes de l’ANSC ; (c) AFC avec l’histogramme des valeurs propres des 10 premières dimensions ; (d) Espèces tirant les axes de l’AFC. Sur les graphiques (a) et (c), chaque point représente un carré (1 ha) et chaque couleur un bloc. Sur les graphiques (b) et (d), chaque point représente une espèce et sa taille est proportionnelle au nombre de carrés dans lesquels l’espèce est présente.

Les densités de tiges (N/ha) des dix principales espèces tirant les axes de l’ANSC (Figure 5.b) sont également illustrées (Figure 6). En plus de tout ce qui a déjà été observé sur les ordinations, il est intéressant de remarquer que *Scorodophloeus zenkeri* est la seule espèce qui se trouve uniquement sur les sites de Bambidie et Yoko, et en densités relativement importantes (22 et 29 tiges/ha respectivement).

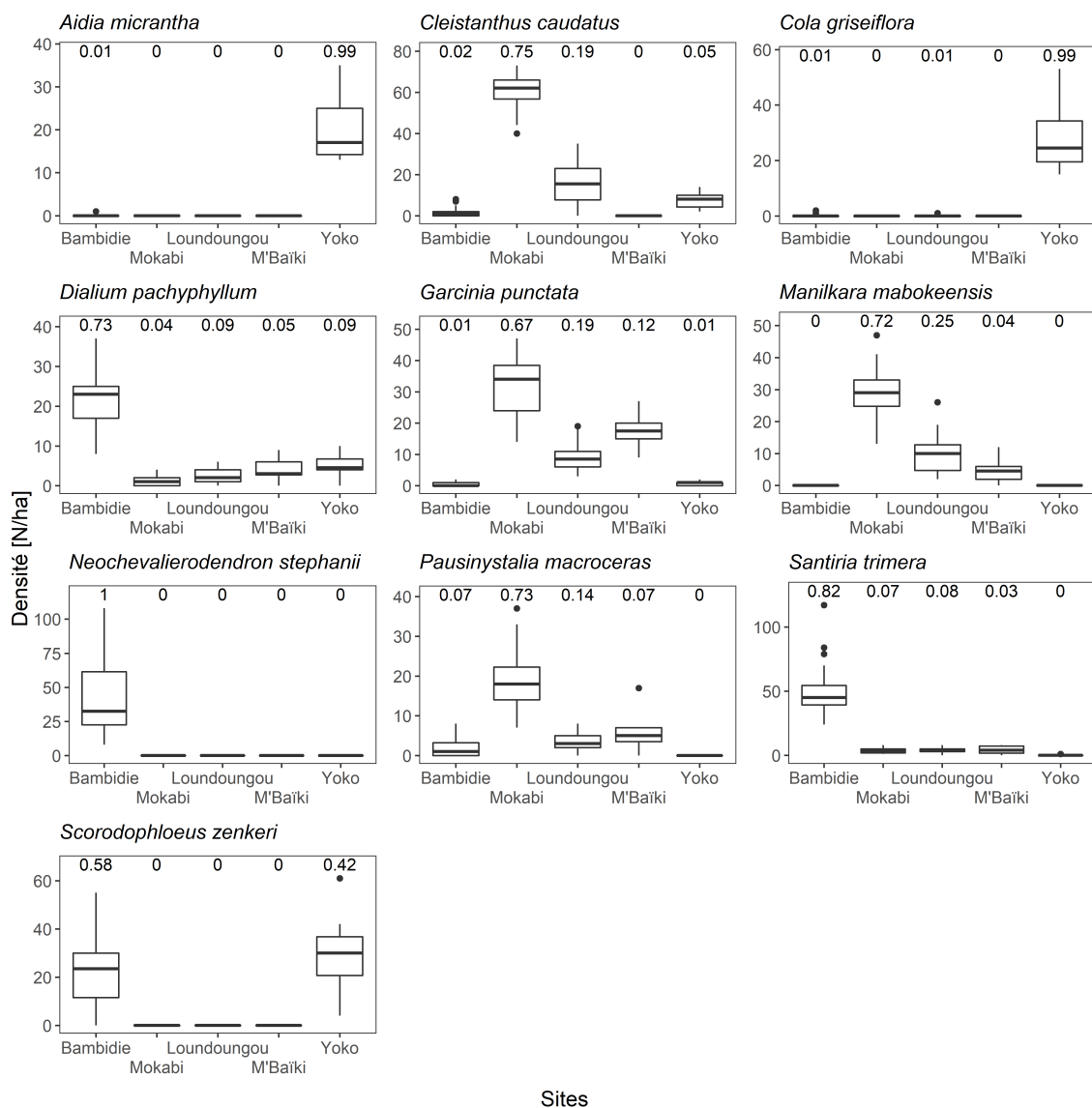


Figure 6 – Boxplots de densités de tiges de dix des principales espèces tirant les axes de l'ANSC. Les chiffres indiqués au-dessus des boxplots correspondent aux valeurs du terme A de l'IndVal (Dufrêne et Legendre, 1997) calculées pour chaque espèce.

Les cinq familles et espèces floristiques les plus représentées sur chaque site en fonction du nombre de tiges et de la surface terrière sont indiquées dans le Tableau 4.

Les Fabaceae sont les plus représentées du point de vue de la surface terrière sur les sites de Bambidie, Mokabi, Loundoungou et Yoko. Cette famille a le plus d'espèces sur chaque site, et représente 95 espèces à Bambidie, 29 à Mokabi, 32 à Loundoungou, 34 à M'Baïki et 47 à Yoko.

Chaque site partage au moins une de ces cinq espèces les plus abondantes avec un autre site. En revanche, seuls les sites de Mokabi et Loundoungou, qui sont les plus proches géographiquement (86 km entre les deux sites, cf. Annexe 6.1), ont deux espèces abondantes en commun (*Cleistanthus caudatus* et *Greenwayodendron suaveolens*).

Tableau 4 – Familles et espèces les plus représentées sur les sites en fonction du nombre de tiges et de la surface terrière.

Bambidie	Mokabi	Loundoungou	M'Baïki	Yoko
Nombre de tiges (/ha)				
Familles (%)				
Fabaceae (43%)	Phyllanthaceae (14%)	Fabaceae (12%)	Myristicaceae (13%)	Fabaceae (21%)
Burseraceae (16%)	Putranjivaceae (11%)	Euphorbiaceae (12%)	Cannabaceae (11%)	Meliaceae (11%)
Euphorbiaceae (8%)	Annonaceae (9%)	Meliaceae (9%)	Meliaceae (10%)	Malvaceae (9%)
Myristicaceae (4%)	Clusiaceae (9%)	Ebenaceae (8%)	Sapotaceae (8%)	Annonaceae (8%)
Rubiaceae (3%)	Sapotaceae (9%)	Annonaceae (7%)	Malvaceae (6%)	Myristicaceae (6%)
Espèces (%)				
<i>Santiria trimeria</i> (13%)	<i>Cleistanthus caudatus</i> (14%)	<i>Dichostemma glaucescens</i> (6%)	<i>Celtis zenkeri</i> (7%)	<i>Scorodophloeus zenkeri</i> (6%)
<i>Neochevalierodendron stephanii</i> (11%)	<i>Garcinia punctata</i> (7%)	<i>Diospyros bipindensis</i> (5%)	<i>Staudtia kamerunensis var. gabonensis</i> (5%)	<i>Cola griseiflora</i> (6%)
<i>Scorodophloeus zenkeri</i> (6%)	<i>Manilkara mabokeensis</i> (7%)	<i>Cleistanthus caudatus</i> (4%)	<i>Coelocaryon preussii</i> (4%)	<i>Greenwayodendron suaveolens</i> (5%)
<i>Dialium pachyphyllum</i> (6%)	<i>Greenwayodendron suaveolens</i> (5%)	<i>Gilbertiodendron dewevrei</i> (4%)	<i>Garcinia punctata</i> (3%)	<i>Aidia micrantha</i> (4%)
<i>Eurypetalum batesii</i> (3%)	<i>Pausinystalia macroceras</i> (4%)	<i>Greenwayodendron suaveolens</i> (3%)	<i>Dasylepis seretii</i> (3%)	<i>Leplaea thompsonii</i> (3%)
Surface terrière (m²/ha)				
Familles (%)				
Fabaceae (43%)	Fabaceae (14%)	Fabaceae (28%)	Cannabaceae (12%)	Fabaceae (43%)
Burseraceae (17%)	Phyllanthaceae (12%)	Meliaceae (8%)	Meliaceae (11%)	Annonaceae (9%)
Myristicaceae (16%)	Sapotaceae (11%)	Sapotaceae (6%)	Sapotaceae (9%)	Meliaceae (7%)
Euphorbiaceae (4%)	Annonaceae (8%)	Annonaceae (6%)	Malvaceae (9%)	Cannabaceae (4%)
Coulaceae (2%)	Myristicaceae (7%)	Euphorbiaceae (5%)	Fabaceae (8%)	Lecythidaceae (4%)
Espèces (%)				
<i>Scyphocephalum mannii</i> (14%)	<i>Cleistanthus caudatus</i> (12%)	<i>Gilbertiodendron dewevrei</i> (13%)	<i>Celtis zenkeri</i> (6%)	<i>Scorodophloeus zenkeri</i> (16%)
<i>Santiria trimeria</i> (7%)	<i>Manilkara mabokeensis</i> (9%)	<i>Petersianthus macrocarpus</i> (5%)	<i>Celtis tessmannii</i> (5%)	<i>Cynometra hankei</i> (6%)
<i>Neochevalierodendron stephanii</i> (5%)	<i>Staudtia kamerunensis var. gabonensis</i> (5%)	<i>Manilkara mabokeensis</i> (4%)	<i>Entandrophragma cylindricum</i> (5%)	<i>Greenwayodendron suaveolens</i> (5%)
<i>Scorodophloeus zenkeri</i> (5%)	<i>Petersianthus macrocarpus</i> (3%)	<i>Cleistanthus caudatus</i> (3%)	<i>Triplochiton scleroxylon</i> (5%)	<i>Prioria oxyphylla</i> (4%)
<i>Aucoumea klaineana</i> (5%)	<i>Greenwayodendron suaveolens</i> (3%)	<i>Greenwayodendron suaveolens</i> (3%)	<i>Petersianthus macrocarpus</i> (4%)	<i>Petersianthus macrocarpus</i> (4%)

3.1.2 Dissimilarité floristique

Les valeurs de l'indice de Bray-Curtis calculées entre les sites (triangle inférieur du tableau) et au sein des sites (diagonale du tableau) sont présentées dans le Tableau 5. Ces valeurs de dissimilarités sont les moyennes des dissimilarités entre paires de carrés.

De manière générale, les dissimilarités inter-sites sont les plus élevées entre le site de Bambidie et les autres sites (indice de Bray-Curtis de 0,79 à 0,84 cf. Tableau 5). Le site de Yoko a également des valeurs assez élevées de dissimilarité avec les trois autres sites (indice de Bray-Curtis de 0,68 à 0,70 cf. Tableau 5). En revanche, les sites de Mokabi et Loundoungou sont les plus similaires avec une valeur de 0,41 pour l'indice de Bray-Curtis (Tableau 5).

La plus grande valeur de dissimilarité intra-sites est à Bambidie (0,51 cf. Tableau 5). Cette valeur confirme ce qui avait été observé sur les ordinations (Figure 5), c'est-à-dire qu'il y a une forte variation de composition floristique entre les carrés à Bambidie.

Tableau 5 – Indice de Bray-Curtis au sein et entre les sites calculés à partir des moyennes des dissimilarités entre paires de carrés.

	Bambidie	Mokabi	Loundoungou	M'Baïki	Yoko
Bambidie	0,51				
Mokabi	0,80	0,32			
Loundoungou	0,79	0,41	0,34		
M'Baïki	0,84	0,59	0,57	0,34	
Yoko	0,80	0,68	0,67	0,70	0,31

3.1.3 Structure et diversité

Les valeurs de structure et de diversité des sites sont présentées dans le Tableau 6. Pour les valeurs calculées à l'échelle du carré, ce sont les valeurs moyennes qui sont reprises dans le tableau. Les analyses ont été réalisées au niveau de l'espèce et du genre. Les tendances étant similaires, il a été choisi de ne présenter ici que les résultats au niveau de l'espèce.

Les valeurs de diversité calculées à l'échelle des sites sont difficilement comparables puisqu'elles sont calculées sur des surfaces différentes. Quant aux résultats obtenus à l'échelle du carré, ils montrent que le site de Bambidie a les plus faibles valeurs de diversité.

Pour illustrer les variations de diversité entre les carrés, des graphiques des indices de diversité ont été réalisés en fonction de la densité de tiges (Figure 7). La richesse spécifique est donc la plus élevée sur les carrés de M'Baïki. Les valeurs de l'indice de raréfaction et de l'alpha de Fisher sont relativement élevées pour les carrés de Loundoungou et M'Baïki (Figure 7. **b,c**).

Tableau 6 – Attributs structuraux et de diversité des sites.

	Bambidie	Mokabi	Loundoungou	M'Baïki	Yoko
Structure					
N (tiges/ha)	383	430	350	600	468
G (m ² /ha)	28,7	29,2	28,5	37,9	31,4
Diversité					
Richesse spécifique	375	230	240	299	215
Richesse spécifique moyenne (/ha)	79	92	100	134	96
Raréfaction	329	209	227	299	209
Raréfaction moyenne (/ha)	67	75	89	94	76
Alpha de Fisher moyen (/ha)	30	36	47	54	37
Nb espèces uniques	215	13	23	97	62
Nb espèces uniques (/ha)	6,7	0,4	0,6	8,1	3,4

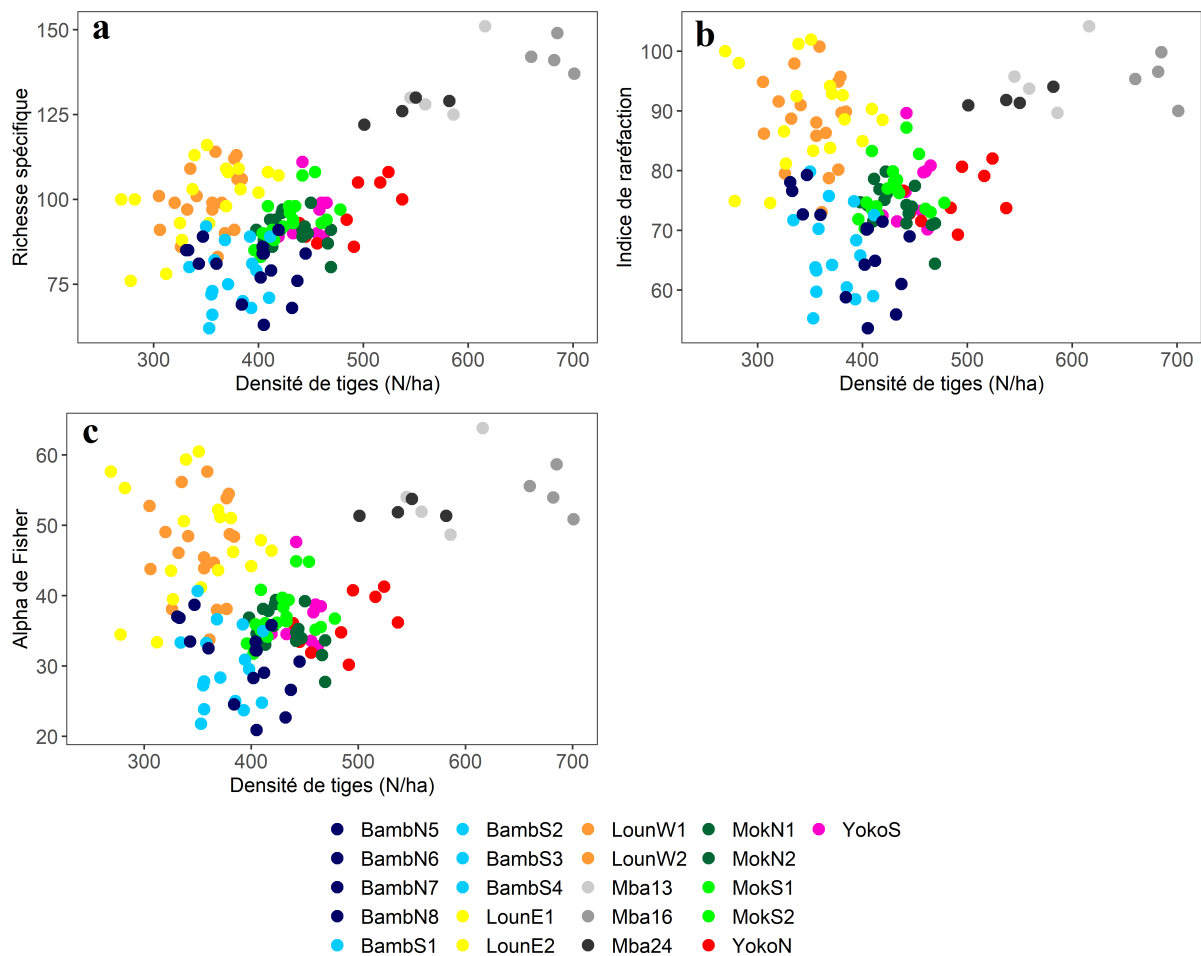


Figure 7 – Indices de diversité des carrés en fonction de la densité de tiges. Chaque point représente la valeur de l'indice du carré et chaque couleur représente un bloc. (a) Indice de richesse spécifique ; (b) Indice de raréfaction ; (c) Alpha de Fisher.

3.2 Séparation des strates

Les résultats de l'étude allométrique sont présentés sur les graphiques en Figure 8. Sur chaque graphique, un nuage de densité permet d'observer la distribution des mesures en fonction des diamètres et des hauteurs sur les axes logarithmiques. Le nuage de densité se noircit avec la concentration de données.

La régression linéaire (droite continue rouge) et segmentée (droites en traits rouges) réalisées sur les données tous sites confondus figurent sur le premier graphique de "Tous les sites". Les valeurs médianes de la hauteur et du diamètre sur l'ensemble des sites sont de 22,1 m et 28,1 cm respectivement. La relation entre le diamètre et la hauteur semble tendre vers un pallier pour les gros diamètres (Figure 8). La régression segmentée a son point de rupture à 34,3 cm. Ce point de rupture a une p-value très hautement significative ($\ll 0,001$) et un intervalle de confiance (95%) de 31,7 cm à 37,0 cm (Tableau 7). Par conséquent, les arbres atteignent la canopée lorsqu'ils ont un DHP d'environ 35 cm.

La régression linéaire ajustée sur les données de tous les sites confondus (droite continue rouge) et la régression linéaire ajustée sur les données de chaque site (droite continue verte) figurent sur les graphiques de chaque site. La taille des échantillons standardisés (10-100 cm de DHP) est également indiquée sur ces graphiques pour illustrer les différents efforts d'échantillonnage. Le site de M'Baïki n'a des données que pour des arbres de minimum 50 cm de DHP, dès lors les valeurs de ce site ne seront pas comparées à celles des autres sites. Les régressions linéaires diffèrent légèrement d'un site à l'autre (Figure 8). En effet, pour un DHP donné, les arbres à Yoko ont tendance à être en moyenne plus hauts que sur les autres sites. En revanche, les arbres à Mokabi sont, en moyenne, plus petits pour un même DHP.

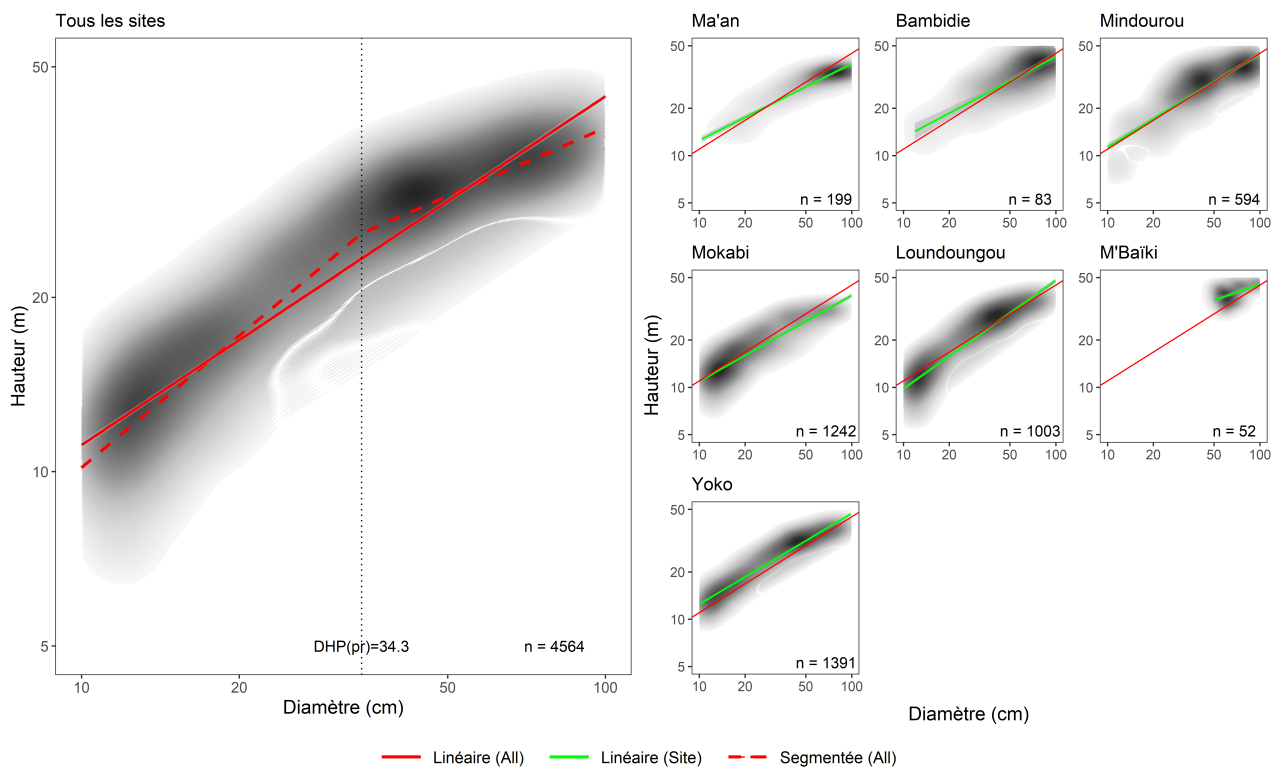


Figure 8 – Graphiques des droites de régressions linéaires réalisées sur les données tous sites confondus (droite continue rouge) et sur les données de chaque site séparément (droite continue verte). Droite de la régression segmentée réalisée sur les données tous sites confondus (droite en pointillés rouges). Le nuage de densité se noircit en fonction de la densité de données.

Les variables propres à l'échantillonnage, à la structure des forêts des parcelles, ainsi qu'aux régressions segmentées sont présentées dans le Tableau 7. La colonne "Total" de ce tableau reprend les analyses faites sur les données de tous les sites confondus.

La taille de l'échantillon varie de 83 arbres (Bambidie) à 1391 arbres (Yoko) compris dans une gamme diamétrique de 10 à 100 cm. Les moyennes de DHP des sites ayant de gros échantillons (Mindourou, Mokabi, Loundougou et Yoko) sont inférieures à 50 cm, alors que les sites avec moins de 200 mesures (Ma'an et Bambidie) ont des valeurs moyennes de DHP supérieures à 50 cm (Tableau 7). Le 95ème percentile de la hauteur donne la valeur de la hauteur maximum des arbres pour chaque site. Cette valeur varie de 32,3 m (Mokabi) à 50,5 m (Bambidie). En ne considérant que les sites avec une p-value très hautement significative ($\ll 0,001$) pour le point de rupture, les valeurs de points de rupture varient de 26,8 cm de DHP (Loundougou) à 38,9 cm de DHP (Ma'an et Yoko). Les valeurs locales du point de rupture ne seront pas utilisées dans la suite du travail pour séparer les strates car : (i) la valeur du point de rupture n'est pas significative pour le site de Bambidie et (ii) l'échantillonnage réalisé à M'Baïki ne permet pas de réaliser une régression segmentée.

Tableau 7 – Valeurs des variables caractérisant les échantillons, la structure des forêts des sites et les régressions segmentées ajustées aux données.

	Total	Ma'an	Bambidie	Mindourou	Mokabi	Loundoungou	M'Baïki	Yoko
Échantillon								
Nombre d'arbres	4564	199	83	594	1242	1003	52	1391
Gamme de diamètres [cm]	[10 ;100]	[10 ;99]	[12 ;100]	[10 ;100]	[10 ;100]	[10 ;100]	[50 ;99]	[10 ;99]
Structure								
Valeur moyenne du DHP [cm]	35,3	57,7	55,9	44,4	28,3	31,9	68,9	34,4
95ème percentile de la hauteur [m]	42,0	37,9	50,5	47,1	32,3	38,2	54,0	40,3
Régression segmentée								
Point de rupture [cm]	34,3	38,9	32,0	34,3	28,3	26,8	/	38,9
Intervalle de confiance (95%)	[31,7 ;37]	[33 ;45,8]	[12,2 ;83,9]	[28,5 ;41,1]	[23,5 ;34,1]	[23,5 ;30,6]	/	[35,5 ;42,7]
P-value	2,7e-59	4,1e-11	7,4e-01	3,6e-10	4,3e-09	2,4e-20	/	6,6e-35

3.3 Relation entre le tempérament des espèces et les indices évaluant l'accès à la lumière

3.3.1 Taille de l'échantillon minimum par espèce

Les intervalles de confiance sur les E juvénile des espèces ayant plus de 400 observations indépendantes sont illustrés sur les graphiques en Figure 9. Des graphiques identiques ont été réalisés pour le E adulte et donnent des résultats similaires. Ils ne sont donc pas présentés dans ce travail. Les intervalles de confiance ont une forme d'entonnoir qui se resserre avec la taille de l'échantillon (Figure 9). Cette allure était attendue puisque la taille de l'intervalle de confiance est, par définition, inversement proportionnelle à la racine carré de la taille de l'échantillon (Équation 6) :

$$IC = \bar{x} \pm z \frac{s}{\sqrt{n}} \quad (6)$$

avec \bar{x} la moyenne de l'échantillon, z la valeur du niveau de confiance (1,96 pour 95%), s l'écart type, et n la taille de l'échantillon.

L'intervalle de confiance converge fortement vers la moyenne pour toutes les espèces autour de 150-200 observations (Figure 9). Les calculs de l'estimateur restent donc fiables sur des échantillons de cette taille. Afin de pouvoir étudier la relation tempérament - observations d'accès à la lumière, les 39 espèces avec au minimum 150 observations ont été conservées dans le jeu de données pour la suite des analyses.

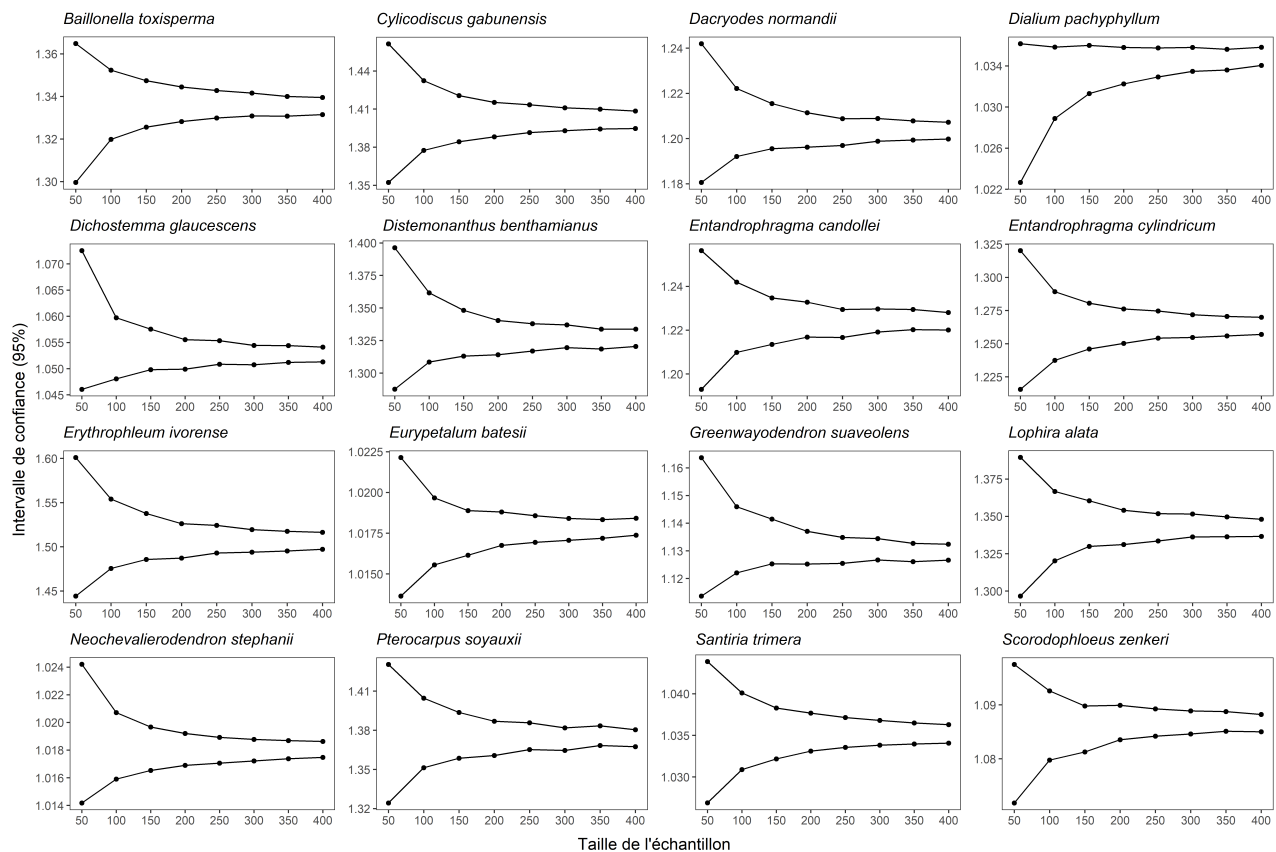


Figure 9 – Intervalles de confiance du E juvénile moyen des 1000 échantillons générés par le bootstrap pour les 16 espèces avec plus de 400 observations indépendantes.

3.3.2 Résultats des études faites sur les 39 espèces avec au minimum 150 observations

Les valeurs de E juvénile et E adulte des 39 espèces avec au minimum 150 observations sont reprises dans l'Annexe 6.2. Ces 39 espèces représentent 14 familles. Le E juvénile varie de 1,010 (*Dialium tessmannii*) à 1,586 (*Entandrophragma utile*). Le E adulte varie de 1,063 (*Tabernaemontana crassa*) à 2,456 (*Entandrophragma utile*). La taille d'échantillon varie de 151 arbres (*Lovoa trichilioides*) à 2743 arbres (*Entandrophragma cylindricum*). Sur les 39 espèces, 3 sont des pionnières, 13 sont des tolérantes à l'ombrage, 17 sont des héliophiles non pionnières et 6 n'ont pas l'information du tempérament dans la base de données CoForTraits (Bénédet et al., 2019).

La distribution des 39 espèces le long des gradients des E juvénile et adulte est illustrée par le graphique **a** en Figure 10. Les espèces sont regroupées par tempérament (Figure 10.a). Toutes les espèces ayant un E juvénile inférieur à 1,129 (*Greenwayodendron suaveolens*) sont des espèces tolérantes à l'ombrage, sauf *Centroplacus glaucinus* qui est une espèce héliophile non pionnière. A l'inverse, toutes les espèces ayant un E juvénile supérieur à 1,129 sont des espèces pionnières ou héliophiles non pionnières. Cette analyse visuelle du graphique **a** est confirmée par les boxplots **b** et **c** qui montrent une discrimination des tempéraments en fonction des valeurs des E juvénile et E adulte. La différence entre les espèces tolérantes à l'ombrage et héliophiles est très marquée sur le E juvénile (Figure 10.c). Les valeurs de E au stade adulte sont supérieures aux valeurs au stade juvénile (Figure 10). Il n'y a donc pas d'espèce cryptique pionnière parmi ces 39 espèces.

Avec les observations faites ci-dessus, il est possible de suggérer les tempéraments des six espèces pour lesquelles il n'y a pas l'information dans la base de données CoForTraits (Bénédet et al., 2019). *Eurypetalum batesii* et *Neochevalierodendron stephanii* ont des valeurs très faibles de E juvénile (1,018 pour les deux cf. Annexe 6.2) et de E adulte (1,378 et 1,496 respectivement cf. Annexe 6.2) et sont donc probablement des espèces tolérantes à l'ombrage. *Corynanthe mayumbensis* a une valeur plus élevée de E adulte (2,003 cf. Annexe 6.2) mais semble également être une espèce tolérante à l'ombrage (Figure 10.a). En revanche, *Cleistanthus pierlotii*, *Dacryodes normandii* et *Peltophorum pterocarpum* ont toutes les trois des valeurs de E juvénile supérieures à 1,129 (1,292 ; 1,203 ; et 1,258 respectivement cf. Annexe 6.2) et sont donc probablement des espèces héliophiles.

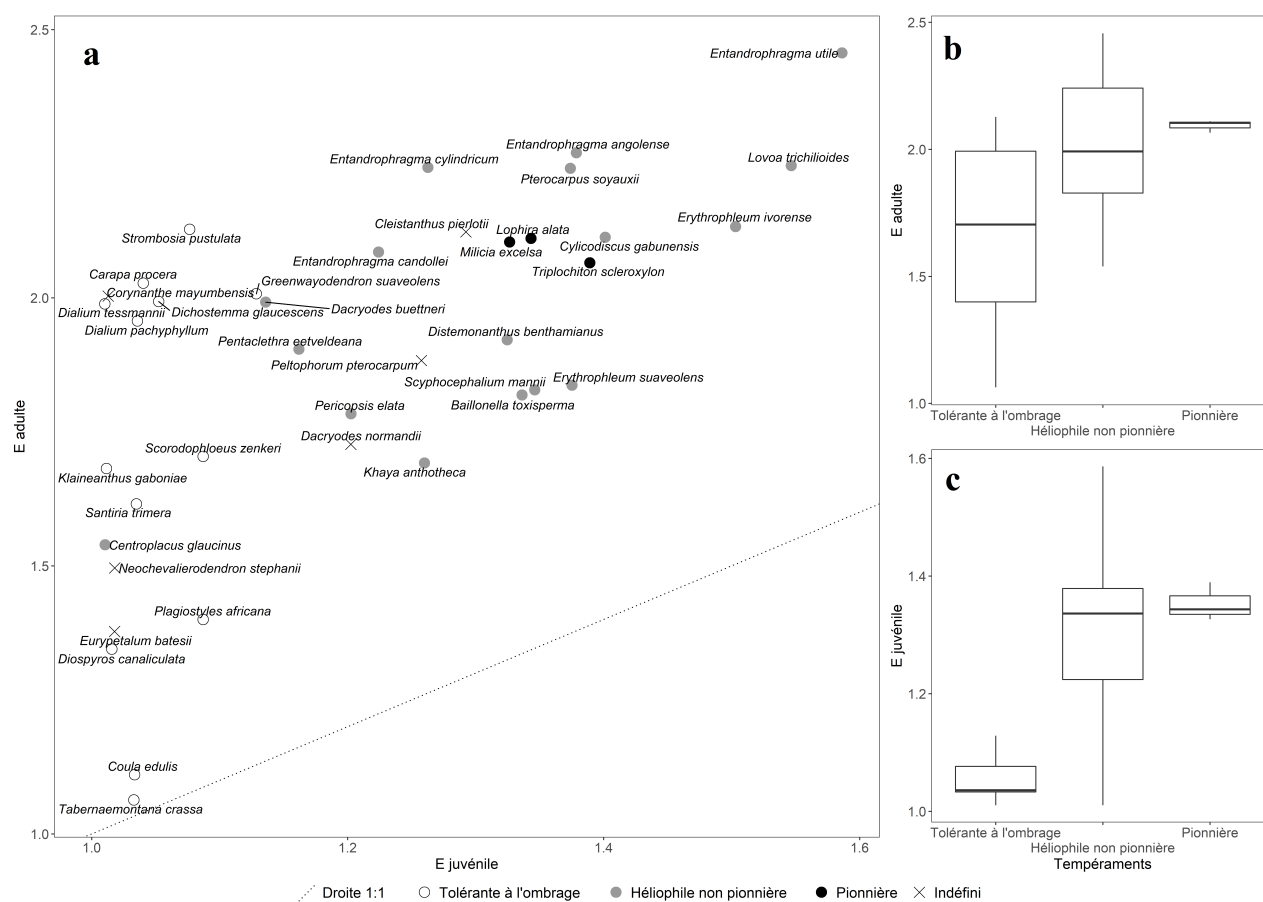


Figure 10 – Graphiques illustrant la relation entre les E juvénile et adulte, et les tempéraments. (a) Distribution des 39 espèces (Annexe 6.2) selon leurs valeurs de E adulte et juvénile ; (b) Boxplots des E adulte en fonction des tempéraments ; (c) Boxplots des E juvénile en fonction des tempéraments.

Les résultats de l'étude examinant la relation entre les E juvénile et adulte, et les diamètres maximums des espèces sont présentés dans la Figure 11. Les valeurs de E sont plus élevées pour les espèces ayant un diamètre maximum plus grand, et cette tendance est plus marquée au stade juvénile qu'au stade adulte (Figure 11). En effet, il y a une forte corrélation positive entre le diamètre maximum des espèces et le E juvénile.

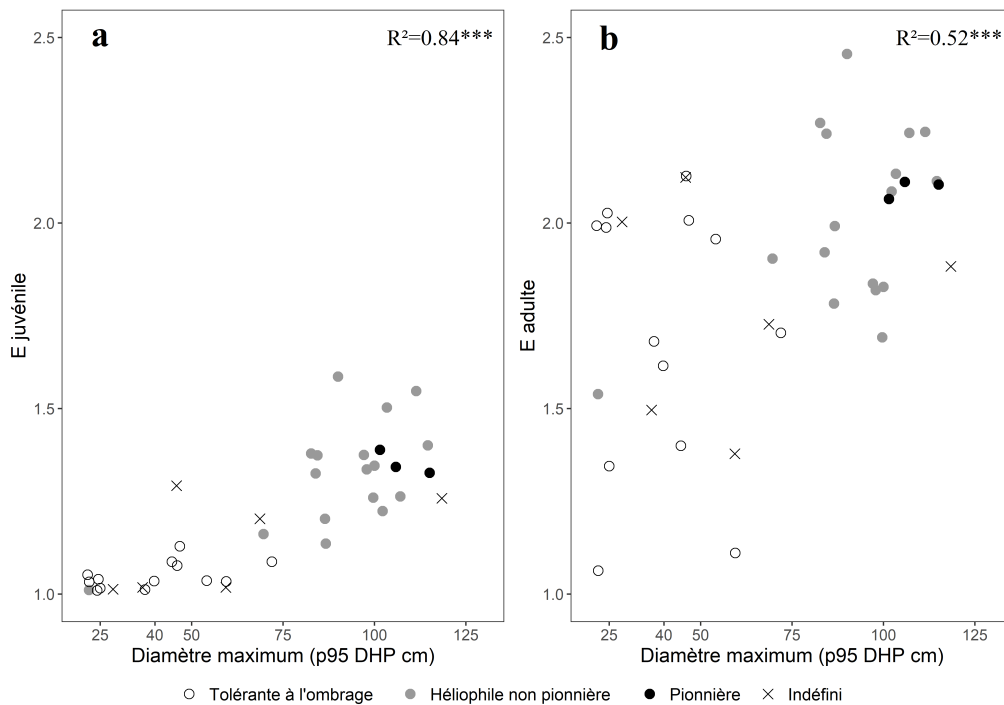


Figure 11 – Relation entre les valeurs de E juvénile et adulte, et le diamètre maximum des espèces. Le R^2 est le coefficient de corrélation de Pearson. *** $P < 0,001$.

3.4 Variations de la diversité taxonomique et des traits fonctionnels en fonction des strates

3.4.1 Variations de la diversité taxonomique en fonction des strates

Les valeurs de l'indice de Bray-Curtis en fonction des strates sont indiquées dans le Tableau 8. Le triangle supérieur du tableau reprend les valeurs de Bray-Curtis inter-sites entre les arbres de la canopée, et le triangle inférieur celles entre les arbres du sous-bois. La diagonale du tableau reprend les indices de Bray-Curtis intra-sites entre les arbres du sous-bois et ceux de la canopée. Toutes ces valeurs ont été calculées en agrégeant les mesures par strate à l'échelle du site.

Les plus grandes dissimilarités floristiques sont entre les strates du site de Bambidie et celles des autres sites, avec une valeur maximum de 0,74 entre les arbres de la canopée de Bambidie et de M'Baïki (Tableau 8). La valeur minimum de dissimilarité est de 0,20 entre les arbres du sous-bois de Mokabi et Loundoungou.

Pour l'analyse des stades de succession écologique, ce sont les valeurs de dissimilarité intra-sites qui sont intéressantes (diagonale du Tableau 8). La valeur maximum de dissimilarité entre la strate du sous-bois et celle de la canopée est à Bambidie (0,39 cf. Tableau 8), et la valeur minimum à Loundoungou (0,22 cf. Tableau 8).

Tableau 8 – Indice de Bray-Curtis en fonction des strates. Le triangle supérieur du tableau reprend les valeurs de Bray-Curtis inter-sites entre les arbres de la canopée, et le triangle inférieur celles entre les arbres du sous-bois. La diagonale du tableau reprend les distances de Bray-Curtis intra-sites entre les arbres du sous-bois et ceux de la canopée.

	Bambidie	Mokabi	Loundoungou	M’Baïki	Yoko
Bambidie	0,39	0,64	0,64	0,74	0,68
Mokabi	0,65	0,26	0,21	0,45	0,55
Loundoungou	0,65	0,20	0,22	0,43	0,57
M’Baïki	0,72	0,46	0,44	0,35	0,60
Yoko	0,70	0,58	0,57	0,59	0,32

3.4.2 Dominance des espèces et des familles floristiques

Les espèces dominantes sont celles qui contribuent à 50% des individus. Ces espèces ont été répertoriées pour chaque site, et en séparant la strate du sous-bois et celle de la canopée (Annexes 6.3, 6.4 et 6.5). Le nombre d’espèces qui contribuent à 50% des individus varie par site et par strate et est indiqué dans le Tableau 9. Ce nombre est plus faible sur les sites de Bambidie et Mokabi. Par ailleurs, aucune espèce n’est dominante sur les cinq sites, ce qui explique que l’axe des abscisses du graphique en Figure 12 est limité à quatre sites. *Greenwayodendron suaveolens* est la seule espèce qui est dominante sur quatre des cinq sites (tous sauf M’Baïki) aussi bien dans la canopée que dans le sous-bois (Figure 12). La majorité des espèces dominantes (31 sur 54) ne le sont que dans une des deux strates, ce qui met en exergue l’importance d’étudier la dominance en fonction des strates. Seulement 14 des 54 espèces dominantes sont dominantes sur plus d’un site.

Tableau 9 – Nombre d’espèces qui contribuent à 50% des individus (= dominantes) par site et par strate.

	Bambidie	Mokabi	Loundoungou	M’Baïki	Yoko
Toutes strates confondues					
	10	10	19	21	15
Distinction de strates					
Sous-bois	8	9	17	20	15
Canopée	10	11	16	16	7

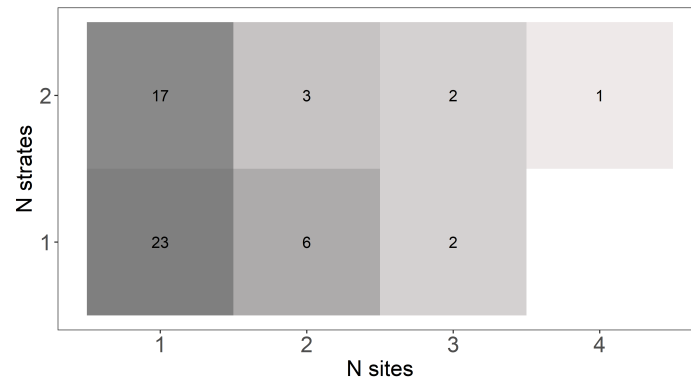


Figure 12 – Nombre d'espèces dominantes (50% des individus) sur n sites et n strates. Les sites considérés sont les cinq dispositifs de parcelles permanentes du réseau DYNAFAC. Les strates considérées sont la canopée et le sous-bois. Les niveaux de gris illustrent le nombre d'espèces dominantes pour chaque n site et n strate.

3.4.3 Variations des traits fonctionnels en fonction des strates

Les résultats des variations de traits fonctionnels en fonction des strates et des sites sont illustrés par les histogrammes en Figure 13. Grâce aux ANOVA, il a pu être montré que les différences de densité de bois et de tempérament sont hautement significatives entre les strates ($p < 0,01$). De plus, les différences de phénologie des arbres sont hautement significatives entre les sites ($p < 0,01$), et les différences de tempéraments et de tailles de graines sont significatives entre les sites ($p < 0,05$).

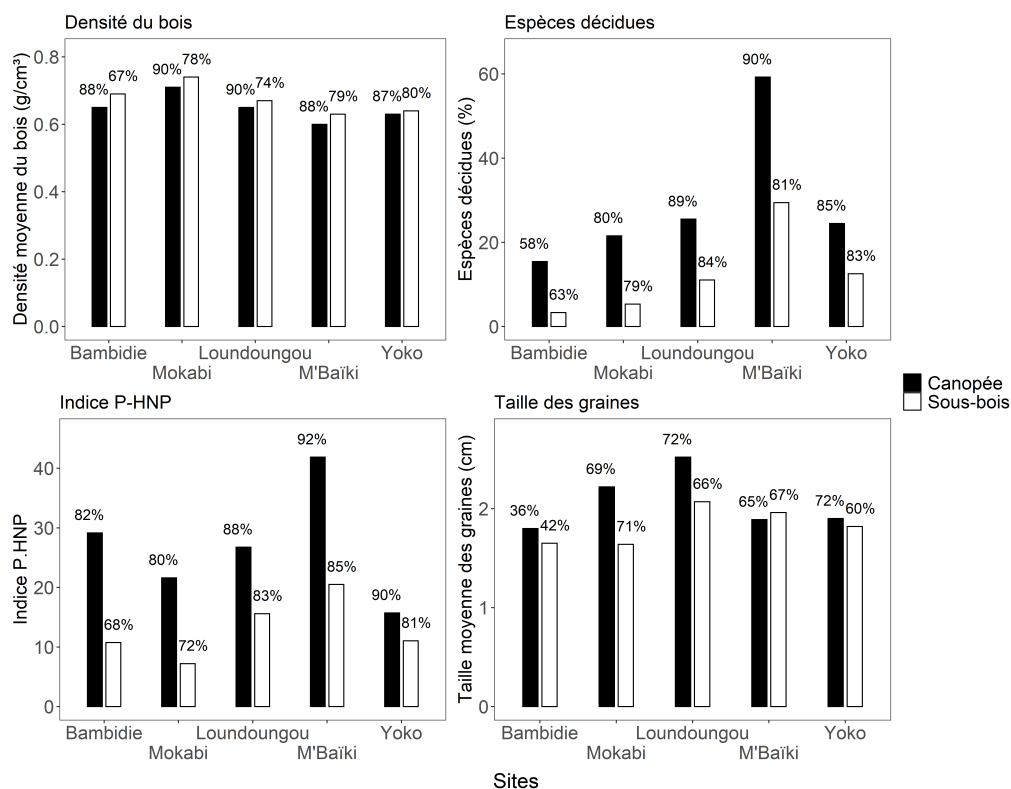


Figure 13 – Variations des traits fonctionnels entre les strates des sites. Les pourcentages correspondent aux pourcentages d'espèces pour lesquelles existe une information sur le trait.

Pour identifier les variations des traits fonctionnels en fonction des strates, une ACP a été réalisée (Figure 14). Le premier axe (59,3 % de la variance expliquée) oppose les strates de la canopée et du sous-bois (Figure 14). De manière générale, il y a proportionnellement plus d'espèces décidues, avec une faible densité de bois, pionnières et héliophiles non pionnières dans la canopée que dans le sous-bois (Figure 14 et Annexe 6.6). La densité de bois est négativement corrélée au caractère décidu et aux tempéraments pionniers et héliophiles non pionniers (Figure 14). Le premier axe de l'ACP permet également de montrer les gradients des traits fonctionnels entre les sites. Le site de M'Baïki, qui a plus d'espèces décidues à faibles densités de bois, diffère fortement des sites de Mokabi et Bambidie qui ont plus d'espèces sempervirentes avec une densité de bois moyenne plus élevée. Le second axe de l'ACP (24,2 % de la variance expliquée) est principalement lié à la taille moyenne des graines, qui est le seul trait non corrélé aux autres traits (angle d'environ 90° avec les autres traits sur l'ACP en Figure 14.a). Cet axe oppose principalement les canopées des sites de Mokabi et Loundoungou à celles des autres sites. Toutefois, il est à remarquer que la taille des graines n'était disponible que pour une faible proportion d'espèces sur certains sites (36 % pour les espèces de la canopée de Bambidie cf. Figure 13). Il est donc important d'interpréter ce résultat avec précautions.

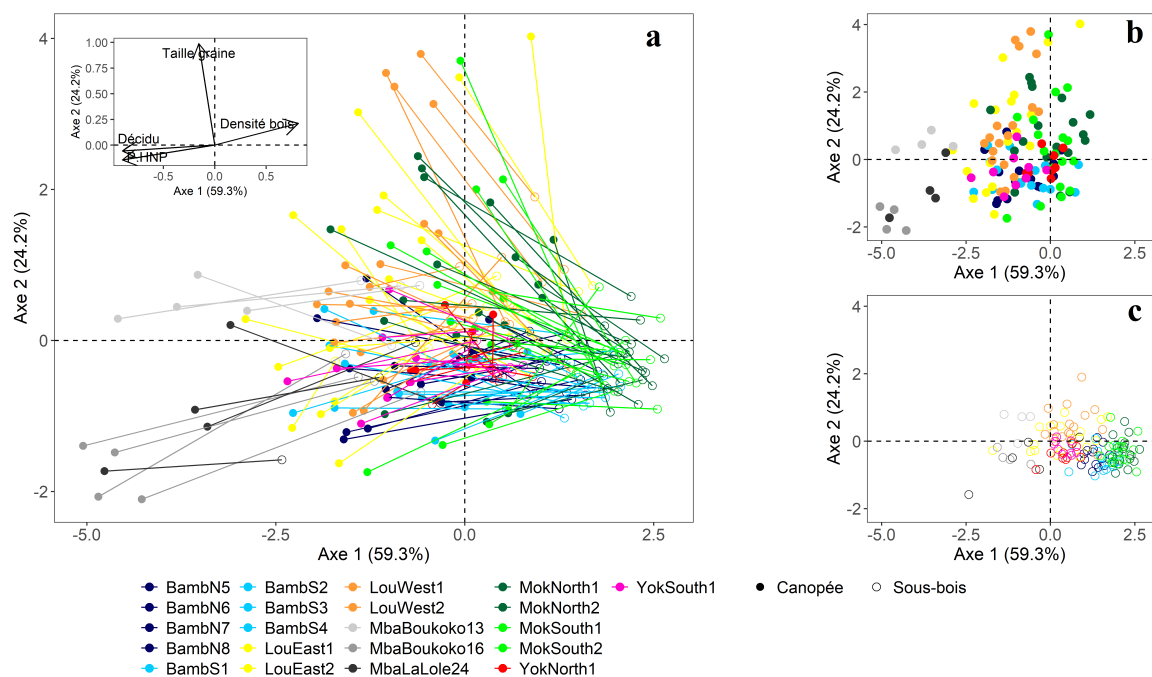


Figure 14 – ACP selon les strates des sites. (a) ACP avec la strate du sous-bois et de la canopée d'un même carré (2 points) qui sont reliées par un segment. Le graphique de corrélation des variables est annoté; (b) Uniquement les canopées des carrés; (c) Uniquement les sous-bois des carrés.

4 Discussion

Dans cette partie, les résultats sont discutés afin de répondre aux objectifs présentés dans l'introduction (Section 1.9). La discussion est séparée en trois parties : (i) les différences de végétation et de diversité entre les parcelles ; (ii) l'analyse de la diversité taxonomique et des traits fonctionnels en fonction des strates et la mise en relation avec les stades de succession écologique et ; (iii) les perspectives.

4.1 Différences de végétation et de diversité entre les parcelles

La forêt de Bambidie est la plus dissimilaire et la plus hétérogène

La composition floristique de la forêt de Bambidie est la plus dissimilaire par rapport aux autres sites et la plus hétérogène au sein du site. En effet, cette forêt a les valeurs d'indice de Bray-Curtis les plus élevées intra- et inter-sites. De plus, ce site est le plus distant des autres sites sur les deux analyses multivariées (AFC et ANSC). Ces résultats sont cohérents avec les études précédemment menées au Gabon. Tout d'abord, dans le rapport de fin d'étude de Van Hoef (2019), il indiquait que l'installation des parcelles s'était faite dans l'objectif de représenter au mieux la diversité de cette forêt. Par ailleurs, il indiquait également que la forêt était fortement fragmentée à cause du passage de la première exploitation. De plus, la forêt de Bambidie fait partie du centre d'endémisme le plus riche d'Afrique centrale (*lower Guinea* cf. Linder (2001) et Droissart et al. (2018)), ce qui explique le nombre élevé d'espèces, d'espèces rares et d'espèces uniques sur le site.

Des espèces et des familles dominantes différentes en fonction des sites

Les forêts sont couramment décrites par leurs espèces et familles dominantes qui expliquent une grande partie des modèles de diversité β (Draper et al., 2019). Les résultats de cette étude ont montré qu'aucune espèce n'est dominante sur les cinq sites et que seule *Greenwayodendron suaveolens* (APG III : Annonaceae) l'est sur quatre d'entre eux (tous sauf celui de M'Baïki). Cette espèce, tolérante à l'ombrage et commune dans les forêts matures (Dauby et al., 2010 ; Dauby et al., 2014), est fréquente en Afrique centrale ("African Plant Database (version 3.4.0)", 2021).

Santiria trimera (APG III : Burseraceae) et *Neochevalierodendron stephanii* (Caesalpiniaceae, APG III : Fabaceae) sont les deux espèces les plus abondantes de la forêt du site de Bambidie (près de 25% des tiges). *Santiria trimera* est une espèce commune dans les forêts primaires d'Afrique centrale (Koffi et al., 2011). *Neochevalierodendron stephanii* est une espèce caractéristique du sous-bois dont l'aire de distribution est presque exclusivement limitée au Gabon ("African Plant Database (version 3.4.0)", 2021). En ce qui concerne les familles, la forêt du site de Bambidie est largement dominée par les Fabaceae, et plus particulièrement par les Caesalpiniaceae (4 des 5 espèces les plus abondantes) qui est une famille caractéristique des forêts denses humides sempervirentes du Gabon (Doucet, 2003 ; Fayolle et al., 2014b).

La forêt de Mokabi avait été décrite comme une forêt à *Manilkara* (Fayolle et al., 2014a). *Manilkara mabokeysensis* (APG III : Sapotaceae) se retrouve, effectivement, tant dans la canopée

(9% des tiges) que dans le sous-bois (6% des tiges). Toutefois, il faut ajouter que l'espèce la plus abondante, aussi bien dans la canopée (14% des tiges) que dans le sous-bois (14% des tiges), est *Cleistanthus caudatus* (Euphorbiaceae, APG III : Phyllanthaceae) qui est une espèce commune des forêts primaires et vieilles forêts secondaires (Breteler, 2011).

Les espèces du genre *Celtis* ne sont que peu dominantes dans la canopée à Loundoungou : *Celtis mildbraedii* et *Celtis tessmannii* ne représentent que 4% des tiges qui ont un DHP égal ou supérieur à 35 cm. L'espèce la plus abondante de la canopée de Loundoungou est *Gilbertiodendron dewevrei* (Caesalpiniaceae, APG III : Fabaceae) qui est une espèce qui se retrouve principalement sur des sols humides et peu fertiles, et qui forme souvent des peuplement monodominants (Hall et al., 2020). Parmi les espèces les plus abondantes du sous-bois, il y a *Dichostemma glaucescens* (7% des tiges) de la famille des Euphorbiaceae qui est une espèce caractéristique du sous-bois mais fréquente dans les trouées ("African Plant Database (version 3.4.0)", 2021).

La forêt de M'Baïki est une forêt semi-décidue à *Celtis* avec les espèces *Celtis zenkeri* et *Celtis tessmannii* qui dominent la canopée, et qui sont également abondantes dans le sous-bois. Ces deux espèces appartiennent à la famille des Ulmaceae (APG III : Cannabaceae). Par ailleurs, il est à noter que *Staudtia kamerunensis var. gabonensis* (APG III : Myristicaceae), deuxième espèce la plus abondante à l'échelle du site (5% des tiges), est une espèce qui se retrouve tant dans les vieilles forêts sempervirentes que semi-décidues (Meunier et al., 2015). De plus, *Entandrophragma cylindricum* (APG III : Meliaceae) et *Triplochiton scleroxylon* (APG III : Malvaceae), deux espèces exploitées pour leur bois, sont très représentées en termes de surface terrière.

La canopée du site de Yoko est dominée par une espèce en particulier : *Scorodophloeus zenkeri* (20% des tiges) de la famille des Caesalpiniaceae (APG III : Fabaceae). Cette espèce est caractéristique des forêts mésophiles et a une croissance en hauteur lente (Lebrun et Gilbert, 1954). Par ailleurs, le sous-bois est dominé par deux espèces, *Cola griseiflora* (7% des tiges) et *Aidia micrantha* (5% des tiges) des familles des Sterculiaceae (APG III : Malvaceae) et des Rubiaceae respectivement, espèces caractéristiques des sous-bois et du site de Yoko. Au niveau des familles, les Fabaceae sont la famille la plus représentée tant au niveau du nombre de tiges (21%) que de la surface terrière (43%).

Des compositions floristiques en lien avec la distribution géographique

Les compositions floristiques diffèrent fortement entre les sites. Ce résultat est cohérent avec la carte des types de forêts de Réjou-Méchain et al. (2021) qui montre que les cinq sites d'études représentent cinq des dix types forestiers d'Afrique centrale (Annexe 6.7). Cette diversité de types forestiers était un objectif initial du projet DynAffor qui a installé les sites sur des zones écologiquement différentes (Synthèse DynAffor).

Les distances géographiques semblent également influencer les compositions floristiques, bien que la relation ne soit pas linéaire. Les sites de Mokabi, Loundoungou et M'Baïki - qui sont les plus proches géographiquement (Annexe 6.1) - ont des cortèges d'espèces relativement semblables.

Slik et al. (2003) avaient déjà établi la relation entre la distance géographique et la dissimilarité floristique pour les forêts de Bornéo. Cette relation peut être expliquée par deux théories qui ont souvent été opposées mais qui peuvent être complémentaires (Chave, 2004) : (i) la théorie des niches écologiques et (ii) la théorie neutre de la biodiversité et de la biogéographie (Hubbell, 1997). La première théorie (i) révèle que chaque espèce a une niche qui est définie comme "les conditions environnementales qui permettent à une espèce de satisfaire ses exigences minimales de sorte que le taux de natalité d'une population locale soit égal ou supérieur à son taux de mortalité" (Chase et Leibold, 2003), et donc que les communautés sont déterminées par des processus déterministes (filtrage environnemental et compétition). En accord avec cette théorie, la relation entre la distance géographique et la dissimilarité de composition floristique est expliquée par le fait que certains gradients climatiques sont corrélés à la distance géographique (Slik et al., 2003). La seconde théorie (ii) suppose que "tous les individus d'une communauté sont strictement équivalents en ce qui concerne leurs perspectives de reproduction et mortalité" (Chave, 2004), et donc que les communautés sont déterminées par des processus stochastiques (spéciation, extinction et dispersion). En accord avec cette théorie, la relation entre la distance géographique et la dissimilarité de composition floristique est expliquée simplement par la distance qui limite la dispersion des espèces (Slik et al., 2003).

Des valeurs de structure et de diversité semblables aux autres forêts d'Afrique centrale

Les densités de tiges des forêts des sites sont comparables à celles des autres forêts d'Afrique centrale, sauf à M'Baïki où la densité de tiges plus élevée se rapproche de celles des forêts de Bornéo et d'Amazonie (Lewis et al., 2004; Slik et al., 2010). Les densités de tiges varient de 350 tiges/ha sur le site de Loundoungou à 600 tiges/ha sur le site de M'Baïki, ce qui représente relativement bien la variabilité des forêts d'Afrique centrale (181 à 650 tiges/ha, cf. Lewis et al. (2013)). Il est à noter que la forêt de Loundoungou est une forêt à Marantacées, qui sont des herbacées de grandes tailles pouvant entraver la régénération naturelle des arbres, ce qui explique la faible densité de tiges sur ce site. Lewis et al. (2013) - qui ont travaillé sur 260 parcelles en Afrique centrale - ont montré que la densité moyenne en Afrique centrale est de 425 tiges/ha, ce qui se rapproche fortement de la densité médiane des cinq sites d'étude (430 tiges/ha à Mokabi). Les valeurs de densité de tiges des forêts tropicales africaines sont en moyenne plus basses qu'à Bornéo et en Amazonie, où la densité avoisine les 600 tiges/ha (Lewis et al., 2004; Slik et al., 2010).

Les tendances sont similaires pour les valeurs de surface terrière qui sont assez proches de la valeur moyenne des forêts d'Afrique centrale (31,5 m²/ha cf. Lewis et al. (2013)). Cependant, la surface terrière à M'Baïki est de 37,9 m²/ha, ce qui est plus proche de celle des forêts de Bornéo (37,1 m²/ha cf. Slik et al. (2010)).

Les valeurs de richesse spécifique et de l'alpha de Fisher des cinq sites sont supérieures à ce qui a été montré en Afrique par Parmentier et al. (2007) qui ont travaillé sur 512 et 1003 parcelles et transects en Amazonie et en Afrique respectivement, et Sullivan et al. (2017) qui ont travaillé sur 158, 162 et 40 parcelles en Amérique du sud, Afrique et Asie respectivement. La richesse spécifique moyenne des carrés de chaque site varie de 79 espèces sur le site de Bambidie à 134 sur le site de

M’Baïki, ce qui est supérieur à la valeur de 74 espèces de l’article de Sullivan et al. (2017). Bien que la valeur à M’Baïki soit bien au-dessus de celles des autres sites, elle reste néanmoins inférieure aux richesses spécifiques des forêts d’Asie et d’Amérique du sud (162 et 152 respectivement cf. Sullivan et al. (2017)). Pour l’alpha de Fisher, les valeurs moyennes des carrés de chaque site varient de 30 sur le site de Bambidie à 54 sur le site de M’Baïki ce qui est plus élevé que la valeur moyenne d’Afrique centrale (28 cf. Sullivan et al. (2017) ; 26 cf. Parmentier et al. (2007)), mais plus faible que celles d’Asie (84 cf. Sullivan et al. (2017)) et d’Amérique du sud (80 cf. Sullivan et al. (2017) ; 81 cf. Parmentier et al. (2007)).

4.2 Analyse de la diversité taxonomique et des traits fonctionnels en fonction des strates et mise en relation avec les stades de succession écologique

Des compositions floristiques relativement similaires entre les strates

Les compositions floristiques du sous-bois et de la canopée sont relativement similaires au sein des sites. Selon les modèles de composition floristique des juvéniles et adultes proposés par Eggeling (1947), ce résultat indique un stade de succession écologique assez avancé. Toutefois, il est surprenant de noter que les valeurs de dissimilarité sont semblables entre les sites de Mokabi et Loundoungou (26% et 22% respectivement) en sachant qu’aucune trace de passage humain n’a été détectée à Mokabi, à l’inverse de Loundoungou où des traces de perturbations (feu et/ou changement de végétation) et des charbons de bois ont été retrouvés (Freycon, 2014 ; Morin-Rivat et al., 2014). La forêt de Bambidie est celle qui a la plus haute valeur de dissimilarité (39%) de composition floristique entre ses strates. Cette forêt serait donc la forêt la plus perturbée (Eggeling, 1947). Ce résultat peut être mis en relation avec le travail de fin d’études de Van Hoef (2019) qui indiquait que des traces d’une exploitation récente (siècle dernier) avaient été retrouvées sur le site.

Les variations de traits fonctionnels entre les sites illustrent les gradients environnementaux

Les variations de traits fonctionnels entre les sites mettent en évidence les gradients environnementaux. Les forêts de Bambidie et Mokabi sont celles avec la plus grande proportion d’espèces sempervirentes. A l’inverse, la forêt de M’Baïki est la forêt avec la plus grande proportion d’espèces décidues et pionnières. Ces résultats sont en concordance avec la carte de Réjou-Méchain et al. (2021) sur laquelle la forêt de M’Baïki est définie comme étant une forêt semi-décidue de la marge nord du massif forestier, tandis que les forêts de Bambidie et Mokabi sont respectivement des forêts sempervirentes mixtes et des forêts de transition sempervirentes à semi-décidues sur grès.

Les variations de traits fonctionnels entre les strates sont similaires entre les sites

Sur tous les sites, il y a les mêmes variations de traits fonctionnels entre les strates sauf en ce qui concerne la taille des graines. En effet, la canopée de tous les sites est composée d’espèces avec une densité de bois plus faible, et une plus grande proportion d’espèces pionnières que dans le sous-bois. Cependant, les espèces tolérantes à l’ombrage sont abondantes dans les canopées des sites. En se référant au cycle sylvigénétique (Hallé et al., 1978 ; Chazdon, 2014) - qui prédit que

les espèces pionnières sont progressivement remplacées dans la canopée par des espèces tolérantes à l'ombrage (Peña-Claros, 2003 ; Chazdon, 2014) à forte densité de bois (Gelder et al., 2006) - les forêts des cinq sites étudiés seraient donc à une phase avancée de ce cycle. Dans cette phase, les espèces héliophiles non pionnières et tolérantes à l'ombrage sont fortement représentées dans la canopée, et donnent suffisamment d'ombre pour que les espèces tolérantes à l'ombrage puissent se développer dans le sous-bois (Peña-Claros, 2003). Néanmoins, il faut se rappeler que certaines espèces tolérantes à l'ombrage n'atteindront jamais la canopée ($DHP > 35$ cm) et sont des espèces de sous-bois par définition.

4.3 Perspectives

Une séparation de strates locale à partir du point de rupture

Une valeur globale de 34,3 cm de DHP a été obtenue comme point de rupture sur l'ensemble des sites. Dans l'article de Blanchard et al. (2016), ils avaient obtenu une valeur de 36,48 cm pour des données prises au Cameroun et au Gabon, ce qui est comparable à notre étude. Dans le cadre de ce travail, cette valeur a été utilisée pour séparer les strates du sous-bois et de la canopée en considérant que le point de rupture correspond au passage des arbres à la canopée. Les arbres ayant atteint la canopée ne sont plus soumis à la même compétition pour la lumière et peuvent, par conséquent, changer l'allocation des ressources. Néanmoins, il faut remarquer que cette hypothèse n'a pas encore été confirmée et que le changement dans l'allométrie pourrait simplement s'opérer lorsque l'arbre atteint sa hauteur maximale (Feldpausch et al., 2011).

La valeur du point de rupture est influencée par la compétition pour la lumière et l'espace. Afin d'approfondir cette étude sur les parcelles permanentes du réseau DYNAFAC, il serait intéressant de continuer à collecter un maximum de données de hauteur dans le but d'obtenir une valeur locale du DHP moyen d'accès à la canopée. Idéalement, ces mesures devraient être distribuées équitablement entre les classes diamétriques afin de limiter le biais sur l'échantillon.

Il serait également intéressant de proposer des protocoles de terrain permettant de vérifier le lien entre le point de rupture et l'accès à la canopée. Pour cela, il faudrait recenser tous les arbres de la canopée, en sélectionnant tous ceux qui ont un score de CEI de 4 ou 5, et analyser leurs mesures de DHP.

Les mesures de CEI comme alternative aux tempéraments définis dans la littérature

Les résultats obtenus ont montré que les E juvénile et E adulte sont des variables qui discriminent bien les espèces tolérantes à l'ombrage des espèces héliophiles (pionnières et non pionnières) (Sheil et al., 2006). La discrimination des tempéraments est, en revanche, moins évidente entre les espèces pionnières et héliophiles non pionnières. Ceci peut être expliqué par le fait que les valeurs de E se basent sur des mesures de l'éclairage des arbres. Cette valeur ne prend donc pas en compte d'autres observations de terrain, telles que la présence de l'espèce dans les trouées de régénération et la taille des adultes, qui ont permis aux chercheurs de discerner ces groupes (Hawthorne, 1995).

Il serait possible d'utiliser les valeurs de E juvénile pour déterminer les tempéraments des espèces

pour lesquelles il n'est pas unique ou est indisponible dans la littérature scientifique. L'objectif à terme serait de définir une base de données unique pour les tempéraments d'un maximum d'espèces tropicales.

Il serait également possible d'utiliser directement les valeurs numériques des E juvénile et E adulte dans les études de recherche à la place des tempéraments. Cette alternative présente deux avantages. Premièrement, les valeurs numériques représentent mieux le gradient de variation des tempéraments qui est reconnu comme étant continu (Swaine et Whitmore, 1988). Deuxièmement, l'utilisation des E juvénile et E adulte permet de prendre en compte les variations de besoin en lumière au cours du cycle ontogénique.

Pour approfondir cette étude, il faudrait collecter plus de données de CEI afin d'obtenir au minimum 150-200 observations par espèce. Les mesures de CEI sont faciles à prendre sur le terrain et pourraient donc être intégrées au protocole de mesure des arbres des parcelles.

Une approche exploratoire pour déterminer les stades de succession écologique des forêts

L'analyse des stades de succession n'a pas été concluante dans ce travail. En effet, l'analyse des traits fonctionnels, habituellement reliés aux stades de succession (Chazdon, 2014), a surtout mis en exergue les gradients environnementaux entre les sites. Pour positionner les sites le long du cycle sylvigénétique, il serait intéressant de mener des études sur des sites similaires au niveau des variables environnementales.

Par ailleurs, l'étude des dissimilarités de composition floristique n'a pas permis de confirmer, ni d'infirmer la relation entre la similarité de composition floristique entre les strates et le stade de succession écologique. Pour tester cette relation, il serait intéressant d'inclure des parcelles exploitées dans les analyses. En effet, selon les études sur les stades de succession écologique (Eggeling, 1947; Peña-Claros, 2003; Chazdon, 2014), les parcelles exploitées devraient avoir des compositions floristiques moins similaires entre les strates que les parcelles témoins. Cette étude permettrait donc de mettre en avant l'influence de l'exploitation sur les stades de succession écologique.

Les résultats de ces études supplémentaires devraient donner de l'information utile pour la mise en place de mesures de gestion et de conservation des forêts tropicales. Actuellement, les programmes, notamment le REDD+, se concentrent principalement sur les stocks de carbone. Or, les stades de succession écologique et l'état de la composition floristique des forêts devraient être intégrés dans les mesures de gestion et de conservation pour deux raisons principales : (i) la composition floristique d'une forêt met plus de temps à se rétablir à la suite d'une perturbation que la richesse spécifique et le stock de carbone (Martin et al., 2013; Rozendaal et al., 2019); (ii) il est essentiel de préserver des forêts primaires pour maintenir la diversité des forêts tropicales (Gibson et al., 2011).

5 Conclusion

Dans ce travail, les données des inventaires forestiers des parcelles permanentes du réseau DYNAFAC ont été utilisées pour répondre aux deux objectifs spécifiques formulés dans l'introduction : (i) fournir une description approfondie de la végétation et de la diversité des forêts des parcelles permanentes du réseau DYNAFAC ; (ii) étudier les stades de succession écologique de ces forêts à partir des différences de composition floristique et de traits fonctionnels entre les strates du sous-bois et de la canopée.

Premièrement, ce travail fournit une description approfondie des groupes de végétation et de la diversité des parcelles permanentes du réseau DYNAFAC. Il a permis de montrer qu'il y a une structuration géographique des compositions floristiques. Par ailleurs, les espèces et les familles dominantes ont été décrites et ont permis de mettre en exergue les différents types forestiers auxquels les forêts des parcelles appartiennent. Il a également été montré que les valeurs de structure et de diversité des parcelles sont similaires à celles des autres forêts des études menées en Afrique centrale, mais sont inférieures à celles des forêts tropicales d'Asie et d'Amérique du sud.

Secondement, ce travail donne les premiers résultats de l'étude sur les stades de succession écologique à partir des compositions floristiques et des traits fonctionnels. Il a pu être montré que les compositions floristiques des strates sont relativement similaires au sein des sites, et donc que les sites seraient à un stade avancé du cycle sylvigénétique. Il a également été montré que les variations de traits fonctionnels entre les strates sont similaires entre les sites. En revanche, les traits fonctionnels des forêts des sites, habituellement reliés aux stades de succession, ont surtout mis en exergue les gradients environnementaux entre les sites.

Des perspectives sont également proposées dans ce travail dans le but : (i) d'obtenir une valeur locale pour la séparation des strates par le point de rupture ; (ii) d'obtenir des valeurs de E juvénile et adulte pour un maximum d'espèces ; (iii) de déterminer les stades de succession écologique des sites avant et après exploitation afin de pouvoir proposer des mesures de gestion et de conservation adaptées.

Bibliographie

- Abernethy, K., Maisels, F. et White, L. J. 2016. “Environmental Issues in Central Africa”. *Annu. Rev. Environ. Resour.* 41, n° 1 (novembre) : 1-33. <https://doi.org/10.1146/annurev-environ-110615-085415>.
- “African Plant Database (version 3.4.0)”. Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève and South African National Biodiversity Institute. 2021. Visité le 2. Août 2021. <http://africanplantdatabase.ch>.
- Alder, D. et Synnott, T. J. 1992. *Permanent sample plot techniques for mixed tropical forest*. Oxford Forestry Institute, University of Oxford.
- Angelsen, A., Jagger, P., Babigumira, R., Belcher, B., Hogarth, N. J., Bauch, S., Börner, J., Smith-Hall, C. et Wunder, S. 2014. “Environmental Income and Rural Livelihoods : A Global-Comparative Analysis”. *World Development* 64 (décembre) : S12-S28. <https://doi.org/10.1016/j.worlddev.2014.03.006>.
- Antin, C., Péliissier, R., Vincent, G. et Couteron, P. 2013. “Crown allometries are less responsive than stem allometry to tree size and habitat variations in an Indian monsoon forest”. *Trees* 27, n° 5 (octobre) : 1485-1495. <https://doi.org/10.1007/s00468-013-0896-7>.
- Aubréville, A. 1957. “Accord à Yangambi sur la nomenclature des types africains de végétation”. *BOIS & FORETS DES TROPIQUES* 51 (51) : 23-27.
- Bazzaz, F. A. et Pickett, S. T. A. 1980. “Physiological Ecology of Tropical Succession : A Comparative Review”. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11 (1) : 287-310. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.11.110180.001443>.
- Beck, H. E., Zimmermann, N. E., McVicar, T. R., Vergopolan, N., Berg, A. et Wood, E. F. 2018. “Present and future Köppen-Geiger climate classification maps at 1-km resolution”. *Sci Data* 5, n° 1 (18 décembre 2018) : 180214. <https://doi.org/10.1038/sdata.2018.214>.
- Bénédet, F., Doucet, J.-L., Fayolle, A., Gillet, J.-F., Gourlet-Fleury, S. et Vincke, D. 2019. *CoFor-Traits, African plant traits information database*. Type : dataset. <https://doi.org/10.18167/DVN1/Y2BIZK>.
- Biwolé, A. B., Dainou, K., Fayolle, A., Hardy, O. J., Brostaux, Y., Coste, S., Delion, S., Betti, J. L. et Doucet, J.-L. 2015. “Light Response of Seedlings of a Central African Timber Tree Species, *Lophira alata* (Ochnaceae), and the Definition of Light Requirements”. *Biotropica* 47 (6) : 681-688. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/btp.12258>.
- Blanc, L., Florès, O., Molino, J.-F., Gourlet-Fleury, S. et Sabatier, D. 2003. “Diversité spécifique et regroupement d’espèces arborescentes en forêt guyanaise”. *Rev. For. Fr.* (sp) : 131. <https://doi.org/10.4267/2042/5767>.

- Blanchard, E., Birnbaum, P., Ibanez, T., Boutreux, T., Antin, C., Ploton, P., Vincent, G. et al. 2016. “Contrasted allometries between stem diameter, crown area, and tree height in five tropical biogeographic areas”. *Trees* 30, n° 6 (décembre) : 1953-1968. <https://doi.org/10.1007/s00468-016-1424-3>.
- Bray, J. R. et Curtis, J. T. 1957. “An ordination of the upland forest communities of southern Wisconsin”. *Ecological monographs* 27 (4) : 325-349.
- Breteler, F. J. 2011. “Novitates Gabonenses 78. Deux espèces nouvelles du Gabon dans les Brideliaceae (Phyllanthaceae, autrefois Euphorbiaceae) avec clés des espèces gabonaises des genres *Bridelia* et *Cleistanthus*”. *Adansonia* 33, n° 2 (décembre) : 233-242. <https://doi.org/10.5252/a2011n2a8>.
- Burkhard, B., Groot, R. de, Costanza, R., Seppelt, R., Jørgensen, S. E. et Potschin, M. 2012. “Solutions for sustaining natural capital and ecosystem services”. *Ecological Indicators*, Challenges of sustaining natural capital and ecosystem services, 21 (1^{er} octobre 2012) : 1-6. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2012.03.008>.
- Chase, J. M. et Leibold, M. A. 2003. *Ecological niches : linking classical and contemporary approaches*. Interspecific interactions. Chicago : University of Chicago Press.
- Chave, J. 2004. “Neutral theory and community ecology”. *Ecology Letters* 7 (3) : 241-253. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2003.00566.x>.
- Chave, J., Coomes, D., Jansen, S., Lewis, S. L., Swenson, N. G. et Zanne, A. E. 2009. “Towards a worldwide wood economics spectrum”. *Ecology Letters* 12 (4) : 351-366. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01285.x>.
- Chave, J., Réjou-Méchain, M., Búrquez, A., Chidumayo, E., Colgan, M. S., Delitti, W. B. C., Duque, A. et al. 2014. “Improved allometric models to estimate the aboveground biomass of tropical trees”. *Global Change Biology* 20 (10) : 3177-3190. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/gcb.12629>.
- Chazdon, R. L. 2014. *Second Growth : The Promise of Tropical Forest Regeneration in an Age of Deforestation*. University of Chicago Press.
- Christensen, R. H. B. 2019. *ordinal—Regression Models for Ordinal Data*. R package version 2019.12-10. <https://CRAN.R-project.org/package=ordinal>.
- Connell, J. H. 1978. “Diversity in Tropical Rain Forests and Coral Reefs”. *Science* 199, n° 4335 (24 mars 1978) : 1302-1310. <https://doi.org/10.1126/science.199.4335.1302>.
- Costanza, R., d’Arge, R., De Groot, R., Farber, S., Grasso, M., Hannon, B., Limburg, K., Naeem, S., O’neill, R. V. et Paruelo, J. 1997. “The value of the world’s ecosystem services and natural capital”. *nature* 387 (6630) : 253-260.

- Couteron, P., Péliissier, R., Mapaga, D., Molino, J. -F. et Teillier, L. 2003. “Drawing ecological insights from a management-oriented forest inventory in French Guiana”. *Forest Ecology and Management* 172, n° 1 (6 janvier 2003) : 89-108. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(02\)00310-9](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(02)00310-9).
- Curtis, P. G., Slay, C. M., Harris, N. L., Tyukavina, A. et Hansen, M. C. 2018. “Classifying drivers of global forest loss”. *Science* 361, n° 6407 (14 septembre 2018) : 1108-1111. <https://doi.org/10.1126/science.aau3445>.
- Cusset, G. 1980. “Sur des paramètres intervenant dans la croissance des arbres : la relation hauteur/diamètre de l’axe primaire aérien”, <https://doi.org/10.5169/SEALS-880091>.
- Dauby, G., Duminil, J., Heuertz, M., Koffi, G. K., Stévert, T. et Hardy, O. J. 2014. “Congruent phylogeographical patterns of eight tree species in Atlantic Central Africa provide insights into the past dynamics of forest cover”. *Molecular Ecology* 23 (9) : 2299-2312. <https://doi.org/10.1111/mec.12724>.
- Dauby, G., Duminil, J., Heuertz, M. et Hardy, O. J. 2010. “Chloroplast DNA Polymorphism and Phylogeography of a Central African Tree Species Widespread in Mature Rainforests : *Greenwayodendron suaveolens* (Annonaceae)”. *Tropical Plant Biol.* 3, n° 1 (mars) : 4-13. <https://doi.org/10.1007/s12042-010-9041-6>.
- Dauby, G., Zaiss, R., Blach-Overgaard, A., Catarino, L., Damen, T., Deblauwe, V., Dessein, S. et al. 2016. “RAINBIO : a mega-database of tropical African vascular plants distributions”. *PhytoKeys*, n° 74 (7 novembre 2016) : 1-18. <https://doi.org/10.3897/phytokeys.74.9723>.
- Davies, R. B. 1987. “Hypothesis testing when a nuisance parameter is present only under the alternative”. *Biometrika* 74 (1) : 33-43.
- Dawkins, H. C. et Field, D. R. B. 1978. “A long-term surveillance system for British woodland vegetation”.
- De Caceres, M. et Legendre, P. 2009. *Associations between species and groups of sites : indices and statistical inference*.
- Degen, B. et Sebbenn, A. 2014. “Genetics and Tropical Forests”, 30. 1^{er} décembre 2014.
- Doucet, J.-L. 2003. “L’alliance délicate de la gestion forestière et de la biodiversité dans les forêts du centre du Gabon”. Thèse de doct., Université de Liège - Faculté des Sciences agronomiques de Gembloux.
- Draper, F. C., Asner, G. P., Coronado, E. N. H., Baker, T. R., García-Villacorta, R., Pitman, N. C. A., Fine, P. V. A. et al. 2019. “Dominant tree species drive beta diversity patterns in western Amazonia”. *Ecology* 100 (4) : e02636. <https://doi.org/10.1002/ecy.2636>.
- Droissart, V., Dauby, G., Hardy, O. J., Deblauwe, V., Harris, D. J., Janssens, S., Mackinder, B. A. et al. 2018. “Beyond trees : Biogeographical regionalization of tropical Africa”. *Journal of Biogeography* 45 (5) : 1153-1167. <https://doi.org/10.1111/jbi.13190>.

- Dufrène, M. et Legendre, P. 1997. "Species Assemblages and Indicator Species :the Need for a Flexible Asymmetrical Approach". *Ecological Monographs* 67 (3) : 345-366. <https://doi.org/https://doi.org/10.1890/0012-9615>.
- Eggeling, W. J. 1947. "Observations on the Ecology of the Budongo Rain Forest, Uganda". *Journal of Ecology* 34 (1) : 20-87. <https://doi.org/10.2307/2256760>.
- FAO. 2020. *The State of the World's Forests 2020*. FAO / UNEP.
- Favrillon, V. 1994. "Classification des espèces arborées en groupes fonctionnels en vue de la réalisation d'un modèle de dynamique de peuplement en forêt guyanaise". Publisher : Société nationale de protection de la nature et d'acclimatation de France ... *Revue d'écologie*.
- Fayolle, A., Loubota Panzou, G. J., Drouet, T., Swaine, M. D., Bauwens, S., Vleminckx, J., Biwole, A., Lejeune, P. et Doucet, J.-L. 2016. "Taller trees, denser stands and greater biomass in semi-deciduous than in evergreen lowland central African forests". *Forest Ecology and Management* 374 (15 août 2016) : 42-50. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.04.033>.
- Fayolle, A., Picard, N., Doucet, J.-L., Swaine, M., Bayol, N., Bénédet, F. et Gourlet-Fleury, S. 2014a. "A new insight in the structure, composition and functioning of central African moist forests". *Forest Ecology and Management* 329 (octobre) : 195-205. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.06.014>.
- Fayolle, A., Swaine, M. D., Bastin, J.-F., Bourland, N., Comiskey, J. A., Dauby, G., Doucet, J.-L. et al. 2014b. "Patterns of tree species composition across tropical African forests". Sous la direction de P. Linder. *J. Biogeogr.* 41, n° 12 (décembre) : 2320-2331. <https://doi.org/10.1111/jbi.12382>.
- Feldpausch, T. R., Banin, L., Phillips, O. L., Baker, T. R., Lewis, S. L., Quesada, C. A., Affum-Baffoe, K. et al. 2011. "Height-diameter allometry of tropical forest trees". *Biogeosciences* 8, n° 5 (5 mai 2011) : 1081-1106. <https://doi.org/10.5194/bg-8-1081-2011>.
- Fisher, R. A., Corbet, A. S. et Williams, C. B. 1943. "The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population". *The Journal of Animal Ecology*, 42-58.
- Forni, E., Rossi, V., Gillet, J.-F., Bénédet, F., Cornu, G., Freycon, V., Zombo, I., Alberny, E., Mayinga, M. et Istace, V. 2019. "Dispositifs permanents de nouvelle génération pour le suivi de la dynamique forestière en Afrique centrale : bilan en République du Congo". *BOIS & FORETS DES TROPIQUES* 341 : 55-70.
- Freycon, V. 2014. "Caractérisation des sols de Loundougou et de Mokabi (Congo) : Rapport de mission DynAffor, 2 au 24 avril 2014".
- Gelder, H. A. V., Poorter, L. et Sterck, F. J. 2006. "Wood mechanics, allometry, and life-history variation in a tropical rain forest tree community". *New Phytologist* 171 (2) : 367-378. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2006.01757.x>.

- Gibson, L., Lee, T. M., Koh, L. P., Brook, B. W., Gardner, T. A., Barlow, J., Peres, C. A., Bradshaw, C. J., Laurance, W. F. et Lovejoy, T. E. 2011. "Primary forests are irreplaceable for sustaining tropical biodiversity". *Nature* 478 (7369) : 378-381.
- Gourlet-Fleury, S., Beina, D., Fayolle, A., Ouédraogo, D.-Y., Mortier, F., Bénédet, F., Closset-Kopp, D. et Decocq, G. 2013. "Silvicultural disturbance has little impact on tree species diversity in a Central African moist forest". *Forest Ecology and Management* 304 : 322-332.
- Gourlet-Fleury, S., Blanc, L., Picard, N., Sist, P., Dick, J., NASI, R., SWAINE, M. D. et FORNI, E. 2005. "Grouping species for predicting mixed tropical forest dynamics : looking for a strategy", 12.
- Gourlet-Fleury, S. et Houllier, F. 2000. "Modelling diameter increment in a lowland evergreen rain forest in French Guiana". *Forest Ecology and Management* 131, n° 1 (1^{er} juin 2000) : 269-289. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(99\)00212-1](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(99)00212-1).
- Grassi, G., House, J., Dentener, F., Federici, S., Elzen, M. den et Penman, J. 2017. "The key role of forests in meeting climate targets requires science for credible mitigation". *Nature Clim Change* 7, n° 3 (mars) : 220-226. <https://doi.org/10.1038/nclimate3227>.
- Hall, J. B. et Swaine, M. D. 1981. *Distribution and ecology of vascular plants in a tropical rain forest*. Dordrecht : Springer Netherlands. <https://doi.org/10.1007/978-94-009-8650-3>.
- Hall, J. S., Harris, D. J., Saltonstall, K., Medjibe, V. d. P., Ashton, M. S. et Turner, B. L. 2020. "Resource acquisition strategies facilitate Gilbertiodendron dewevrei monodominance in African lowland forests". *Journal of Ecology* 108 (2) : 433-448. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13278>.
- Hall, P. 1990. "Using the bootstrap to estimate mean squared error and select smoothing parameter in nonparametric problems". *Journal of Multivariate Analysis* 32, n° 2 (février) : 177-203. [https://doi.org/10.1016/0047-259X\(90\)90080-2](https://doi.org/10.1016/0047-259X(90)90080-2).
- Hallé, F., Oldeman, R. A. A. et Tomlinson, P. B. 1978. *Tropical Trees and Forests*. Berlin, Heidelberg : Springer Berlin Heidelberg. <https://doi.org/10.1007/978-3-642-81190-6>.
- Hawthorne, W. D. 1995. *Ecological profiles of Ghanaian forest trees*. Tropical forestry papers. 29. Oxford : Oxford Forestry Institute, Department of Plant Sciences, University of Oxford [u.a.]
- Hosonuma, N., Herold, M., De Sy, V., De Fries, R. S., Brockhaus, M., Verchot, L., Angelsen, A. et Romijn, E. 2012. "An assessment of deforestation and forest degradation drivers in developing countries". *Environ. Res. Lett.* 7, n° 4 (1^{er} décembre 2012) : 044009. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/7/4/044009>.
- Hotelling, H. 1933. "Analysis of a complex of statistical variables into principal components." *Journal of Educational Psychology* 24 (6) : 417-441. <https://doi.org/10.1037/h0071325>.
- Hubau, W., Lewis, S. L., Phillips, O. L., Affum-Baffoe, K., Beekman, H., Cuní-Sanchez, A., Daniels, A. K. et al. 2020. "Asynchronous carbon sink saturation in African and Amazonian tropical forests". *Nature* 579, n° 7797 (mars) : 80-87. <https://doi.org/10.1038/s41586-020-2035-0>.

- Hubbell, S. P. 1997. "A unified theory of biogeography and relative species abundance and its application to tropical rain forests and coral reefs". *Coral reefs* 16 (1) : S9-S21.
- Hummel, S. 2000. "Height, diameter and crown dimensions of *Cordia alliodora* associated with tree density". Publisher : Elsevier, *Forest Ecology and management* 127 (1) : 31-40.
- Keenan, R. J., Reams, G. A., Achard, F., Freitas, J. V. de, Grainger, A. et Lindquist, E. 2015. "Dynamics of global forest area : Results from the FAO Global Forest Resources Assessment 2015". *Forest Ecology and Management, Changes in Global Forest Resources from 1990 to 2015*, 352 (7 septembre 2015) : 9-20. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.06.014>.
- King, D. A. 1996. "Allometry and life history of tropical trees". Publisher : JSTOR, *Journal of tropical ecology*, 25-44.
- Koffi, K. G., Hardy, O. J., Doumenge, C., Cruaud, C. et Heuertz, M. 2011. "Diversity gradients and phylogeographic patterns in *Santiria trimera* (Burseraceae), a widespread African tree typical of mature rainforests". *American Journal of Botany* 98 (2) : 254-264. <https://doi.org/10.3732/ajb.1000220>.
- Lebrun, J. et Gilbert, G. 1954. *Une classification écologique des forêts du Congo*. Institut national pour l'étude agronomique du Congo Belge.
- Legendre, P. et Legendre, L. 2012. *Numerical ecology*. Third English edition. Developments in environmental modelling. 24. Amsterdam : Elsevier.
- Lewis, S. L., Edwards, D. P. et Galbraith, D. 2015. "Increasing human dominance of tropical forests". *Science* 349, n° 6250 (21 août 2015) : 827-832. <https://doi.org/10.1126/science.aaa9932>.
- Lewis, S. 2006. "Tropical Forests and the Changing Earth System". *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences* 361 (1^{er} février 2006) : 195-210. <https://doi.org/10.1098/rstb.2005.1711>.
- Lewis, S. L., Phillips, O. L., Baker, T. R., Lloyd, J., Malhi, Y., Almeida, S., Higuchi, N., Laurance, W. F., Neill, D. A. et Silva, J. N. M. 2004. "Concerted changes in tropical forest structure and dynamics : evidence from 50 South American long-term plots". *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B : Biological Sciences* 359 (1443) : 421-436.
- Lewis, S. L., Sonké, B., Sunderland, T., Begne, S. K., Lopez-Gonzalez, G., Heijden, G. M. F. van der, Phillips, O. L. et al. 2013. "Above-ground biomass and structure of 260 African tropical forests". *Phil. Trans. R. Soc. B* 368, n° 1625 (5 septembre 2013) : 20120295. <https://doi.org/10.1098/rstb.2012.0295>.
- Lieberman, D., Lieberman, M., Peralta, R. et Hartshorn, G. S. 1996. "Tropical forest structure and composition on a large-scale altitudinal gradient in Costa Rica". Publisher : JSTOR, *Journal of Ecology*, 137-152.
- Linder, H. P. 2001. "Plant diversity and endemism in sub-Saharan tropical Africa". *Journal of Biogeography* 28 (2) : 169-182. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2001.00527.x>.

- Loubota Panzou, G. J. 2020. "Biomasse et stocks de carbone en Afrique centrale : importance de l'allométrie des arbres". *Bois for. trop.* 343 (31 mars 2020) : 85-86. <https://doi.org/10.19182/bft2020.343.a31853>.
- MacArthur, R. H. 1962. "Some Generalized Theorems of Natural Selection". *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 48 (11) : 1893-1897.
- Magurran, A. E. et McGill, B. J., édés. 2011. *Biological diversity : frontiers in measurement and assessment*. Oxford ; New York : Oxford University Press.
- Marcon, E. 2015. "Mesures de la Biodiversité", 284.
- Martin, P. A., Newton, A. C. et Bullock, J. M. 2013. "Carbon pools recover more quickly than plant biodiversity in tropical secondary forests". *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences* 280 (1773) : 20132236.
- Meunier, Q., Moumbogou, C. et Doucet, J.-L. 2015. *Les arbres utiles du Gabon*. Gembloux, Belgium : Les Presses agronomiques de Gembloux.
- Montagnini, F. et Jordan, C. F. 2005. "Importance of tropical forests". Publisher : Springer, *Tropical Forest Ecology : The Basis for Conservation and Management*, 1-17.
- Morin-Rivat, J., Fayolle, A., Gillet, J.-F., Bourland, N., Gourlet-Fleury, S., Oslisly, R., Bremond, L., Bentaleb, I., Beeckman, H. et Doucet, J.-L. 2014. "New Evidence of Human Activities During the Holocene in the Lowland Forests of the Northern Congo Basin". Publisher : Cambridge University Press, *Radiocarbon* 56 (1) : 209-220. <https://doi.org/10.2458/56.16485>.
- Muggeo, V. M. 2017. "Interval estimation for the breakpoint in segmented regression : a smoothed score-based approach." *Australian New Zealand Journal of Statistics* 59 : 311-322.
- Ndamiyehe Ncutirakiza, J.-B., Lejeune, P., Gourlet-Fleury, S., Fayolle, A., Ndjéle Mianda-Bungi, L. et Ligot, G. 2020. "Quantifier les dimensions des houppiers à l'aide d'images aériennes à haute résolution pour estimer l'accroissement diamétrique des arbres dans les forêts d'Afrique centrale". *Bois for. trop.* 343 (27 mars 2020) : 67-81. <https://doi.org/10.19182/bft2020.343.a31848>.
- Norden, N., Chazdon, R. L., Chao, A., Jiang, Y.-H. et Vilchez-Alvarado, B. 2009. "Resilience of tropical rain forests : tree community reassembly in secondary forests". *Ecology Letters* 12 (5) : 385-394.
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlinn, D., Minchin, P. R. et al. 2020. *vegan : Community Ecology Package*. R package version 2.5-7.
- Oldeman, R. A. A. et Van Dijk, J. 1991. "Diagnosis of the temperament of tropical rain forest trees." In *Rain forest regeneration and management*, 21-65.
- Oldeman, R. A. 1974. "Ecotopes des arbres et gradients écologiques verticaux en forêt guyanaise". *La terre et la Vie*.

- Pan, Y., Birdsey, R. A., Fang, J., Houghton, R., Kauppi, P. E., Kurz, W. A., Phillips, O. L. et al. 2011. “A Large and Persistent Carbon Sink in the World’s Forests”. *Science* 333, n° 6045 (19 août 2011) : 988-993. <https://doi.org/10.1126/science.1201609>.
- Parmentier, I., Malhi, Y., Senterre, B., Whittaker, R. J., Alonso, A., Balinga, M. P. B., Bakayoko, A. et al. 2007. “The odd man out? Might climate explain the lower tree -diversity of African rain forests relative to Amazonian rain forests?” *Journal of Ecology* 95 (5) : 1058-1071. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2007.01273.x>.
- Pearson, K. 1901. “On lines and planes of closest fit to systems of points in space”. *The London, Edinburgh, and Dublin Philosophical Magazine and Journal of Science* 2, n° 11 (1^{er} novembre 1901) : 559-572. <https://doi.org/10.1080/14786440109462720>.
- Peña-Claros, M. 2003. “Changes in Forest Structure and Species Composition during Secondary Forest Succession in the Bolivian Amazon1”. *Biotropica* 35 (4) : 450-461. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2003.tb00602.x>.
- Picard, N. et Gourlet-Fleury, S. 2008. *Manuel de référence pour l’installation de dispositifs permanents en forêt de production dans le Bassin du Congo*. COMIFAC.
- Poorter, L., Bongers, F., Sterck, F. J. et Wöll, H. 2005. “Beyond the regeneration phase : differentiation of height–light trajectories among tropical tree species”. *Journal of Ecology* 93 (2) : 256-267. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2004.00956.x>.
- Poorter, L., Bongers, L. et Bongers, F. 2006. “Architecture of 54 moist-forest tree species : traits, trade-offs, and functional groups”. *Ecology* 87 (5) : 1289-1301.
- R Core Team. 2020. *R : A Language and Environment for Statistical Computing*. Vienna, Austria : R Foundation for Statistical Computing.
- Rejou-Mechain, M., Tanguy, A., Piponiot, C., Chave, J. et Herault, B. 2017. “BIOMASS : an R package for estimating above-ground biomass and its uncertainty in tropical forests” [en en], sous la direction de S. Goslee. *Methods in Ecology and Evolution* 8 (9). <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12753>.
- Réjou-Méchain, M., Mortier, F., Bastin, J.-F., Cornu, G., Barbier, N., Bayol, N., Bénédet, F. et al. 2021. “Unveiling African rainforest composition and vulnerability to global change”. *Nature* (21 avril 2021). <https://doi.org/10.1038/s41586-021-03483-6>.
- Richards, P. W. 1970. *The life of the jungle*. McGraw-Hill.
- Rozendaal, D. M. A., Bongers, F., Aide, T. M., Alvarez-Dávila, E., Ascarrunz, N., Balvanera, P., Becknell, J. M. et al. 2019. “Biodiversity recovery of Neotropical secondary forests”. *Sci. Adv.* 5, n° 3 (mars) : eaau3114. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aau3114>.
- Ryan, S. E. et Porth, L. S. 2007. “A tutorial on the piecewise regression approach applied to bedload transport data”, 46.

- Sheil, D., Salim, A., Chave, J., Vanclay, J. et Hawthorne, W. D. 2006. "Illumination-size relationships of 109 coexisting tropical forest tree species". *Journal of Ecology*, 494-507.
- Slik, J. W. F., Aiba, S.-I., Brearley, F. Q., Cannon, C. H., Forshed, O., Kitayama, K., Nagamasu, H., Nilus, R., Payne, J. et Paoli, G. 2010. "Environmental correlates of tree biomass, basal area, wood specific gravity and stem density gradients in Borneo's tropical forests". *Global ecology and biogeography* 19 (1) : 50-60.
- Slik, J. W. F., Poulsen, A. D., Ashton, P. S., Cannon, C. H., Eichhorn, K. a. O., Kartawinata, K., Lanniari, I. et al. 2003. "A floristic analysis of the lowland dipterocarp forests of Borneo". *Journal of Biogeography* 30 (10) : 1517-1531. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2003.00967.x>.
- Steege, H. ter, Pitman, N. C. A., Sabatier, D., Baraloto, C., Salomao, R. P., Guevara, J. E., Phillips, O. L. et al. 2013. "Hyperdominance in the Amazonian Tree Flora". *Science* 342, n° 6156 (18 octobre 2013) : 1243092-1243092. <https://doi.org/10.1126/science.1243092>.
- Sullivan, M. J. P., Lewis, S. L., Affum-Baffoe, K., Castilho, C., Costa, F., Sanchez, A. C., Ewango, C. E. N. et al. 2020. "Long-term thermal sensitivity of Earth's tropical forests". Publisher : American Association for the Advancement of Science Section : Report, *Science* 368, n° 6493 (22 mai 2020) : 869-874. <https://doi.org/10.1126/science.aaw7578>.
- Sullivan, M. J. P., Talbot, J., Lewis, S. L., Phillips, O. L., Qie, L., Begne, S. K., Chave, J. et al. 2017. "Diversity and carbon storage across the tropical forest biome". *Sci Rep* 7, n° 1 (17 janvier 2017) : 39102. <https://doi.org/10.1038/srep39102>.
- Swaine, M. et Whitmore, T. 1988. "On the definition of ecological species groups in tropical rain forests". *Vegetatio* 75 (1) : 81-86.
- Synnott, T. J. 1979. *A manual of permanent plot procedures for tropical rainforests*. Commonwealth Forestry Institute, University of Oxford.
- Thioulouse, J., Dray, S., Dufour, A.-B., Siberchicot, A., Jombart, T. et Pavoine, S. 2018. *Multivariate Analysis of Ecological Data with ade4*. Springer. <https://doi.org/10.1007/978-1-4939-8850-1>.
- Turner, I. M. 2001. *The ecology of trees in the tropical rain forest*. Cambridge University Press.
- Van Hoef, Y. 2019. "Installation d'un dispositif permanent de suivi de la dynamique forestière au Gabon".
- Vancutsem, C., Achard, F., Pekel, J.-F., Vieilledent, G., Carboni, S., Simonetti, D., Gallego, J., Aragao, L. E. et Nasi, R. 2021. "Long-term (1990–2019) monitoring of forest cover changes in the humid tropics". *Science Advances* 7 (10) : eabe1603. <https://doi.org/https://doi.org/10.1126/sciadv.abe1603>.

- Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I. et Garnier, E. 2007. "Let the concept of trait be functional!" *_eprint* : <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x>, *Oikos* 116 (5) : 882-892. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x>.
- Vleminckx, J., Morin-Rivat, J., Biwolé, A. B., Dainou, K., Gillet, J.-F., Doucet, J.-L., Drouet, T. et Hardy, O. J. 2014. "Soil Charcoal to Assess the Impacts of Past Human Disturbances on Tropical Forests". Publisher : Public Library of Science, *PLOS ONE* 9, n° 11 (12 novembre 2014) : e108121. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0108121>.
- Whitmore, T. C. 1978. "Gaps in the forest canopy." *Tropical trees as living systems*.
- Whittaker, R. H. 1972. "Evolution and Measurement of Species Diversity". *Taxon* 21 (2) : 213-251. <https://doi.org/10.2307/1218190>.
- Wickham, H. 2016. *ggplot2 : Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag New York.
- Zanne, A. E., Lopez-Gonzalez, G., Coomes, D. A., Ilic, J., Jansen, S., Lewis, S. L., Miller, R. B., Swenson, N. G., Wiemann, M. C. et Chave, J. 2009. *Global wood density database. Dryad Digital repository*. Recuperado de : <http://hdl.handle.net/10255/dryad>.

6 Annexes

6.1 Distances (km) entre les cinq sites d'étude

Tableau 10 – Distances (km) entre les cinq sites d'étude.

	Bambidie	Mokabi	Loundoungou	M'Baïki
Mokabi	600			
Loundoungou	550	86		
M'Baïki	729	131	189	
Yoko	1344	981	945	915

6.2 Espèces avec au minimum 150 observations indépendantes

Tableau 11 – Espèces avec au minimum 150 observations indépendantes.

Espèce	Famille	Tempérament	E juvénile	E adulte	n
<i>Baillonella toxisperma</i>	Sapotaceae	Héliophile non pionnière	1.336	1.819	478
<i>Carapa procera</i>	Meliaceae	Tolérante à l'ombrage	1.040	2.027	154
<i>Centroplocus glaucinus</i>	Centroplocaceae	Héliophile non pionnière	1.011	1.539	295
<i>Cleistanthus pierlotii</i>	Phyllanthaceae		1.292	2.123	278
<i>Corynanthe mayumbensis</i>	Rubiaceae		1.013	2.003	156
<i>Coula edulis</i>	Coulaceae	Tolérante à l'ombrage	1.034	1.111	174
<i>Cylicodiscus gabunensis</i>	Fabaceae	Héliophile non pionnière	1.401	2.113	2235
<i>Dacryodes buettneri</i>	Burseraceae	Héliophile non pionnière	1.136	1.992	202
<i>Dacryodes normandii</i>	Burseraceae		1.203	1.727	508
<i>Dialium pachyphyllum</i>	Fabaceae	Tolérante à l'ombrage	1.036	1.957	705
<i>Dialium tessmannii</i>	Fabaceae	Tolérante à l'ombrage	1.010	1.988	164
<i>Dichostemma glaucescens</i>	Euphorbiaceae	Tolérante à l'ombrage	1.052	1.993	449
<i>Diospyros canaliculata</i>	Ebenaceae	Tolérante à l'ombrage	1.016	1.345	171
<i>Distemonanthus benthamianus</i>	Fabaceae	Héliophile non pionnière	1.325	1.921	1117
<i>Entandrophragma angolense</i>	Meliaceae	Héliophile non pionnière	1.379	2.270	236
<i>Entandrophragma candollei</i>	Meliaceae	Héliophile non pionnière	1.224	2.085	510
<i>Entandrophragma cylindricum</i>	Meliaceae	Héliophile non pionnière	1.263	2.243	2743
<i>Entandrophragma utile</i>	Meliaceae	Héliophile non pionnière	1.586	2.456	375
<i>Erythrophleum ivorense</i>	Fabaceae	Héliophile non pionnière	1.503	2.133	2381
<i>Erythrophleum suaveolens</i>	Fabaceae	Héliophile non pionnière	1.375	1.837	325
<i>Eurypetalum batesii</i>	Fabaceae		1.018	1.378	420
<i>Greenwayodendron suaveolens</i>	Annonaceae	Tolérante à l'ombrage	1.129	2.007	2166
<i>Khaya anthotheca</i>	Meliaceae	Héliophile non pionnière	1.260	1.692	350
<i>Klaineanthus gaboniae</i>	Euphorbiaceae	Tolérante à l'ombrage	1.012	1.681	160
<i>Lophira alata</i>	Ochnaceae	Pionnière	1.343	2.111	443
<i>Lovoa trichilioides</i>	Meliaceae	Héliophile non pionnière	1.547	2.246	151
<i>Milicia excelsa</i>	Moraceae	Pionnière	1.327	2.104	203
<i>Neochevalierodendron stephanii</i>	Fabaceae		1.018	1.496	1358
<i>Peltophorum pterocarpum</i>	Fabaceae		1.258	1.883	182
<i>Pentaclethra eetveldeana</i>	Fabaceae	Héliophile non pionnière	1.162	1.904	163
<i>Pericopsis elata</i>	Fabaceae	Héliophile non pionnière	1.203	1.783	197
<i>Plagiostyles africana</i>	Euphorbiaceae	Tolérante à l'ombrage	1.087	1.400	243
<i>Pterocarpus soyauxii</i>	Fabaceae	Héliophile non pionnière	1.374	2.241	2669
<i>Santiria trimera</i>	Burseraceae	Tolérante à l'ombrage	1.035	1.615	1593
<i>Scorodophloeus zenkeri</i>	Fabaceae	Tolérante à l'ombrage	1.087	1.704	964
<i>Scyphocephalum mannii</i>	Myristicaceae	Héliophile non pionnière	1.346	1.828	389
<i>Strombosia pustulata</i>	Strombosiaceae	Tolérante à l'ombrage	1.077	2.127	220
<i>Tabernaemontana crassa</i>	Apocynaceae	Tolérante à l'ombrage	1.033	1.063	213
<i>Triplochiton scleroxylon</i>	Malvaceae	Pionnière	1.389	2.065	302

6.3 Espèces dominantes dans les sites (50% des individus)

Tableau 12 – Espèces dominantes dans les sites (50% des individus).

Bambidie	Mokabi	Loundoungou	M'Baiki	Yoko
<i>Santiria trimera</i> -13%	<i>Cleistanthus caudatus</i> -14%	<i>Dichostemma glaucescens</i> -6%	<i>Celtis zenkeri</i> -7%	<i>Scorodophloeus zenkeri</i> -6%
<i>Neochevalierodendron stephanii</i> -11%	<i>Garcinia punctata</i> -7%	<i>Diospyros bipindensis</i> -5%	<i>Staudtia kamerunensis var. gabonensis</i> -5%	<i>Cola griseiflora</i> -6%
<i>Scorodophloeus zenkeri</i> -6%	<i>Manilkara mabokeensis</i> -7%	<i>Cleistanthus caudatus</i> -4%	<i>Coelocaryon preussii</i> -4%	<i>Greenwayodendron suaveolens</i> -5%
<i>Dialium pachyphyllum</i> -6%	<i>Greenwayodendron suaveolens</i> -5%	<i>Gilbertiodendron dewevrei</i> -4%	<i>Garcinia punctata</i> -3%	<i>Aidia micrantha</i> -4%
<i>Eurypetalum batesii</i> -3%	<i>Pausinystalia macroceras</i> -4%	<i>Greenwayodendron suaveolens</i> -3%	<i>Dasylepis seretii</i> -3%	<i>Leplaea thompsonii</i> -3%
<i>Dichostemma glaucescens</i> -3%	<i>Staudtia kamerunensis var. gabonensis</i> -4%	<i>Staudtia kamerunensis var. gabonensis</i> -3%	<i>Carapa procera</i> -3%	<i>Grossera multinervis</i> -3%
<i>Scyphocephalum mannii</i> -3%	<i>Drypetes leonensis</i> -3%	<i>Manilkara mabokeensis</i> -3%	<i>Celtis tessmannii</i> -3%	<i>Petersianthus macrocarpus</i> -3%
<i>Centroplacus glaucinus</i> -2%	<i>Rinorea oblongifolia</i> -3%	<i>Diospyros iturensis</i> -3%	<i>Rinorea oblongifolia</i> -2%	<i>Panda oleosa</i> -3%
<i>Greenwayodendron suaveolens</i> -2%	<i>Pancovia laurentii</i> -2%	<i>Garcinia punctata</i> -3%	<i>Petersianthus macrocarpus</i> -2%	<i>Staudtia kamerunensis</i> -3%
<i>Plagiostyles africana</i> -2%	<i>Grossera macrantha</i> -2%	<i>Macaranga spinosa</i> -2%	<i>Pycnanthus angolensis</i> -2%	<i>Anonidium mannii</i> -3%
		<i>Carapa procera</i> -2%	<i>Diospyros iturensis</i> -2%	<i>Julbernardia seretii</i> -3%
		<i>Leplaea thompsonii</i> -2%	<i>Pancovia laurentii</i> -2%	<i>Drypetes likwa</i> -2%
		<i>Grossera macrantha</i> -2%	<i>Trilepisium madagascariense</i> -2%	<i>Diogoa zenkeri</i> -2%
		<i>Petersianthus macrocarpus</i> -2%	<i>Trichilia prieuriana</i> -2%	<i>Cynometra hankei</i> -2%
		<i>Pentaclethra macrophylla</i> -2%	<i>Eribroma oblongum</i> -2%	<i>Phyllocosmus africanus</i> -2%
		<i>Pancovia harmsiana</i> -2%	<i>Synsepalum stipulatum</i> -2%	
		<i>Rinorea oblongifolia</i> -2%	<i>Trichilia rubescens</i> -1%	
		<i>Strombosia pustulata</i> -2%	<i>Angylocalyx pynaertii</i> -1%	
		<i>Celtis mildbraedii</i> -1%	<i>Manilkara aubrevillei</i> -1%	
			<i>Musanga cecropioides</i> -1%	
			<i>Scottellia klaineana</i> -1%	

6.4 Espèces dominantes de la canopée (50% des individus)

Tableau 13 – Espèces dominantes de la canopée (50% des individus).

C-Bambidie	C-Mokabi	C-Loundoungou	C-M'Baïki	C-Yoko
<i>Scyphocephalum mannii</i> -15%	<i>Cleistanthus caudatus</i> -14%	<i>Gilbertiodendron dewevrei</i> -10%	<i>Celtis tessmannii</i> -8%	<i>Scorodophloeus zenkeri</i> -20%
<i>Scorodophloeus zenkeri</i> -7%	<i>Manilkara mabokeensis</i> -9%	<i>Petersianthus macrocarpus</i> -5%	<i>Celtis zenkeri</i> -6%	<i>Greenwayodendron suaveolens</i> -8%
<i>Santiria trimera</i> -6%	<i>Staudtia kamerunensis</i> var. <i>gabonensis</i> -8%	<i>Greenwayodendron suaveolens</i> -4%	<i>Trilepisium madagascariense</i> -6%	<i>Cynometra hankei</i> -7%
<i>Eurypetalum batesii</i> -4%	<i>Petersianthus macrocarpus</i> -4%	<i>Cleistanthus caudatus</i> -4%	<i>Petersianthus macrocarpus</i> -6%	<i>Anonidium mannii</i> -6%
<i>Dialium pachyphyllum</i> -3%	<i>Greenwayodendron suaveolens</i> -3%	<i>Manilkara mabokeensis</i> -4%	<i>Musanga cecropioides</i> -4%	<i>Julbernardia seretii</i> -4%
<i>Neochevalierodendron stephanii</i> -3%	<i>Ganophyllum giganteum</i> -3%	<i>Macaranga spinosa</i> -3%	<i>Triplochiton scleroxylon</i> -3%	<i>Petersianthus macrocarpus</i> -4%
<i>Pentaclethra eetveldeana</i> -3%	<i>Strombosiopsis tetrandra</i> -3%	<i>Staudtia kamerunensis</i> var. <i>gabonensis</i> -3%	<i>Terminalia superba</i> -3%	<i>Celtis mildbraedii</i> -4%
<i>Dacryodes buettneri</i> -3%	<i>Angylocalyx pynaertii</i> -2%	<i>Coelocaryon preussii</i> -2%	<i>Entandrophragma cylindricum</i> -3%	
<i>Coula edulis</i> -3%	<i>Anonidium mannii</i> -2%	<i>Strombosia pustulata</i> -2%	<i>Trichilia prieuriana</i> -2%	
<i>Plagiostyles africana</i> -3%	<i>Pycnanthus angolensis</i> -2%	<i>Celtis tessmannii</i> -2%	<i>Pycnanthus angolensis</i> -2%	
	<i>Prioria oxyphylla</i> -2%	<i>Pentaclethra macrophylla</i> -2%	<i>Ricinodendron heudelotii</i> -2%	
		<i>Strombosiopsis tetrandra</i> -2%	<i>Drypetes gossweileri</i> -2%	
		<i>Angylocalyx pynaertii</i> -2%	<i>Staudtia kamerunensis</i> var. <i>gabonensis</i> -2%	
		<i>Celtis mildbraedii</i> -2%	<i>Anonidium mannii</i> -1%	
		<i>Ganophyllum giganteum</i> -2%	<i>Manilkara aubrevillei</i> -1%	
		<i>Dialium pachyphyllum</i> -2%	<i>Strombosia grandifolia</i> -1%	

6.5 Espèces dominantes dans le sous-bois (50% des individus)

Tableau 14 – Espèces dominantes dans le sous-bois (50% des individus).

SB-Bambidie	SB-Mokabi	SB-Loundoungou	SB-M'Baïki	SB-Yoko
<i>Santiria trimera</i> -15%	<i>Cleistanthus caudatus</i> -14%	<i>Dichostemma glaucescens</i> -7%	<i>Celtis zenkeri</i> -7%	<i>Cola griseiflora</i> -7%
<i>Neochevalierodendron stephanii</i> -13%	<i>Garcinia punctata</i> -9%	<i>Diospyros bipindensis</i> -6%	<i>Staudtia kamerunensis var. gabonensis</i> -6%	<i>Aidia micrantha</i> -5%
<i>Dialium pachyphyllum</i> -6%	<i>Manilkara mabokeensis</i> -6%	<i>Cleistanthus caudatus</i> -5%	<i>Coelocaryon preussii</i> -4%	<i>Greenwayodendron suaveolens</i> -4%
<i>Scorodophloeus zenkeri</i> -6%	<i>Greenwayodendron suaveolens</i> -5%	<i>Diospyros iturensis</i> -3%	<i>Garcinia punctata</i> -3%	<i>Grossera multinervis</i> -4%
<i>Dichostemma glaucescens</i> -4%	<i>Pausinystalia macroceras</i> -5%	<i>Garcinia punctata</i> -3%	<i>Dasylepis seretii</i> -3%	<i>Leplaea thompsonii</i> -4%
<i>Eurypetalum batesii</i> -3%	<i>Drypetes leonensis</i> -3%	<i>Greenwayodendron suaveolens</i> -3%	<i>Carapa procera</i> -3%	<i>Staudtia kamerunensis</i> -4%
<i>Centroplacus glaucinus</i> -3%	<i>Rinorea oblongifolia</i> -3%	<i>Staudtia kamerunensis var. gabonensis</i> -3%	<i>Rinorea oblongifolia</i> -3%	<i>Scorodophloeus zenkeri</i> -3%
<i>Greenwayodendron suaveolens</i> -2%	<i>Grossera macrantha</i> -3%	<i>Carapa procera</i> -3%	<i>Diospyros iturensis</i> -2%	<i>Petersianthus macrocarpus</i> -3%
	<i>Pancovia laurentii</i> -3%	<i>Gilbertiodendron dewevrei</i> -3%	<i>Pycnanthus angolensis</i> -2%	<i>Panda oleosa</i> -3%
		<i>Manilkara mabokeensis</i> -3%	<i>Pancovia laurentii</i> -2%	<i>Drypetes likwa</i> -3%
		<i>Macaranga spinosa</i> -2%	<i>Trichilia rubescens</i> -2%	<i>Diogoia zenkeri</i> -3%
		<i>Grossera macrantha</i> -2%	<i>Eribroma oblongum</i> -2%	<i>Julbernardia seretii</i> -2%
		<i>Leplaea thompsonii</i> -2%	<i>Synsepalum stipulatum</i> -2%	<i>Anonidium mannii</i> -2%
		<i>Pancovia harmsiana</i> -2%	<i>Celtis tessmannii</i> -2%	<i>Pycnanthus angolensis</i> -2%
		<i>Rinorea oblongifolia</i> -2%	<i>Trichilia prieuriana</i> -2%	<i>Pancovia harmsiana</i> -2%
		<i>Quassia silvestris</i> -2%	<i>Petersianthus macrocarpus</i> -2%	
		<i>Pentaclethra macrophylla</i> -2%	<i>Angylocalyx pynaertii</i> -1%	
			<i>Manilkara aubrevillei</i> -1%	
			<i>Scottellia klaineana</i> -1%	
			<i>Trilepisium madagascariense</i> -1%	

6.6 Nombres et pourcentages d'arbres tolérants à l'ombrage, héliophiles non pionniers, pionniers, et qui n'ont pas l'information disponible par site et strate

Tableau 15 – Nombres et pourcentages d'arbres tolérants à l'ombrage, héliophiles non pionniers, pionniers, et qui n'ont pas l'information disponible par site et strate.

	Tolérante à l'ombrage	Héliophile non pionnière	Pionnière	Non défini
Bambidie				
Sous-bois	5413 (55%)	1190 (12%)	129 (1%)	3136 (32%)
Canopée	930 (39%)	904 (38%)	117 (5%)	421 (18%)
Mokabi				
Sous-bois	8237 (64%)	833 (6%)	257 (2%)	3547 (28%)
Canopée	1346 (51%)	591 (23%)	157 (6%)	525 (20%)
Loundougou				
Sous-bois	6399 (63%)	1495 (15%)	572 (6%)	1714 (17%)
Canopée	1245 (51%)	616 (25%)	259 (11%)	301 (12%)
M'Baïki				
Sous-bois	3396 (55%)	1536 (25%)	306 (5%)	954 (15%)
Canopée	338 (33%)	410 (41%)	186 (18%)	78 (8%)
Yoko				
Sous-bois	4514 (65%)	918 (13%)	159 (2%)	1311 (19%)
Canopée	1021 (67%)	257 (17%)	86 (6%)	157 (10%)

6.7 Principales familles et espèces indicatrices des types de forêts des parcelles permanentes du réseau DYNAFAC selon l'article de Réjou-Méchain et al. (2021)

Tableau 16 – Principales familles et espèces indicatrices des types de forêts des parcelles permanentes du réseau DYNAFAC selon l'article de Réjou-Méchain et al. (2021).

Bambidie	Mokabi	Loundoungou	M'Baïki	Yoko
Type de forêt				
Sempervirentes mixtes	Sempervirentes à semi-décidues sur grès	Semi-décidues	Semi-décidues marge nord	Semi-décidues à sempervirentes
Principales familles				
Fabaceae (30%)	Fabaceae (15%)	Fabaceae (20%)	Malvaceae (16%)	Fabaceae (22%)
Olacaceae (10%)	Sapotaceae (15%)	Annonaceae (10%)	Fabaceae (13%)	Annonaceae (10%)
Myristicaceae (8%)	Annonaceae (9%)	Malvaceae (8%)	Cannabaceae (11%)	Olacaceae (8%)
Espèces indicatrices				
<i>Diogoa zenkeri</i>	<i>Manilkara spp.</i>	<i>Pericopsis elata</i>	<i>Aubrevillea kerstingii</i>	<i>Uapaca spp.</i>
<i>Elaeis guineensis</i>	<i>Oldfieldia africana</i>	<i>Fernandoa adolfi friderici</i>	<i>Holoptelea grandis</i>	<i>Musanga cecropioides</i>
<i>Cryptosepalum spp.</i>	<i>Balanites wilsoniana</i>	<i>Dasylepis seretii</i>	<i>Mansonia altissima</i>	<i>Annickia spp.</i>
<i>Bikinia spp.</i>	<i>Austranella congolensis</i>	<i>Desplatsia spp.</i>	<i>Trilepisium madagascariense</i>	<i>Croton spp.</i>
<i>Ochthocosmus spp.</i>	<i>Synsepalum spp.</i>	<i>Entandrophragma cylindricum</i>	<i>Morus mesozygia</i>	<i>Pseudospondias spp.</i>