

Structure et stock de biomasse d'une forêt claire de type miombo du Haut-Katanga, en République Démocratique du Congo

Auteur : Jacques, Pierre

Promoteur(s) : Fayolle, Adeline

Faculté : Gembloux Agro-Bio Tech (GxABT)

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

Année académique : 2018-2019

URI/URL : <http://hdl.handle.net/2268.2/8158>

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.

Structure et stock de biomasse d'une forêt claire de type miombo du Haut-Katanga, en République Démocratique du Congo

PIERRE JACQUES

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

ANNÉE ACADÉMIQUE 2018-2019

CO-PROMOTEUR : ADELINE FAYOLLE
CO-PROMOTEUR : THOMAS DROUET (ULB)

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.

Structure et stock de biomasse d'une forêt claire de type miombo du Haut-Katanga, en République Démocratique du Congo

PIERRE JACQUES

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

ANNÉE ACADÉMIQUE 2018-2019

CO-PROMOTEUR : ADELINE FAYOLLE
CO-PROMOTEUR : THOMAS DROUET (ULB)

Remerciements

Tout d'abord, j'aimerais adresser mes remerciements à ma promotrice, Dr Adeline Fayolle, pour son encadrement, sa disponibilité et le temps qu'elle a pris pour répondre à mes nombreuses questions.

Ensuite, je remercie mon deuxième encadrant, Prof. Thomas Drouet, pour les conseils et les remarques constructives qu'il m'a apporté tout au long de ces six derniers mois.

Un grand merci à l'Université de Lubumbashi (UNILU), en particulier au Prof. Jonathan Muledi et à Monsieur Maurice Nsele, pour avoir organisé notre séjour à Lubumbashi et pour nous avoir si bien accueillis.

Je remercie le personnel du sanctuaire de Mikembo ainsi que le propriétaire, Monsieur Michel Anastassiou, pour leur accueil chaleureux. Notre séjour dans le sanctuaire fut très agréable et j'espère que ce travail de fin d'étude parviendra à vos mains.

Évidemment, je tiens à remercier mon collègue, futur Ir. Quentin Thibaut, pour m'avoir aidé à effectuer toutes mes mesures de terrain et pour m'avoir supporté durant ces cinq semaines.

Je remercie aussi mes correcteurs : Catherine et François. Malheureusement, vous n'avez pas pu corriger l'orthographe de la partie "Remerciements"... J'espère que cela ne se verra pas trop!

En dehors du TFE, je remercie mes parents pour leurs soutiens moral et financier sans lesquels il aurait été impossible d'envisager cinq années d'étude à Gembloux.

Je tiens aussi à dire merci aux étudiants les plus aigris de la faculté qui ont toujours su mettre du sable là où la bonne humeur était trop au beau fixe.

J'aimerais remercier l'Association Générale des Étudiants de Gembloux pour tous les bons moments qu'elle m'a permis de passer à l'intérieur et à l'extérieur des vieux murs de Gembloux, durant les journées ou durant les heures tardives de la semaine. Merci aux comités restreint et élargi 2018 (sauf le Bar) pour avoir suivi ma voix durant toute l'année! Ce merci s'adresse particulièrement à la Grande Equipe de "La Bière de l'Abbaye de Gembloux" qui a toujours su mettre de la voix au moment où il fallait se faire entendre et qui a toujours su mettre les fûts là où il fallait en mettre. Ce doux breuvage ne périra pas!

Enfin, mes derniers remerciements vont à l'équipe des sept idiots que j'ai dû présider durant ces trois dernières années et que je devrais probablement encore recadrer dans les années à venir. Mais je n'ai aucun regret, car c'est nous qui le voulons!

Résumé

Estimer la biomasse et suivre son évolution dans les différents écosystèmes mondiaux est un défi important à l'échelle globale, notamment pour orienter les décisions politiques dans la gestion de ces milieux accumulant le carbone dans leur biomasse. Cependant, les stocks de biomasse dans la forêt claire de type "miombo" ainsi que les facteurs qui les influencent sont encore mal quantifiés malgré l'étendue conséquente de cette écorégion en Afrique. Ce travail de fin d'étude se penche sur l'analyse de la structure d'un dispositif d'inventaire permanent de 10 ha dans une forêt claire de type "miombo" et tente de discerner les facteurs structuraux, architecturaux, de composition et de diversité influençant la biomasse. La classification du miombo en tant que "savane" ou "forêt" est aussi discutée tout au long de cette étude.

Les mesures dendrométriques ont été effectuées dans le sanctuaire de Mikembo, à 30 km au nord-est de Lubumbashi, en République Démocratique du Congo (11°28'57" - 11°29'5" S, 27°40'12" - 27°40'28" E; 1200 m d'altitude).

Des comparaisons avec d'autres sites d'étude, des comparaisons entre les différentes parcelles du dispositif et des comparaisons entre les différentes espèces dominantes du dispositif sont effectuées en combinant des données d'inventaire, des allométries espèce-spécifiques et site-spécifiques ainsi que des données bibliographiques.

Le dispositif de 10 ha présente une grande densité de biomasse (154,2 tonnes par hectare) par rapport à d'autres estimations en forêt claire de type "miombo". La présence de *Marquesia macroura*, typique du miombo humide et capable d'atteindre un large diamètre de tronc, est en grande partie responsable de la haute valeur de biomasse sur ce site, malgré l'abondance de *Julbernardia paniculata*. Les hauteurs et les diamètres de houppier des arbres de Mikembo atteignent des valeurs supérieures à la moyenne des savanes africaines. L'hypothèse est que le dispositif était autrefois une forêt dense sèche de type "muhulu" qui a été dégradée par les feux et les coupes pour le charbon de bois et qui se régénère depuis l'instauration de sa protection. La comparaison entre les parcelles du site montre un excellent potentiel d'estimation de la biomasse aérienne par la surface terrière et par les attributs architecturaux pondérés par la surface terrière, ces derniers étant mesurables par télédétection. La comparaison entre les espèces dominantes du site montre une architecture particulière par rapport à d'autres études qui ont utilisé une méthode similaire en forêt dense humide; la taille du houppier à l'âge juvénile ne semble pas montrer de différence entre les espèces dominant la canopée et les espèces de sous-bois.

Le travail de fin d'étude donne une direction vers laquelle pourraient se tourner les futurs travaux d'estimation de la biomasse dans le miombo. Le dispositif étudié est assez particulier par rapport à d'autres sites étudiés dans le miombo, avec une plus grande valeur de biomasse aérienne et des arbres plus hauts. Les capacités de stockage de carbone du miombo humide pourraient être augmentées au niveau régional en cas de protection accrue contre le feu.

Abstract

Estimating biomass and monitoring its evolution in the world's different ecosystems is an important challenge at the global level, particularly to guide political decisions in the management of these environments accumulating carbon in their biomass. However, biomass stocks in "miombo" woodlands and factors that influence them are still poorly quantified despite the large size of this ecoregion in Africa. This master thesis focuses on the analysis of the structure of a 10-ha permanent inventory system in a "miombo" woodland and attempts to identify the structural, architectural, compositional and diversity factors influencing biomass. The classification of miombo as a "savanna" or as a "forest" is also discussed throughout this study.

Dendrometric measurements were carried out in the Mikembo sanctuary, 30 km northeast of Lubumbashi, Democratic Republic of Congo (11°28'57" - 11°29'5" S, 27°40'12" - 27°40'28" E; 1200 m altitude).

Comparisons with other study sites, comparisons between different site plots and comparisons between the different dominant species into the site are made by combining inventory data, species-specific and site-specific allometries and bibliographic data.

The 10-ha inventory system has a high biomass density (154,2 tons per hectare) compared to other estimates in "miombo" woodlands. The presence of *Marquesia macroura*, typical of wet miombo and capable of reaching a large trunk diameter, is largely responsible for the high biomass value at this site, despite the abundance of *Julbernardia paniculata*. The heights and crown diameters of Mikembo trees are higher than the average for African savannas. The hypothesis is that the site was once a "muhulu" dry forest that was degraded by fires and charcoal harvesting and has been regenerating since its protection was enforced. Comparison between the site plots shows excellent potential for estimating above-ground biomass by basal area and basal area weighted architectural attributes, which are measurable by remote sensing methods. Comparison between dominant species of the site shows a particular architecture compared to other studies that have used a similar method in rainforest; the crown size in juvenile age does not seem to show any difference between canopy dominant species and undergrowth species.

The master thesis provides a direction towards which future work could be carried out to estimate biomass in miombo. The studied site is rather particular compared to other sites studied in miombo, with a higher value of above-ground biomass and taller trees. Wet miombo carbon storage capacities could be increased regionally in the event of increased fire protection.

Table des matières

1	Introduction	1
1.1	Les forêts claires au sein de la végétation tropicale africaine	1
1.2	Les savanes et les forêts sèches d’Afrique	2
1.3	Déforestation et dégradation	4
1.4	La biomasse et les relations allométriques	6
1.4.1	À l’échelle globale	6
1.4.2	À l’échelle du site	6
1.4.3	À l’échelle des espèces	7
1.5	Problématiques et objectifs	8
2	Matériel et méthodes	8
2.1	Le sanctuaire de Mikembo	8
2.2	Sélection des espèces et des arbres	10
2.3	Mesures dendrométriques	11
2.4	Estimation de la hauteur et de la dimension du houppier	12
2.5	Estimation de la biomasse aérienne	12
2.6	Attributs à l’échelle de la sous-parcelle/placette	13
2.7	Traits architecturaux	13
2.8	Analyse des données	15
2.8.1	Sites	15
2.8.2	Sous-parcelles/placettes	15
2.8.3	Espèces	16
3	Résultats	17
3.1	Résumé des attributs du peuplement de Mikembo	17
3.1.1	Structure	17
3.1.2	Diversité	19
3.1.3	Architecture	20
3.2	Influence des paramètres sur le stock d’AGB	21
3.3	Variations allométriques interspécifiques	23
4	Discussion	25
4.1	État de la forêt claire de Mikembo	25
4.2	Estimation de la biomasse dans le miombo humide	30
4.3	L’allométrie des espèces à Mikembo	32
5	Conclusion et perspectives	34
6	Bibliographie	35
A	Annexes	44
A.1	Annexe A	44
A.2	Annexe B	45
A.3	Annexe C	45
A.4	Annexe D	46
A.5	Annexe E	47
A.6	Annexe F	48

1 Introduction

1.1 Les forêts claires au sein de la végétation tropicale africaine

Les écosystèmes subissant annuellement une saison sèche - caractérisés par une canopée assez ouverte et un couvert continu en graminées - représentent la végétation dominante sur le continent africain et couvrent la moitié de l'Afrique subsaharienne. Cependant, l'attention a été très peu portée sur ces écosystèmes plus secs, tels que les savanes ou les forêts sèches, comparés aux emblématiques forêts denses humides (Pennington *et al.*, 2018). La très forte diversité spécifique de ces forêts denses, la grande quantité de carbone qu'elles peuvent stocker et leur incontestable rôle dans la régulation du climat en sont notamment responsables. Pourtant, un autre type de végétation occupe de vastes surfaces et héberge de nombreuses populations humaines dans les régions Soudano-zambéziennes entourant ces forêts tropicales humides : les forêts claires (White, 1986). Ce terme se rapproche du terme "woodland" utilisé en anglais pour caractériser ces formations forestières qui - parce qu'elles sont soumises à des feux récurrents - sont associées au biome savane (Ratnam *et al.*, 2011). Elles s'étendent sur plus de 4,1 millions de km² sur le continent africain (Mayaux *et al.*, 2004) : presque deux fois la surface occupée par les forêts denses.

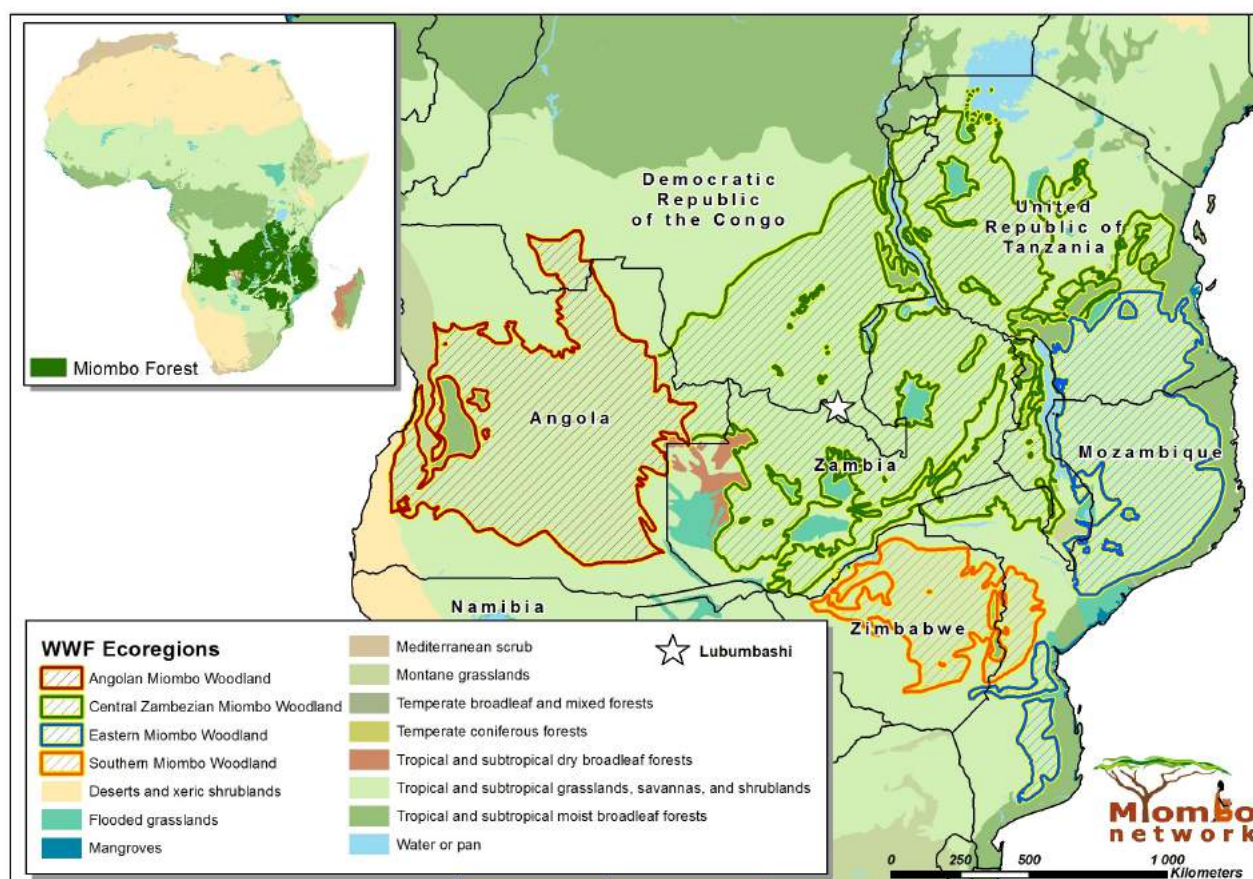


FIGURE 1 – La forêt claire de type "miombo" en Afrique et la ville de Lubumbashi en République Démocratique du Congo. Tiré de "Miombo Network".

Les forêts claires de type "miombo" sont des zones boisées caducifoliées dominées par les genres *Brachystegia*, *Julbernardia* et/ou *Isoberlinia* de la sous-famille des Detarioideae (Fabaceae). Le miombo est caractérisé par une structure uniforme sur de larges régions avec un couvert continu de graminées. Sa structure est très influencée par des feux d'origine anthropique. Le miombo apparaît généralement sur des sols géologiquement vieux et pauvres en nutriments (Campbell, 1996). Cette pauvreté en nutriments est probablement causée par le passage fréquent du feu causant une diminution de la teneur en matière organique dans le sol (Malaisse-Mousset, 1974).

Le miombo s'étend sur une vaste partie du centre d'endémisme zambézien (White, 1986). C'est le couvert végétal dominant en Afrique australe (Campbell, 1996) couvrant 2,4 millions de km² (Deweese *et al.*, 2010). Le miombo compte à lui seul environ 8 500 espèces de plantes supérieures et 300 espèces d'arbres (Mittermeier *et al.*, 2003). Il présente aussi une grande valeur sociale de par les 150 millions de personnes qui dépendent de ses ressources en nourriture, en bois ou encore en médecine traditionnelle (Ryan *et al.*, 2016).

1.2 Les savanes et les forêts sèches d'Afrique

Le miombo a été considéré comme une savane (Huntley, 1982; Frost *et al.*, 1986), comme une forêt claire (White, 1986) et comme une forêt (Freson *et al.*, 1974; Malaisse, 1978). Beaucoup de références continuent à considérer le miombo comme une savane malgré le fait que cette appellation est parfois déclarée comme beaucoup trop hétérogène et devrait être subdivisée par des paramètres structuraux (Descoings, 1978). C'est la raison pour laquelle, dans l'ouvrage "La végétation de l'Afrique" (White, 1986), le terme "savane" n'est utilisé que dans un sens général dans certains paysages tropicaux où se remarquent aussi bien les arbres que les graminées. Le terme "savane" est pourtant encore utilisé dans la littérature pour décrire des formations végétales plus ou moins ouvertes avec un couvert continu de graminées ayant une propension à brûler (Dexter *et al.*, 2015). Ce type de végétation peut se retrouver dans une vaste gamme de conditions environnementales (Lehmann *et al.*, 2011; Lehmann *et al.*, 2014), ce qui explique l'hétérogénéité de la végétation dans ce biome.

Même si les conditions de précipitations et la physionomie semblent ne pas être dissemblables entre la savane et la forêt tropicale saisonnière sèche africaine (Dexter *et al.*, 2015; Pennington *et al.*, 2018), la propension à brûler justifierait une séparation claire entre les deux formations et expliquerait alors pourquoi on aurait tendance à placer le miombo dans les savanes même si sa structure et les conditions climatiques où il prospère font penser aux caractéristiques d'une forêt. En effet, leur canopée allant de 10 à 20 mètres de haut, les précipitations annuelles comprises entre 650 et 1 400 mm par an, les températures annuelles moyennes variant entre 18 et 23,1 °C, la durée de leur saison sèche allant de 6 à 7 mois ainsi que les études de biomasse menées par Emmanuel Chidumayo (Campbell, 1996) ou encore par Casey Ryan (Ryan *et al.*, 2011) montrent une forte concordance avec les paramètres caractéristiques des forêts sèches tropicales (Pan *et al.*, 2013).

Définir la limite entre une forêt sèche et une savane est un débat assez controversé, en particulier lorsque l'on parle du miombo. Chidumayo et Gumbo (2010) considèrent les "dry forests" comme étant les grandes forêts à canopée fermée, saisonnières ou à feuilles caducifoliées, séparant les forêts denses humides des "woodlands" mésiques de part et d'autre de l'équateur. Le biome "savane" de Olson (2001) serait alors partagé par les savanes proprement dites, les "woodlands" et les "dry forests" qui se répartiraient selon des variables environnementales. Il faut cependant rester prudent avec ces définitions car des études sur la floristique africaine ont montré une composition spécifique particulière d'une flore aride typique des milieux plus limités en précipitation et avec une meilleure fertilité du sol dans le centre d'endémisme Somali-Masai (Linder, 2014). Une étude dans les néotropiques (Schrire *et al.*, 2005) a classé les formations sèches riches en cactus dans un biome "succulent". Celles-ci étant considérées comme semblables aux formations sèches de ce centre Somali-Masai (Dexter *et al.*, 2015; Dexter *et al.*, 2018). Cela pourrait laisser croire à l'existence d'un biome "dry forest" au niveau de la "corne de l'Afrique" comme proposé par Pennington *et al.* (2018) (Figure 2a). Contrairement à ce que l'on pourrait penser, cette forêt sèche ne se trouverait pas dans le gradient forêt humide - savane car aucune forme de végétation du même type que cette formation succulente n'a encore été trouvée sur des sols plus humides du "biome savane". Donc, en Afrique et d'après les connaissances actuelles, rien ne prouve l'existence d'un tel gradient puisque les "dry forests" de la corne d'Afrique sont complètement séparées géographiquement des forêts humides (Schrire *et al.*, 2005; Linder, 2014; Dexter *et al.*, 2018).

Il existe pourtant des types de formations végétales arborées dans le biome savane qui ne brûlent pas; la forêt galerie de type "mushitu" ou encore la forêt dense sèche de type "muhulu". Elles seraient un vestige de la ceinture équatoriale qui aurait laissé des massifs de forêts denses sèches parmi la matrice de forêts claires et de savanes boisées au sud de la République Démocratique du Congo (Schmitz, 1971). Muledi (2016) avait d'ailleurs émis l'hypothèse que la forêt claire du dispositif de Mikembo aurait été anciennement un muhulu au vu de l'abondance de *Marquesia macroura*, une espèce qui s'installe après la destruction du muhulu. La forêt claire de type "miombo" ne serait alors qu'une étape dans le gradient forêt dense humide - savane. Ces forêts claires se rapprochent structurellement et fonctionnellement d'une savane à cause des pressions anthropiques, notamment le feu (White, 1986; Ratnam *et al.*, 2011).

Olson (2001) a nommé un de ces 14 biomes "savanna-grassland", biome dans lequel des formations végétales très hétérogènes (Fayolle *et al.*, 2019) telles que les forêts claires de types "miombo", "mopane" ou encore "baikiaeae" sont reprises en tant qu'écorégions. Dans cette même référence, le biome englobe aussi les savanes des différents continents; mais la modélisation des savanes en une entité cohésive s'est déjà montrée très peu défendable (Dexter *et al.*, 2015). Pour cette raison, la délimitation des biomes basée sur des différences de structure et de fonction de la végétation pourrait être une meilleure option (Moncrieff *et al.*, 2016). La carte mondiale des biomes de Higgins *et al.* (2016) est basée sur trois indices : la hauteur de végétation, un indice de productivité végétale et si le minimum d'activité de la végétation se situe dans la saison la plus sèche ou la plus froide de l'année. Cette étude a utilisé des données de télédétection et place le miombo dans un biome avec une végétation haute, productive et limitée par la saison sèche (Figure 2b) qui le démarque bien des formations végétales de l'Afrique australe. Cette méthode de délimitation semble être un bon point de départ pour des études sur la structure et le fonctionnement qui permettront de mieux préciser où se trouve le miombo par rapport aux forêts sèches et aux savanes proprement dites.

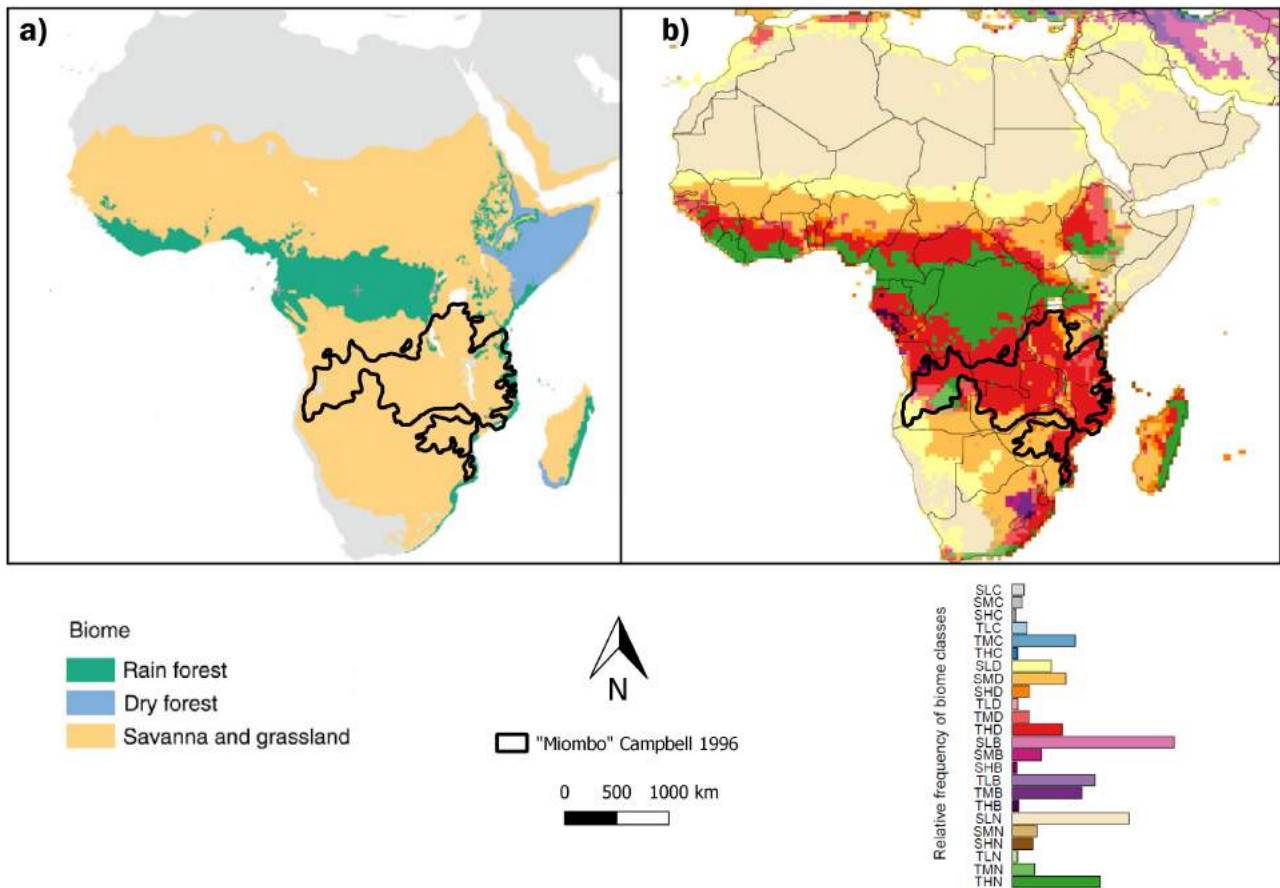


FIGURE 2 – (a) Biomes selon Olson (2001) mais reclassifiés en "Forêts humides", "Savanes" et "Forêts sèches". Tiré de Pennington *et al.*, 2018. (b) Biomes du monde centrés sur l'Afrique tels que définis par la hauteur de végétation, un indice de productivité végétale et comment l'activité végétale est limitée par la température et l'humidité du sol. Le nom de chaque biome correspond à 3 lettres : (1) haute "T"/basse "S" végétation, (2) IPV faible "L"/moyen "M"/élevé "H", (3) Froid "C"/Sec "D"/Froid et sec "B"/ Non saisonnier "N". Tiré de Higgins *et al.*, 2016.

1.3 Déforestation et dégradation

D'un point de vue plus global, les pertes de carbone causées par la déforestation et la dégradation dans les "woodlands" d'Afrique ont été potentiellement sous-estimées jusqu'à récemment. McNicol *et al.* (2018) ont estimé une perte de carbone de 0,038 Pg par an entre 2007 et 2010, c'est-à-dire cinq fois supérieure aux anciennes estimations. Cependant, il a aussi été observé une forte régénération de biomasse qui contrebalance les pertes ; les agents perturbateurs des forêts claires de type "miombo" et "mopane" ont chuté en fréquence dans les zones rurales éloignées à cause de l'exode rural qui a écarté les populations de ces zones (McNicol *et al.*, 2018). Les sites de régénération du miombo sont importants à conserver car, après abattage, la souche va rejeter et les racines vont rester en place. Cela va permettre au système de conserver une partie de la biomasse. En plus, un site exploité qui se régénère permet d'accumuler de la biomasse beaucoup plus rapidement qu'en essayant de semer des graines sur des sites déforestés. Les plantules de *Brachystegia* et de *Julbernardia* prennent beaucoup de temps à pousser ; elles peuvent prendre jusqu'à deux décennies avant d'atteindre le stade de jeune arbre (Timberlake et Chidumayo, 2001). Le maintien des stocks de carbone devrait donc être tourné en priorité vers ces terres perturbées mais pas encore transformées (McNicol *et al.*, 2015).

Cependant, une étude récente qui a utilisé un processus de photo-interprétation laisse croire à une future perte des surfaces pour la replantation d'arbres dans les milieux tropicaux à cause de l'extension des surfaces agricoles et urbaines (Bastin *et al.*, 2019). Cela signifie que, dans les années à venir, il ne sera probablement plus possible de restaurer la forêt claire de type "miombo" à certains endroits où elle prospérait auparavant. Cette constatation est témoin du besoin urgent de restaurer ces sites dégradés par la pression anthropique.

L'estimation de la dynamique des stocks de carbone et de biomasse (AGB, pour "above ground biomass") dans le miombo s'avère donc importante dans la démarche de réduire les émissions dues à la déforestation et à la dégradation guidée par le cadre REDD+. Ce dernier a été adopté pendant la COP21 de Paris en 2015 et vise à fournir un cadre international pour les paiements des stocks de carbone et la préservation des forêts. L'objectif étant de rémunérer les pays par tonne d'émission de carbone évitée. Malheureusement, ce cadre rencontre beaucoup de problèmes pour être lancé, notamment à cause du rendement compétitif d'autres utilisations du sol (Abernethy *et al.*, 2016). De plus, l'estimation de la biomasse présente un enjeu majeur pour orienter les futures décisions politiques relatives à la gestion de ces milieux stockant le carbone.

La ville de Lubumbashi - autrefois couverte par la forêt claire de type "miombo" et parsemée de taches de forêts denses sèches de type "muhulu" ainsi que de forêts galeries de type "mushitu" - a perdu 80 % de ses surfaces forestières depuis le début du 20ème siècle (Malaisse, 1997). Cette déforestation est principalement la conséquence du développement agricole, de la production de charbon de bois, de l'expansion de la ville et des activités minières (Sikuzani *et al.*, 2017). Lubumbashi est la deuxième plus grande ville de la République Démocratique du Congo. C'est une ville en plein essor qui a vu sa population passer de 100 000 habitants à plus de 1,5 million en 50 ans (Munyemba, 2010). Cette pression démographique combinée à un manque d'infrastructure et à un grave état de crise a causé une forte pression pour la production de charbon de bois, pour l'agriculture et pour les activités minières dans le miombo entourant la ville (Figure 3). Malgré la forte régénération de biomasse dont le miombo est capable, une expansion démographique encore plus conséquente est attendue et devrait amplifier la pression sur ces milieux (Chidumayo et Gumbo, 2013).

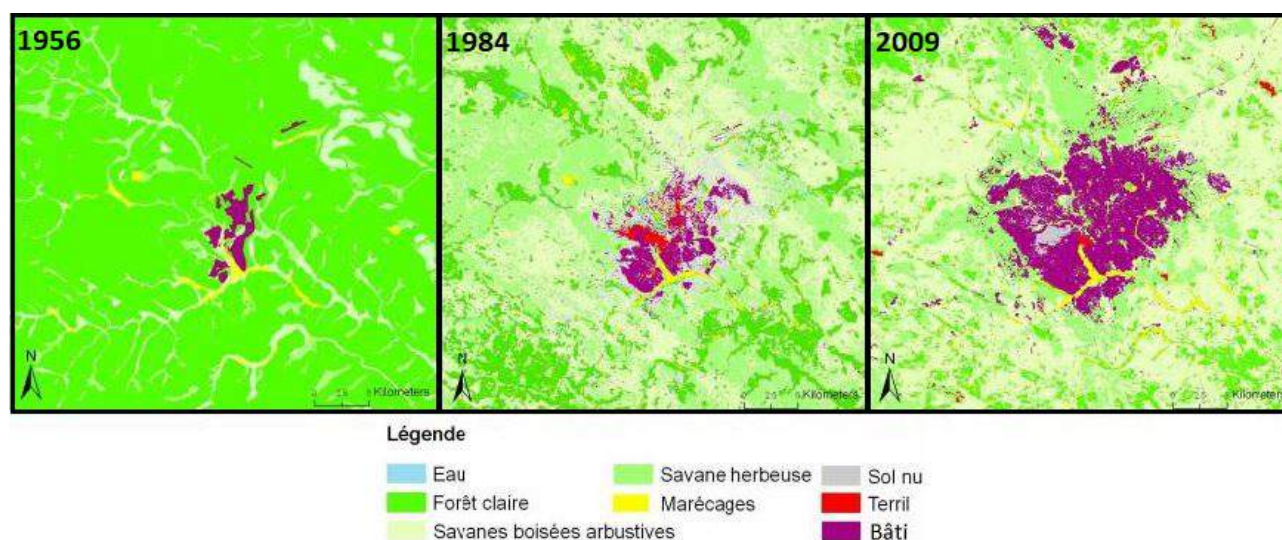


FIGURE 3 – Évolution de l'occupation du sol autour de la ville de Lubumbashi entre 1956 et 2009. Tiré de Munyemba (2010).

1.4 La biomasse et les relations allométriques

1.4.1 À l'échelle globale

Le terme AGB désigne la quantité de biomasse par unité de surface et au-dessus du sol. Les chercheurs quantifient l'AGB des arbres et sa variation dans le but de mieux comprendre comment les forêts stockent le carbone, en sachant que l'AGB constitue la plus grande partie de la biomasse en forêt tropicale (Eggleston *et al.*, 2006). Les racines représentent environ 20 % de la biomasse totale dans le miombo (Malimbwi *et al.*, 1994). Malgré l'importante échelle du miombo, ses stocks de biomasse et sa diversité spécifique sont encore mal quantifiés (Platts *et al.*, 2010; Halperin *et al.*, 2016; Ryan *et al.*, 2016; Shirima *et al.*, 2011; Jew *et al.*, 2016). Cela entraîne beaucoup de questions qui restent sans réponse, notamment celles relatives à la répartition des stocks de carbone et leur lien avec la structure de la végétation (McNicol *et al.*, 2018).

Pour estimer l'AGB à l'échelle de l'arbre, des relations allométriques pantropicales avec des variables facilement mesurables sur les arbres ont été utilisées (Brown *et al.*, 1989; Chave *et al.*, 2005; Chave *et al.*, 2014). L'allométrie décrit comment la morphologie et la performance des plantes varient avec la taille (Niklas, 1994). Les relations allométriques présentent une grande capacité prédictive pour estimer la biomasse des forêts à partir de données d'inventaire. Le principe est d'utiliser une équation allométrique avec les paramètres $\rho D^2 H$. La hauteur (H) et le diamètre au carré (D^2) permettent d'estimer le volume tandis que la densité du bois (ρ) différencie les espèces et convertit le volume en masse. Ensuite, il faut additionner les valeurs pour avoir une estimation de la biomasse aérienne à l'échelle du peuplement (Chave *et al.*, 2004). Les attributs de structure mesurés par télédétection - grâce à la technologie LiDAR ou à l'aide des données satellitaires ou encore avec le vol drone - peuvent ensuite être liés à cette biomasse aérienne estimée afin de pouvoir estimer une biomasse à plus grande échelle par télédétection (Clark et Kellner, 2012) (Figure 4). Pour bien prédire la biomasse, il est nécessaire de disposer de la hauteur des arbres (Feldpausch *et al.*, 2011) généralement estimée par un sous-modèle de hauteur site-spécifique (Chave *et al.*, 2014). Disposer de telles relations allométriques est important pour prédire la biomasse et/ou la structure des peuplements à partir de données satellites, notamment la taille des houppiers qui s'avère être une information complémentaire importante pour les plus gros arbres (Jucker *et al.*, 2017).

1.4.2 À l'échelle du site

Dans les forêts d'Afrique centrale, plusieurs études ont montré que la surface terrière était un facteur important dans la variation d'AGB entre les parcelles. Plus une forêt est dense - et a donc une surface terrière à l'hectare plus grande - plus la forêt a une grande AGB (Lewis *et al.*, 2013; Doetterl *et al.*, 2015; Fayolle *et al.*, 2016; Loubota Panzou *et al.*, 2018). Il a aussi été rapporté qu'une grande proportion de la variation d'AGB entre sites était due à la densité de tiges des gros arbres (Slik *et al.*, 2013), ce qui expliquerait les différences intercontinentales.

Toujours lorsque l'on compare les parcelles, on voit que la hauteur de Lorey semble être l'attribut architectural le plus récurrent à cause de son utilisation en télédétection dans la conception de carte AGB (Saatchi *et al.*, 2011). D'autres traits architecturaux pourront être mesurés afin de discerner des potentielles influences sur l'AGB, comme cela a déjà été fait en forêt dense humide (Loubota Panzou *et al.*, 2018).

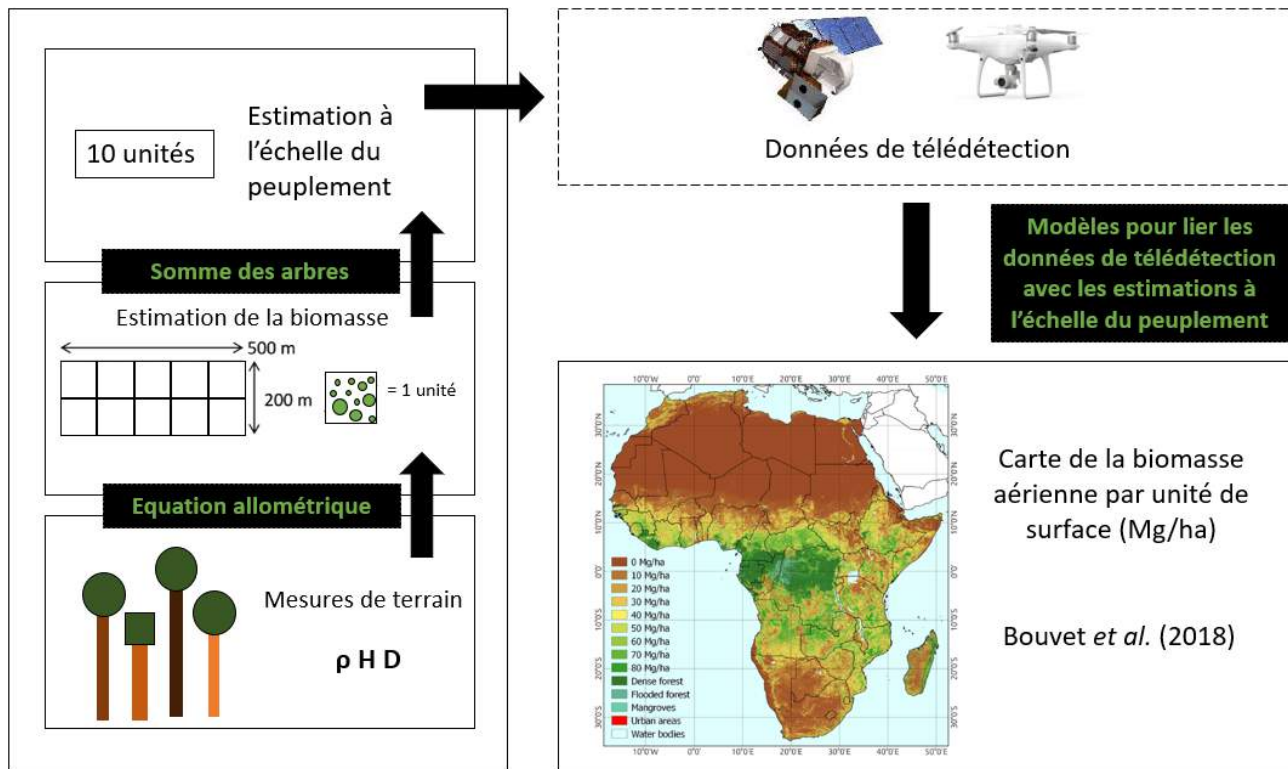


FIGURE 4 – Cadre conceptuel typique pour estimer la biomasse aérienne. Le dispositif d'inventaire de Mikembo a été utilisé comme exemple.

1.4.3 À l'échelle des espèces

Au niveau des espèces, l'allométrie diffère systématiquement. Cela suggère des variations interspécifiques dans le cycle biologique, la physiologie, la morphologie et/ou la phylogénie (Westoby *et al.*, 2002; Adler *et al.*, 2014). Ces différences allométriques peuvent également révéler des effets biogéographiques ou historiques (Moncrieff *et al.*, 2014), mais aussi des variations climatiques (Chave *et al.*, 2014; Mensah *et al.*, 2018), topographiques (Ferry *et al.*, 2010; Marshall *et al.*, 2012), géologiques (Aiba et Kitayama, 1999) ou encore édaphiques (Aiba et Kitayama, 1999; Feldpausch *et al.*, 2011). Les allométries hauteur-diamètre de tronc (H-D) et houppier-diamètre de tronc (CS-D, CD-D)¹ interspécifiques dans les forêts claires de type "miombo" sont donc intéressantes à étudier, notamment pour voir quels traits fonctionnels causent ces différences et pour mieux comprendre comment se comportent structurellement les espèces afin de savoir où placer le miombo dans le continuum savane - forêt sèche.

1. "CS" pour crown size, défini comme le diamètre de houppier; "CD" pour crown depth, défini comme la profondeur de houppier

Les traits fonctionnels sont les caractéristiques morphologiques, physiologiques ou phénologiques, mesurables à l'échelle de l'individu, qui interviennent dans leur performance (Violle *et al.*, 2007). Ces traits permettent de placer les espèces dans des continuums de stratégie, comme la densité du bois qui est différente selon l'espèce (Chave *et al.*, 2009). Ces traits fonctionnels jouent sur la fitness² des individus en affectant leur croissance, leur reproduction et leur survie (Ackerly, 2003; Violle *et al.*, 2007). Pour les arbres tropicaux, les traits particulièrement étudiés sont la densité du bois et la tolérance à l'ombrage (Martínez Cano *et al.*, 2019). La hauteur maximale est un autre trait important, extrait de l'allométrie H-D d'une espèce, ainsi que la hauteur à 10 cm de diamètre de tronc, l'indice de Dawkins à diamètre de tronc maximal, etc. Ces différents traits architecturaux font référence à la forme ainsi qu'à la taille de l'arbre et sont utilisés pour caractériser les différentes espèces (Poorter *et al.*, 2003; Loubota Panzou *et al.*, 2018).

1.5 Problématiques et objectifs

L'objectif principal de ce travail de fin d'étude est d'étudier la structure et la biomasse de la forêt claire de type "miombo" dans le sanctuaire de Mikembo. Pour ce faire, l'étude visera à atteindre ces différents sous-objectifs :

1. Résumer les attributs structuraux et architecturaux du peuplement et les comparer avec d'autres inventaires effectués dans les forêts claires de type "miombo" en Afrique australe.
2. Décrire la variation locale des stocks d'AGB entre les différentes parcelles et déterminer l'influence des attributs structuraux, architecturaux, de composition et de diversité.
3. Décrire la variation allométrique interspécifique (relation hauteur-diamètre (H-D) et houppier-diamètre (CS-D et CD-D)) des espèces du miombo et identifier les liens avec différents paramètres (architecture, AGB, densité du bois, fragmentation des houppiers, etc) en combinant les données d'inventaire et les allométries espèce-spécifiques.

2 Matériel et méthodes

2.1 Le sanctuaire de Mikembo

Le site d'étude est une forêt claire de type "miombo" se trouvant dans le "sanctuaire de Mikembo" (530 ha), situé à 30 km au nord-est de Lubumbashi, en République Démocratique du Congo (11°28'57" - 11°29'5" S, 27°40'12" - 27°40'28" E; 1200 m d'altitude). Le climat est compris dans la classe Cw de la classification de Köppen, indiquant un climat chaud avec un hiver sec. La saison sèche s'étend de mai à octobre. La température annuelle moyenne est de 20,7 °C et la précipitation annuelle moyenne est de 1 242 mm (Figure 6; Campbell, 1996). La végétation dominante est typique du miombo humide avec les espèces *Brachystegia spp.*, *Julbernardia spp.* et *Marquesia macroura* qui dominent la végétation arborescente (Bauman *et al.*, 2016). Des grands mammifères ongulés ont été introduits dans un but de conservation et circulent librement dans le sanctuaire. Le feu est maîtrisé dans le sanctuaire afin de ne pas toucher les forêts claires.

2. Valeur sélective (fitness) = Survie x Reproduction

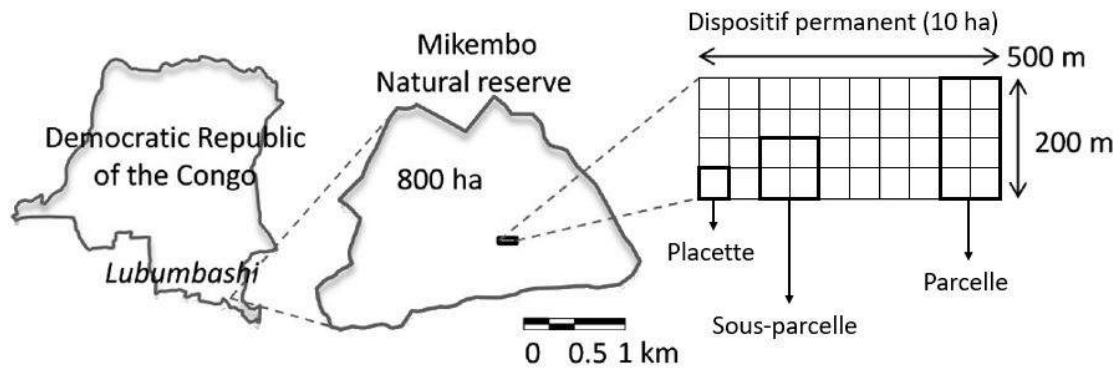


FIGURE 5 – Dispositif d’inventaire permanent de Mikembo. Tiré de la thèse de David Bauman (2016).

Un dispositif d’inventaire permanent de 10 ha y a été établi en 2009 (Figure 5). Tous les arbres de plus de 10 cm de diamètre³ à hauteur de poitrine ont été mesurés, identifiés, tagués et géoréférencés (Bauman *et al.*, 2016; Muledi *et al.*, 2018). Le suivi des arbres (mesure de circonférence, recrutement, mortalité) est régulièrement effectué depuis 2010. Les données des inventaires précédents (2010, 2012 et 2018) effectués par l’Université de Lubumbashi (UNILU) et l’Université Libre de Bruxelles (ULB) ont été rendues disponibles pour ce mémoire. Pour chaque individu échantillonné, un identifiant a été donné avec le nom de son espèce, ses coordonnées ainsi que son diamètre à hauteur de poitrine (DBH, pour "Diameter at breast height").

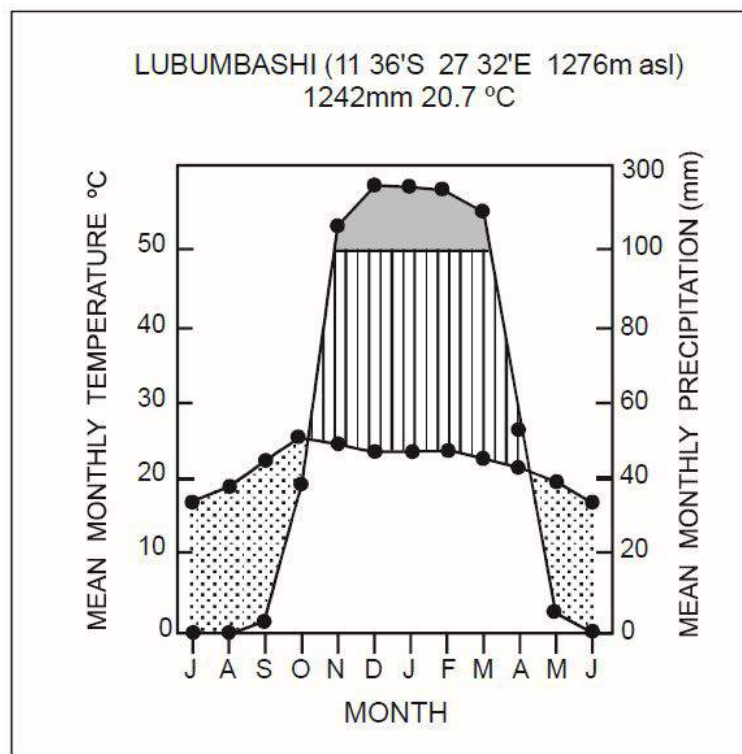


FIGURE 6 – Diagramme ombrothermique de la ville de Lubumbashi (RDC). Tiré de Campbell (1996).

3. Certains arbres qui ont un diamètre un peu plus petit que 10 cm ont aussi été mesurés. Ils seront aussi utilisés - lorsqu'ils sont disponibles - pour réaliser l'allométrie des espèces.

2.2 Sélection des espèces et des arbres

Les espèces sélectionnées pour réaliser les allométries H-D, CS-D et CD-D sont les 19 espèces qui présentent les effectifs les plus élevés dans le site de Mikembo. Ces 19 espèces appartiennent à 7 familles et ont été choisies grâce aux inventaires antérieurs disponibles. Pour chaque espèce, au minimum 10 individus ont été échantillonnés. Le principe de l'échantillonnage a été de couper la zone d'étude en 5 parcelles de 2 hectares sur un gradient longitudinal (Figure 5). Les 10 individus ayant les plus gros diamètres et qui appartenaient aux 19 espèces ont été sélectionnés pour l'inventaire. Ensuite, pour chaque parcelle, les arbres ont été regroupés dans des classes de diamètre (<10 cm, [10,20 cm[, [20,30 cm[, etc). Un individu par espèce (lorsqu'elle était représentée) a été sélectionné aléatoirement dans chaque classe de diamètre pour chaque parcelle.

Cette méthode d'échantillonnage a été utilisée afin d'avoir la plus grande étendue diamétrique possible pour toutes les espèces. Le but était d'obtenir plus de 50 arbres (incluant les 10 plus gros) par parcelle afin de correspondre aux recommandations de Sullivan *et al.* (2018) pour ajuster une bonne relation allométrique H-D. Cependant, les arbres sur termitière ont été remplacés par des semblables hors termitière suite au constat sur le terrain qu'il était presque impossible de mesurer la hauteur et le diamètre de houppier des arbres sur termitière avec le matériel à disposition. En tout et pour tout, 363 arbres de 19 espèces ont été sélectionnés pour les mesures (Table 1).

TABLE 1 – Liste des espèces sélectionnées pour les mesures dendrométriques. La (sous-)famille botanique, le nombre d'individus, ainsi que les diamètres minimal et maximal sont donnés. Les sous-familles des Detarioideae, des Faboideae et des Mimosoideae font partie de la famille des Fabaceae.

(Sous-) Famille	Espèce	Nombre d'individus	Dmin	Dmax
Mimosoideae	<i>Albizia antunesiana</i>	16	9,7	38,2
Detarioideae	<i>Brachystegia spiciformis</i>	27	12,3	71,9
Detarioideae	<i>Brachystegia wangermeeana</i>	12	11,3	55,3
Combretaceae	<i>Combretum collinum</i>	20	9,9	53
Combretaceae	<i>Combretum molle</i>	10	10,2	37,9
Faboideae	<i>Dalbergia boehmii</i>	10	9,5	43,8
Apocynaceae	<i>Diplorhynchus condylocarpon</i>	24	9,5	56
Annonaceae	<i>Hexalobus monopetalus</i>	10	10,5	27,6
Detarioideae	<i>Julbernardia globiflora</i>	22	9,5	88,5
Detarioideae	<i>Julbernardia paniculata</i>	21	9,7	58,4
Dipterocarpaceae	<i>Marquesia macroura</i>	61	13,2	153,3
Dipterocarpaceae	<i>Monotes katangensis</i>	13	10,2	42,8
Faboideae	<i>Pericopsis angolensis</i>	25	9,6	67,3
Faboideae	<i>Philenoptera katangensis</i>	14	15,3	41
Euphorbiaceae	<i>Pseudolachnostylis maprouneifolia</i>	14	12,3	35
Faboideae	<i>Pterocarpus angolensis</i>	18	11,3	44,4
Faboideae	<i>Pterocarpus tinctorius</i>	22	9,7	57,9
Strychnaceae	<i>Strychnos innocua</i>	10	16,9	45,6
Euphorbiaceae	<i>Uapaca nitida</i>	14	9,8	34,4
	Total	363		

2.3 Mesures dendrométriques

Le but de la mission de terrain était de compléter les données en mesurant chez les arbres échantillonnés des attributs architecturaux tels que la hauteur de l'arbre (H ; m) et le diamètre de houppier (CS ; m). La hauteur du feuillage le plus bas (H_F ; m) a aussi été mesurée dans le but de calculer la profondeur de houppier (CD ; m) en soustrayant H_F de H ($H-H_F$). Ces deux caractéristiques du houppier sont très importantes pour caractériser les stratégies des espèces d'arbres (Canham *et al.*, 1994; Bohlman et O'Brien, 2006; Poorter *et al.*, 2006). Les hauteurs et les diamètres ont été mesurés à l'aide d'un VERTEX IV.

Les hauteurs et les paramètres de houppier ont été mesurés une deuxième fois sur 10 % des arbres échantillonnés afin d'évaluer l'erreur de mesure de terrain. Une régression de Passing-Bablok a été effectuée afin d'estimer la pente de la relation entre les deux séries de mesures comparées ainsi que son ordonnée à l'origine. Étant donné que 1 était compris dans l'intervalle de confiance de la pente à 95 % et que 0 était compris dans l'intervalle de confiance de l'ordonnée à l'origine à 95 %, les deux séries de mesures ont été considérées comme concordantes (Passing et Bablok, 1983).

Ensuite, une valeur de l'indice de Dawkins (CEI, pour "crown exposure index") a été attribuée à chaque arbre afin de pouvoir classer la tolérance à l'ombrage des individus. La position de houppier, caractérisée par CEI, donne une bonne prédiction de l'accroissement en diamètre de l'arbre (Moravie *et al.*, 1999). Encore très récemment, une étude de Martínez Cano *et al.* (2019) au Panama a utilisé les taux de croissance du diamètre moyen des jeunes arbres comme indicateurs de tolérance à l'ombrage. L'indice de Dawkins se mesure sur une échelle allant de 1 (sous-étage inférieur) à 5 (émergent de la canopée); il est directement lié à l'exposition du houppier à la lumière et, par conséquent, à la tolérance à l'ombrage. Le kappa de Cohen a été utilisé pour calculer la concordance de deux observateurs sur la détermination de l'indice de Dawkins de l'arbre en suivant le protocole de Santos (2010). Ce dernier avait une valeur de 0,91 et indiquait donc un accord excellent entre les deux observateurs.

Ensuite, la forme de la couronne a été mesurée à l'aide de l'indice de fragmentation des branches principales (MB) et des branches secondaires (SB). Les deux types de fragmentation (MB et SB) ont été mesurés d'une manière simplifiée comme conseillé par Rutishauser *et al.* (2011) : soit plus de la moitié des branches sont mortes, soit moins de la moitié des branches sont mortes. En forêt dense, la forme du houppier est considérée comme l'un des meilleurs indicateurs de la vitalité des arbres (Dobbertin, 2005) et un bon indicateur du taux de croissance (Finegan *et al.*, 1999; Pena-Claros *et al.*, 2007; Villegas *et al.*, 2008). Cet indice permet de constater quels individus ont été les plus touchés par la sécheresse. Des études antérieures en forêt dense humide ont déjà mis en évidence que les arbres avec un gros diamètre sont plus touchés par la sécheresse que les arbres avec un plus petit diamètre ($DBH < 30$ cm) (Condit *et al.*, 1995; Nepstad *et al.*, 2007; Phillips *et al.*, 2010; Slik, 2004).

Le nombre de tiges pour chaque individu a été noté. Certains individus sont nommés "multi-tiges" à cause de la présence de plusieurs tiges qui ont un diamètre à hauteur de poitrine (DBH) de plus de 10 cm. Il pourrait être intéressant de vérifier si les espèces avec une plus grande proportion de multi-tiges ont une allométrie différente des autres espèces. Les parcelles dominées par des multi-tiges sont réputées pour contenir moins de biomasse que les parcelles dominées par des gros arbres uni-tiges (Shirima *et al.*, 2015).

2.4 Estimation de la hauteur et de la dimension du houppier

Des équations allométriques ont été construites à l'aide de ces mesures de hauteurs et de houppiers pour chaque espèce en choisissant le modèle (linéaire, puissance, asymptotique) qui s'ajustait le mieux au nuage de points H-D, CS-D et CD-D. Le choix de chaque modèle a été orienté vers celui qui avait la plus petite valeur de critère d'information d'Akaike (AIC). La répartition des résidus a aussi été vérifiée afin de se tourner vers le modèle qui se rapproche le plus de l'homoscédasticité en cas de AIC proches. Des équations générales pour le site de Mikembo ont aussi été construites (Table 2).

Les équations spécifiques ont eu comme unique utilité d'estimer la hauteur, le diamètre de houppier et la profondeur de houppier pour tous les individus des 19 espèces sélectionnées. Les équations générales du site (Table 2) ont uniquement été utilisées pour estimer ces mêmes paramètres pour tous les autres individus. Un tel travail sur le choix des modèles allométriques vise à optimiser la précision des estimations de hauteur et de paramètres de houppier.

TABLE 2 – Modèles allométriques généraux pour le site de Mikembo créés à partir des mesures récoltées durant cette présente étude.

Allométrie	Equation retenue
H - DBH	$H = 6,79 + 0,245D - 0,000795D^2$
CS - DBH	$CS = 12,159 - 8,532\ln(D) + 2,043[\ln(D)^2]$
CD - DBH	$CD = 0,566D^{0,694}$

2.5 Estimation de la biomasse aérienne

Le diamètre à hauteur de poitrine de chaque arbre (DBH ≥ 10 cm) du dispositif de Mikembo du dernier inventaire (2018) a été rendu disponible pour le mémoire. Les densités du bois (ρ ; g cm⁻³) de chaque espèce ont été récupérées de la base de données internationale (Chave *et al.*, 2009) à l'aide du package BIOMASS disponible sur R. Il a donc été possible d'estimer la biomasse aérienne de chaque arbre à l'aide du modèle allométrique de Chave *et al.* (2014) :

$$AGB_{est} = \exp[-1.803 - 0.976E + 0.976\ln(\rho) + 2.673\ln(D) - 0.0299[\ln(D)]^2] \quad (1)$$

La valeur de E est 0,445 pour les coordonnées de notre site d'étude. Les valeurs d'AGB ont ensuite été additionnées pour donner une valeur d'AGB (tonnes ha⁻¹) par sous-parcelle et par placette.

2.6 Attributs à l'échelle de la sous-parcelle/placette

Le dispositif d'inventaire permanent de 10 ha a été divisé en 10 sous-parcelles de 1 hectare. Ces mêmes sous-parcelles ont été divisées en placettes de 0,25 ha (Figure 5). Différents attributs architecturaux ont été calculés dans chacune des sous-parcelles et des placettes : la densité d'arbres (NHA ; ha⁻¹), la densité de gros arbres (DBH ≥ 50 cm) (NHA₅₀ ; ha⁻¹), la surface terrière totale (GHA ; m² ha⁻¹) ainsi que la surface terrière des gros arbres (GHA₅₀ ; m² ha⁻¹) de la sous-parcelle/placette. Pour être considéré comme "gros tronc", le diamètre à hauteur de poitrine de minimum 50 cm a été choisi suite à la constatation que tous les plus gros arbres choisis pour les 5 parcelles (2 ha) faisaient, au moins, 50 cm.

Grâce aux équations allométriques interspécifiques réalisées, il a été possible d'avoir une valeur de hauteur d'arbre, de diamètre et de profondeur de houppier pour tous les arbres de Mikembo. Avec ces valeurs, il a alors été possible de calculer - pour chaque sous-parcelle et placette - la hauteur pondérée par la surface terrière : la hauteur de Lorey (H_{Lorey} ; m)⁴. Le diamètre de houppier pondéré par la surface terrière (CS_{pond} ; m)⁵ et la profondeur de houppier pondérée par la surface terrière (CD_{pond} ; m)⁶ ont aussi été calculés pour chaque sous-parcelle et pour chaque placette.

Un attribut de composition important est la densité du bois. Pour chaque sous-parcelle/placette, la densité du bois moyenne (ρ_{moy} ; g cm⁻³) ainsi que son homologue pondéré par la surface terrière (ρ_{pond} ; g cm⁻³) ont été calculés. Des attributs de diversité tels que l'indice de Shannon, l'indice de Simpson, la diversité spécifique (nombre d'espèces) et la diversité raréfiée pour 10 individus (qui est le nombre d'espèces lorsque l'on prend aléatoirement 10 individus) ont aussi été calculés ou mesurés pour chaque sous-parcelle et placette.

2.7 Traits architecturaux

Ensuite, dans le but de comparer les relations allométriques des différentes espèces, le modèle de puissance a été appliqué pour toutes les espèces à l'aide des mêmes mesures (Figure 7). Pour obtenir un modèle de puissance, une simple régression par la méthode des moindres carrés a été appliquée sur ln(H)-ln(D), ln(CS)-ln(D) et ln(CD)-ln(D). La transformation logarithmique est réalisée pour linéariser la relation entre les paramètres.

Le modèle allométrique appliqué pour toutes les espèces a donc la forme :

$$\ln(Y) = a_Y + b_Y \ln(D) + \varepsilon_Y \quad (2)$$

Où Y représente soit la hauteur (H), soit le diamètre de houppier (CS), soit la profondeur de houppier (CD), a_Y est l'ordonnée à l'origine, b_Y est la pente de la droite de régression et ε_Y est l'erreur. Une transformation de variable a ensuite été appliquée afin d'obtenir un modèle de puissance.

4. La hauteur de Lorey se calcule de la manière suivante : $\frac{\sum h_i g_i}{G}$

5. Le diamètre de houppier pondéré par la surface terrière se calcule de la manière suivante : $\frac{\sum cs_i g_i}{G}$

6. La profondeur de houppier pondérée par la surface terrière se calcule de la manière suivante : $\frac{\sum cd_i g_i}{G}$

Ce modèle a permis de tirer les traits architecturaux pour chaque espèce (Poorter *et al.*, 2006 ; Loubota Panzou *et al.*, 2018) : la hauteur à 10 cm de DBH (h_{10}), le diamètre de houppier à 10 cm de DBH (cs_{10}) et la profondeur de houppier à 10 cm de DBH (cd_{10}). Ces mêmes paramètres ont été calculés au diamètre maximal (D_{max}) grâce aux individus mesurés (h_{max} , cs_{max} , cd_{max}). Les coefficients des différents modèles de puissance s'écrivent bh (pour H-D), bcs (pour CS-D) et bcd (pour CD-D). Ensuite, l'indice de Dawkins de l'espèce à 10 cm de diamètre de tige (CEI_{10}) et à diamètre maximal (CEI_{max}) ont été déterminés à l'aide d'une régression logistique ordinaire de CEI en fonction de DBH.

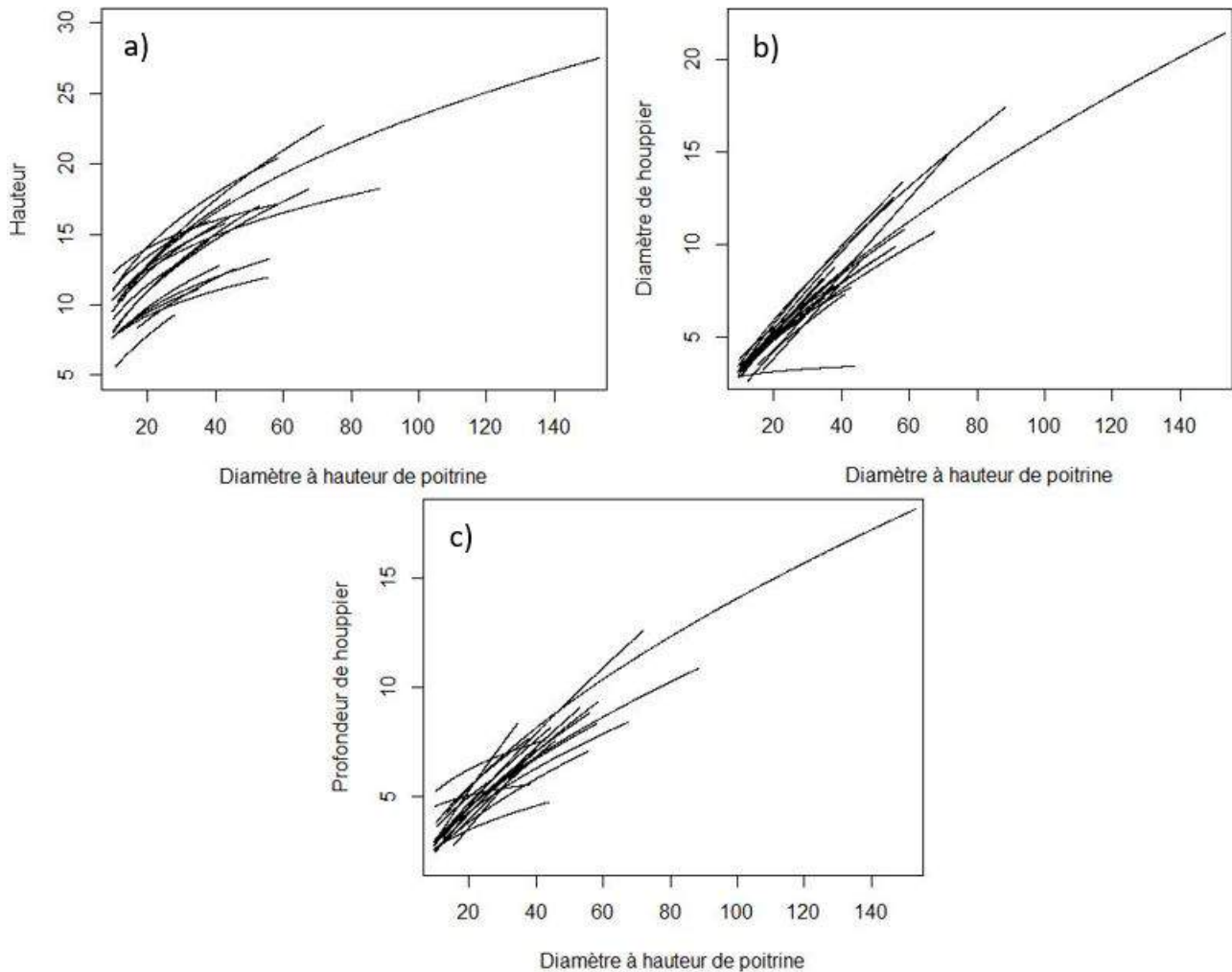


FIGURE 7 – Allométries (a) hauteur-DBH (H-D), (b) diamètre de houppier-DBH (CS-D) et (c) profondeur de houppier-DBH (CD-D) des 19 espèces sélectionnées dans le peuplement de Mikembo. Allométries réalisées avec le modèle de puissance.

Pour chaque espèce, le pourcentage d'individus mesurés touchés par une fragmentation de plus de 50 % des branches principales (MB) et des branches secondaires (SB) a été calculé. Enfin, le nombre de tige(s) moyen par espèce (T_{moy}) a été calculé en faisant simplement la moyenne de tige(s) des individus de l'espèce. Le nombre de tige(s) a dû être considéré comme une variable continue afin de bien souligner les différences entre espèces.

2.8 Analyse des données

2.8.1 Sites

La valeur de biomasse que stocke le site de Mikembo a été comparée avec 16 autres études qui ont mesuré ou estimé la biomasse aérienne ou le stock de carbone aérien dans les forêts claires de type "miombo" grâce à des mesures de terrain et par télédétection. Toutes les valeurs de stock de carbone ont été converties en biomasse en considérant que la masse de carbone correspondait à la moitié de la biomasse. Cette méthode de conversion a été choisie en arrondissant le facteur de conversion de 48 % (pourcentage de carbone dans la biomasse) de Martin et Thomas (2011). La surface terrière totale de Mikembo, calculée en additionnant la valeur de chaque arbre du site ($\frac{1}{4} \pi D^2$) a été comparée à 9 études (dont 8 comprises dans les 16 études utilisées pour comparer la biomasse aérienne) effectuées dans le miombo.

En plus, deux régressions linéaires - avec la surface terrière comme variable explicative et l'AGB comme variable à expliquer - ont été conçues à l'échelle de l'Afrique australe (un point représentant un site) et à l'échelle de Mikembo (un point représentant une sous-parcelle). Cela a été fait dans le but de discerner une potentielle différence de relation entre le site de Mikembo et le miombo en général.

À l'aide des DBH mesurés en 2010 et 2018, on a pu obtenir l'AGB de Mikembo à 8 ans d'intervalle ; l'AGB de 2010 a été soustraite à l'AGB de 2018 pour chaque arbre. Le calcul s'écrit alors $AGB_{2018} - AGB_{2010} = dAGB$. Toutes les valeurs de dAGB ont ensuite été additionnées afin d'évaluer la tendance de progression de la valeur de biomasse totale du site entre 2010 et 2018.

2.8.2 Sous-parcelles/placettes

Des régressions linéaires simples ont pu être réalisées pour tester l'influence des paramètres de structure, d'architecture, de composition et de diversité sur l'AGB pour chaque sous-parcelle (10) et placette (40). Ensuite, deux régressions linéaires multiples - reprenant $\ln(H_{Lorey})$, $\ln(GHA)$ et $\ln(\rho_{pond})$ comme variables explicatives et $\ln(AGB)$ comme variable à expliquer - ont pu être faites ; une à l'échelle des sous-parcelles (10 x 1 ha) et une autre à l'échelle des placettes (40 x 0,25 ha). Grâce à une transformation de variable, cette régression linéaire multiple a pu être réécrite sous la forme :

$$AGB_{est} \sim aH_{Lorey}^b GHA^c \rho_{pond}^d \quad (3)$$

Cette équation suit la forme bien connue des équations que l'on peut retrouver dans la littérature (Chave *et al.*, 2014) : la forme $AGB \sim \rho h D$ est utilisée pour estimer la biomasse d'un arbre. Asner *et al.* (2012) s'étaient déjà servis de ce modèle pour sortir des équations allométriques de la même forme afin d'estimer la biomasse aérienne de parcelles.

Le bon ajustement de cette régression linéaire multiple - illustré par un coefficient de corrélation (R^2) se rapprochant de 1 et par une erreur quadratique moyenne (RMSE, pour "Root mean square error") proche de 0 - témoignerait de la non-nécessité d'avoir recours à un inventaire exhaustif. Des données mesurables par télédétection - après un calibrage par des mesures de terrain - à l'échelle de la sous-parcelle/placette pourraient alors suffire à estimer la biomasse aérienne (Asner *et al.*, 2012 ; Asner *et al.*, 2014).

Ensuite, deux analyses en composante principale (ACP) entre tous les attributs structuraux, architecturaux, de composition et de diversité ont pu être réalisées : une à l'échelle de la parcelle et une à l'échelle de la sous-parcelle. Ces ACP ont permis de voir comment les différents attributs étaient corrélés ; de manière à vérifier si certains d'entre eux influençaient implicitement la biomasse aérienne. L'AGB a été ajoutée en tant que variable supplémentaire.

De plus, ces ACP ont été complétées par des matrices de corrélations de Pearson pour cerner les corrélations explicites entre ces différents attributs. Elles ont permis de vérifier si l'indépendance linéaire des différentes variables de l'équation (3) était respectée.

Enfin, l'indépendance spatiale entre les différentes parcelles et sous-parcelles n'a pas pu être confirmée étant donné que toutes ces parcelles/sous-placettes se trouvaient dans le même site. La valeur des résidus a donc été vérifiée pour toutes les parcelles/sous-placettes pour voir si l'on constatait une tendance dans la distribution spatiale des résidus.

2.8.3 Espèces

La convergence des allométries entre espèces a été testée en utilisant une ANCOVA avec la hauteur, le diamètre ou la profondeur de houppier comme variable dépendante, l'espèce comme un facteur et le diamètre à hauteur de poitrine comme covariable.

Une analyse en composante principale (ACP) a ensuite été réalisée avec les différents traits architecturaux (h_{10} , cs_{10} , cd_{10} , h_{max} , cs_{max} , cd_{max} , CEI_{10} , CEI_{max}) estimés par les modèles de puissance. Ces attributs ont été utilisés pour créer les axes principaux. D'autres variables (ρ , MB, SB, bh, bcs, bcd, T_{moy} , AGB) ont été ajoutées comme variables supplémentaires à l'ACP pour voir quels paramètres les influençaient le plus. Cette ACP avait pour but de comprendre quels traits fonctionnels causaient les différences d'allométrie entre espèces.

Toutes les analyses statistiques ont été effectuées à l'aide de l'environnement R (Rstudio, version 3.4.2, The R Foundation for Statistical Computing, 2017).

3 Résultats

3.1 Résumé des attributs du peuplement de Mikembo

3.1.1 Structure

Le dispositif d'inventaire permanent de 10 hectares de Mikembo a une densité de 484 arbres ha^{-1} inventoriés. La biomasse aérienne (AGB) a été estimée à 154,2 tonnes ha^{-1} tandis que la surface terrière est de 21,16 $\text{m}^2 \text{ha}^{-1}$. À noter que les classes de diamètres intermédiaires (entre 20 et 60 centimètres de diamètre) contiennent 60 % de l'AGB totale du peuplement de Mikembo.

À l'échelle de l'Afrique australe, les valeurs d'AGB s'échelonnent de 23,1 tonnes ha^{-1} pour la forêt claire de Mukuvisi au Zimbabwe (Dube *et al.*, 2018) jusqu'à 248,2 tonnes ha^{-1} pour le site de Chilende en Zambie (Tamene *et al.*, 2016). La densité de biomasse de Mikembo est bien au-dessus de la moyenne de 87,74 tonnes ha^{-1} pour les 17 sites (Figure 8). Les seuls sites dépassant sa valeur de biomasse sont des vieilles forêts claires de type "miombo" peu touchées par les perturbations anthropiques. Le peuplement de Mikembo a aussi une surface terrière bien au-dessus de la moyenne de 14,45 $\text{m}^2 \text{ha}^{-1}$ pour l'ensemble des sites.

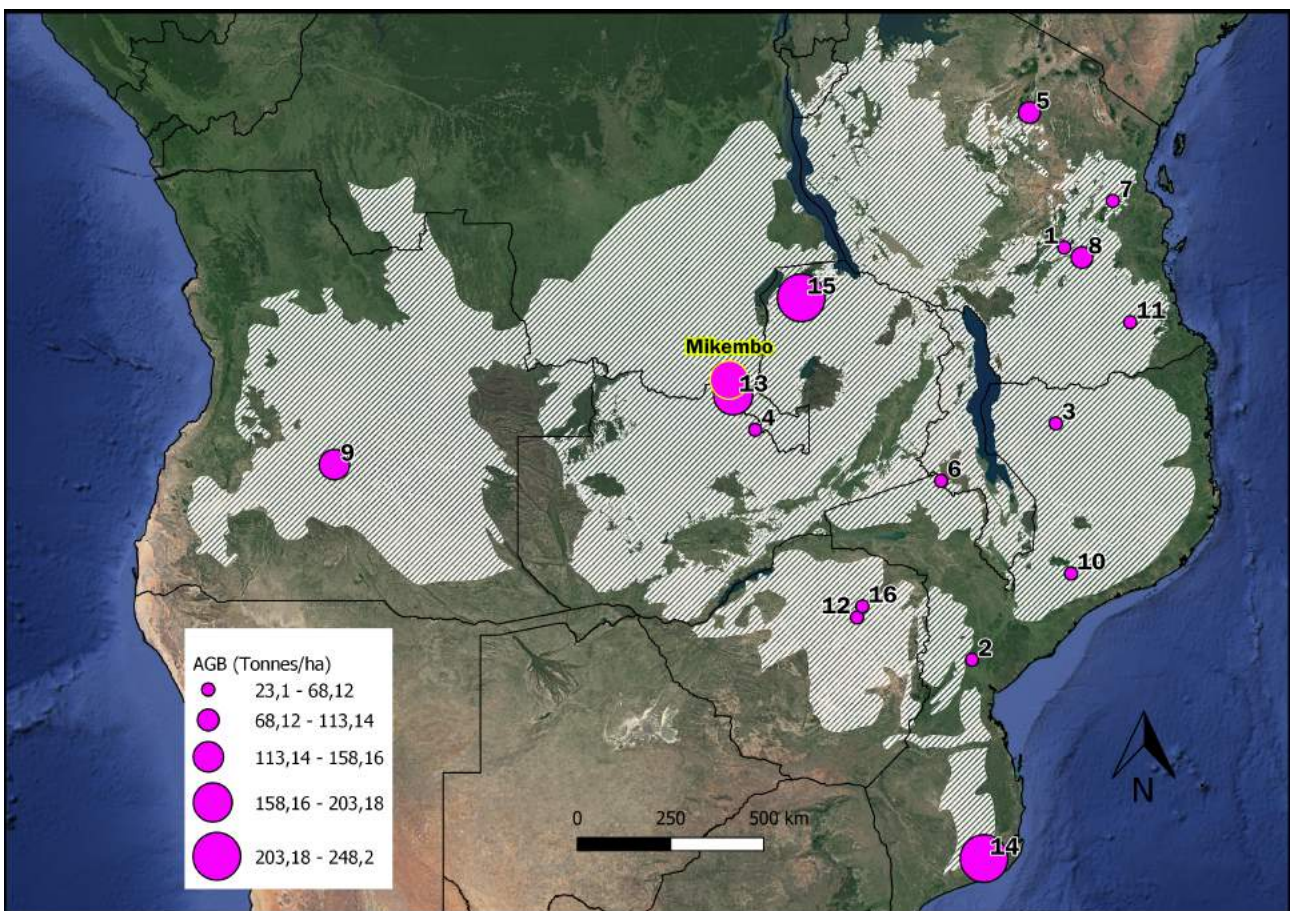


FIGURE 8 – Valeur d'AGB pour 18 études portées sur la forêt claire de type "miombo" (Shirima *et al.*, 2011¹; Ryan *et al.*, 2011²; Ribeiro *et al.*, 2013³; Kalaba *et al.*, 2013⁴; Kashindy *et al.*, 2013⁵; Missanjo et Kamanga, 2015⁶; Chamshama *et al.*, 2004⁷; Mbwambo *et al.*, 2008⁷; Mwampashi, 2013⁸; Gonçalves 2019⁹; Carreiras *et al.*, 2013¹⁰; Ene *et al.*, 2017¹¹; Dube *et al.*, 2018¹²; Nkulu *et al.*, 2018¹³; Tamene *et al.*, 2016^{14 15}; Zimudzi *et al.*, 2016¹⁶)

Lorsque l'on regarde comment évolue la biomasse aérienne des sous-parcelles du peuplement de Mikembo avec leur surface terrière, on voit que la biomasse augmente plus fortement avec la même variation de surface terrière que celle du miombo en général (Figure 9).

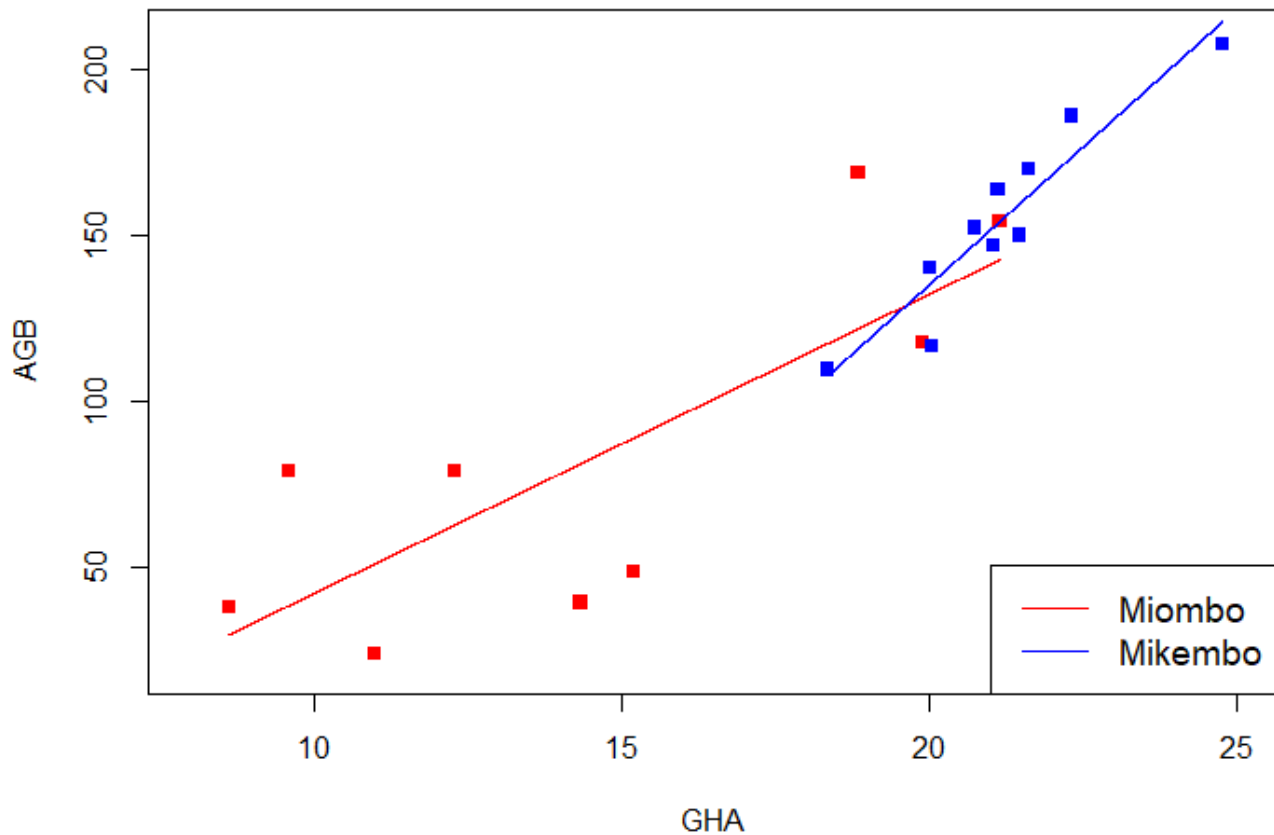


FIGURE 9 – Relation entre la biomasse aérienne (AGB) et la surface terrière (GHA) lorsque l'on compare les sites du miombo en Afrique australe (en rouge) et lorsque l'on compare les sous-parcelles de Mikembo (en bleu).

La comparaison entre l'année 2010 et 2018 montre une augmentation dans la biomasse aérienne de Mikembo de $37 \text{ tonnes ha}^{-1}$. C'est une forte augmentation à laquelle on aurait pu s'attendre car le propriétaire du sanctuaire de Mikembo a interdit toute exploitation dans l'ensemble de la réserve et aucun feu n'y a été enclenché en dehors de la plaine depuis son ouverture. Les seules pertes remarquables qui auraient pu se faire sentir viendraient de la consommation par les herbivores et de la mortalité. Il est important de souligner que *Marquesia macroura* est responsable de l'augmentation de $11,1 \text{ tonnes ha}^{-1}$ de biomasse aérienne entre 2010 et 2018, ce qui équivaut à 30 % des gains en biomasse de ces huit dernières années à Mikembo.

TABLE 3 – Tableau récapitulatif des différents attributs du peuplement de Mikembo.

Attribut	Paramètre	Valeur pour Mikembo
Structure	N_{2010}	3447
	N_{2018}	4838
	$N_{50_{2010}}$	115
	$N_{50_{2018}}$	156
	G_{2010} ($m^2 ha^{-1}$)	15,95
	$G_{50_{2010}}$ ($m^2 ha^{-1}$)	4,14
	G_{2018} ($m^2 ha^{-1}$)	21,16
	$G_{50_{2018}}$ ($m^2 ha^{-1}$)	5,62
	AGB_{2010} ($Mg ha^{-1}$)	117,13
	$AGB_{50_{2010}}$ ($Mg ha^{-1}$)	43,7
	AGB_{2018} ($Mg ha^{-1}$)	154,2
	$AGB_{50_{2018}}$ ($Mg ha^{-1}$)	59,5
	$dAGB$ ($Mg ha^{-1}$)	37,03
Architecture	H_L (m)	15,14
	CS_{pond} (m)	8,24
	CD_{pond} (m)	7,18
Composition	ρ_{moy} ($g cm^{-3}$)	0,67
	ρ_{pond} ($g cm^{-3}$)	0,69
Diversité	Familles	32
	Genres	58
	Espèces	80
	Espèces par hectare (ha^{-1})	44,5
	Indice de Shannon	2,97

3.1.2 Diversité

L'indice de Shannon pour les 10 hectares s'élève à 2,97. L'inventaire de tous les arbres avec un DBH ≥ 10 cm a permis de discerner plus de 32 familles, 58 genres et 80 espèces différentes uniquement dans le dispositif d'inventaire de Mikembo. Dans chaque parcelle de 1 ha, on retrouve environ 44 espèces d'arbres différentes (en moyenne).

Les 3 espèces les plus abondantes sont *Julbernardia paniculata* avec 1 403 individus, *Diplorynchus condylocarpon* avec 426 individus et *Brachystegia wangermeeana* avec 322 individus. Le peuplement inventorié compte 4 838 individus (encore en vie) appartenant à 80 espèces de 32 familles. La densité du bois moyenne pour le site est de $0,67 g cm^{-3}$.

On constate que l'espèce la plus abondante dans le peuplement de Mikembo est *Julbernardia paniculata* qui compte 140 arbres ha^{-1} à elle seule. Cependant, la biomasse doit une grande part de sa valeur à *Marquesia macroura* qui compte 58 tonnes ha^{-1} à elle seule. *Julbernardia paniculata* représente donc presque 30 % des arbres inventoriés. Pourtant, elle ne se place qu'en deuxième position dans le classement des espèces contribuant à la biomasse derrière *Marquesia macroura*. Cette dernière vaut pour presque 38 % de la biomasse aérienne du site (Figure 10).

Le peuplement de Mikembo est, au niveau des arbres, fortement représenté par la sous-famille des Detarioideae (Fabaceae) qui compte plus de la moitié des individus du site à elle seule. On pouvait s'y attendre au vu du nombre de *Julbernardia paniculata*.

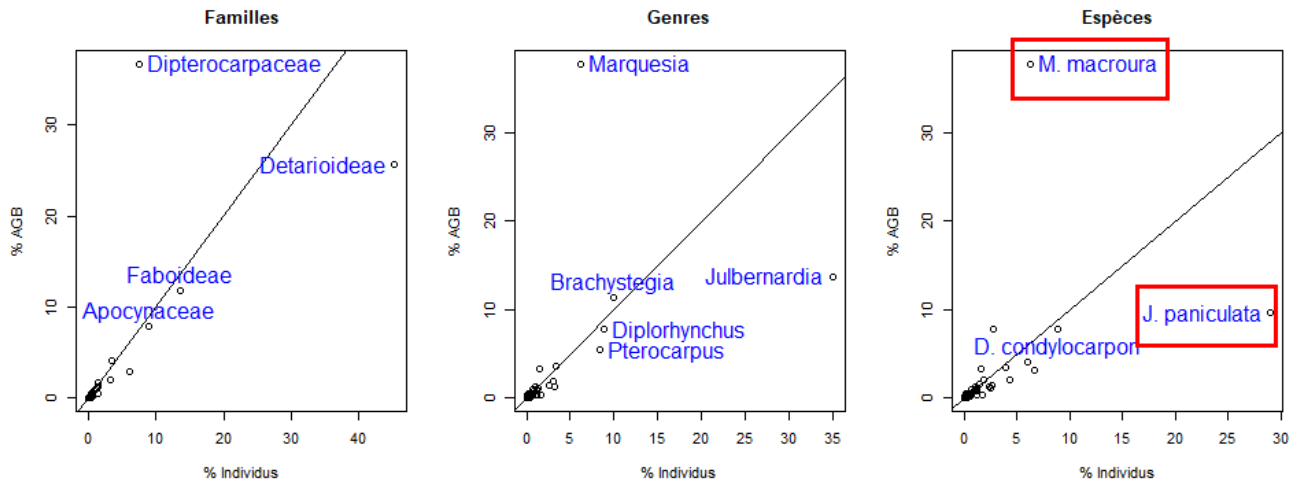


FIGURE 10 – Contribution à l'AGB des différent(e)s (a) familles (b) genres (c) espèces en fonction de leur proportion dans le site de Mikembo. Plus une unité s'éloigne de la droite, plus sa contribution à l'AGB est disproportionnée par rapport à son nombre d'individus. La famille des Fabaceae a été subdivisée en ses trois sous-familles (Detarioideae, Mimosoideae et Faboideae) qui ont été indiquées comme "familles" car elles présentaient parfois des tendances très différentes à cause d'un seul taxon.

3.1.3 Architecture

La plus grande hauteur enregistrée est celle d'un *Marquesia macroua* qui fait 30,9 mètres tandis que la plus petite est celle d'un *Diplorhynchus condylocarpon* qui fait 4,3 mètres. Le diamètre de houppier le plus grand atteint 22 mètres pour un *Brachystegia spiciformis* tandis que le plus petit ne fait que 1,1 mètre pour un *Dalbergia boehmii*. Le houppier le plus profond fait 18 mètres, encore pour un *Marquesia macroua*, tandis que le moins profond appartient à un *Pterocarpus tinctorius* qui n'atteint que 0,6 mètre. La plus grande valeur enregistrée pour le diamètre à hauteur de poitrine (DBH) appartient à un *Marquesia macroua* de 158,3 centimètres.

Ces mesures de terrain ont été utilisées pour concevoir des modèles allométriques (Figure 7) pour estimer la hauteur, le diamètre et la profondeur de houppier pour tous les individus du peuplement. Cela nous a permis d'estimer une hauteur de Lorey de 15,14 mètres ainsi qu'un diamètre de houppier pondéré par la surface terrière de 8,24 mètres et une profondeur de houppier pondérée par la surface terrière de 7,18 mètres pour le peuplement de Mikembo.

Seuls 7 arbres mesurés montrent une mortalité des branches principales de plus de 50 % et 18 arbres montrent une mortalité des branches secondaires de plus de 50 %.

3.2 Influence des paramètres sur le stock d'AGB

La plupart des paramètres de structure, d'architecture et de composition sont corrélés à l'AGB (Table 4). Comme reporté par de nombreux auteurs (Lewis *et al.*, 2013; Doetterl *et al.*, 2015; Fayolle *et al.*, 2016; Loubota Panzou *et al.*, 2018), la surface terrière des gros arbres est un excellent prédicteur de la biomasse aérienne; elle est même le meilleur estimateur à l'échelle de la sous-parcelle ($R^2 = 0,8696$). La densité de gros arbres est aussi un bon prédicteur d'AGB à l'échelle de la sous-parcelle ($R^2 = 0,7325$) mais bien moins à l'échelle de la placette même si la corrélation reste hautement significative ($R^2 = 0,2163$). Par contre, la surface terrière estime très bien la biomasse aérienne pour les deux échelles; c'est d'ailleurs le meilleur prédicteur à l'échelle de la placette ($R^2 = 0,8555$).

Une autre constatation est la capacité de prédiction des paramètres architecturaux pondérés par la surface terrière (H_{Lorey} , CS_{pond} et CD_{pond}), surtout à l'échelle de la sous-parcelle ($R^2 > 0,9$). La hauteur de Lorey y est d'ailleurs le meilleur des estimateurs architecturaux d'AGB ($R^2 = 0,9666$). La profondeur de houppier pondérée semble mieux estimer la biomasse que les deux autres à l'échelle de la placette ($R^2 = 0,8204$).

L'augmentation de la biomasse aérienne semble assez bien liée à l'augmentation de la valeur de la densité du bois pondérée par la surface terrière. Elle est aussi corrélée à la densité du bois moyenne à l'échelle de la placette. En revanche, aucun paramètre de diversité spécifique ne semble directement lié à l'AGB.

TABLE 4 – Régressions linéaires pour prédire l'AGB en fonction d'un paramètre structural, architectural, de composition ou de diversité.

Paramètre	Sous-parcelles de 1 ha			Placettes de 0,25 ha		
	R^2	RMSE	P	R^2	RMSE	P
NHA	0.1786	23.94	0.1238	0.05922	44.87	0.07082
NHA ₅₀	0.7325	13.66	<0.001	0.2163	40.95	0.00147
GHA	0.8696	9.54	<0.001	0.8555	17.59	<0.001
GHA ₅₀	0.9736	4.29	<0.001	0.553	30.92	<0.001
ρ_{moy}	0.06436	25.55	0.2389	0.1652	42.26	0.0054
ρ_{pond}	0.6935	14.62	0.0017	0.5399	31.38	<0.001
H_{Lorey}	0.9666	4.83	<0.001	0.8039	20.48	<0.001
CS_{pond}	0.9533	5.7	<0.001	0.8085	20.24	<0.001
CD_{pond}	0.9403	6.45	<0.001	0.8204	19.6	<0.001
Shannon	-0.124	28	0.9334	-0.02333	46.79	0.7408
Simpson	-0.1174	27.92	0.8218	-0.02526	46.84	0.844
Diversité	-0.1232	27.99	0.9117	-0.02187	46.76	0.6867
Diversité raréfiée	-0.06698	27.28	0.5281	0.02493	45.68	0.1657

Les équations allométriques construites à partir des régressions linéaires multiples avec $\ln(H_{Lorey})$, $\ln(GHA)$ et $\ln(\rho_{pond})$ comme variables explicatives et $\ln(AGB)$ comme variable à expliquer à l'échelle de la parcelle et à l'échelle de la sous-parcelle prennent la forme :

$$AGB_{est} = 3,26.H_{Lorey}^{0,406}GHA^{1,244}\rho_{pond}^{2,877} \quad (4)$$

$$AGB_{est} = 1,526.H_{Lorey}^{0,811}GHA^{0,993}\rho_{pond}^{1,709} \quad (5)$$

À l'échelle de la sous-parcelle (4), elle expliquait 99,1 % ($R^2 = 0.9912$) de la variation d'AGB estimée. Tandis qu'elle expliquait 98 % ($R^2 = 0.9801$) à l'échelle de la placette (5).

Si on regarde les corrélations entre les différentes variables, on constate que les paramètres de houppier pondérés par la surface terrière et la hauteur de Lorey sont fortement liés, que ce soit à l'échelle de la sous-parcelle ou de la placette. Cela montre simplement que les hauts arbres de Mikembo présentent un grand et un large houppier. Il faut aussi garder à l'esprit que tous ces paramètres ont été estimés à l'aide d'équations allométriques qui utilisent le diamètre du tronc comme seule entrée (Table 2).

Lorsque l'on regarde les corrélations de Pearson, on constate que la surface terrière - utilisée dans la régression multiple - est significativement liée à la diversité rarifiée lorsque l'on zoome à l'échelle des placettes ($r = -0,34$, $p = 0,03273$). À cette même échelle, la corrélation positive entre la densité du bois moyenne et l'indice de Shannon ($r = 0,56$, $p < 0,001$) pourrait montrer une corrélation implicite d'AGB avec la diversité spécifique étant donné que AGB et ρ_{moy} montrent une corrélation significative ($r = 0,43$, $p = 0,00537$).

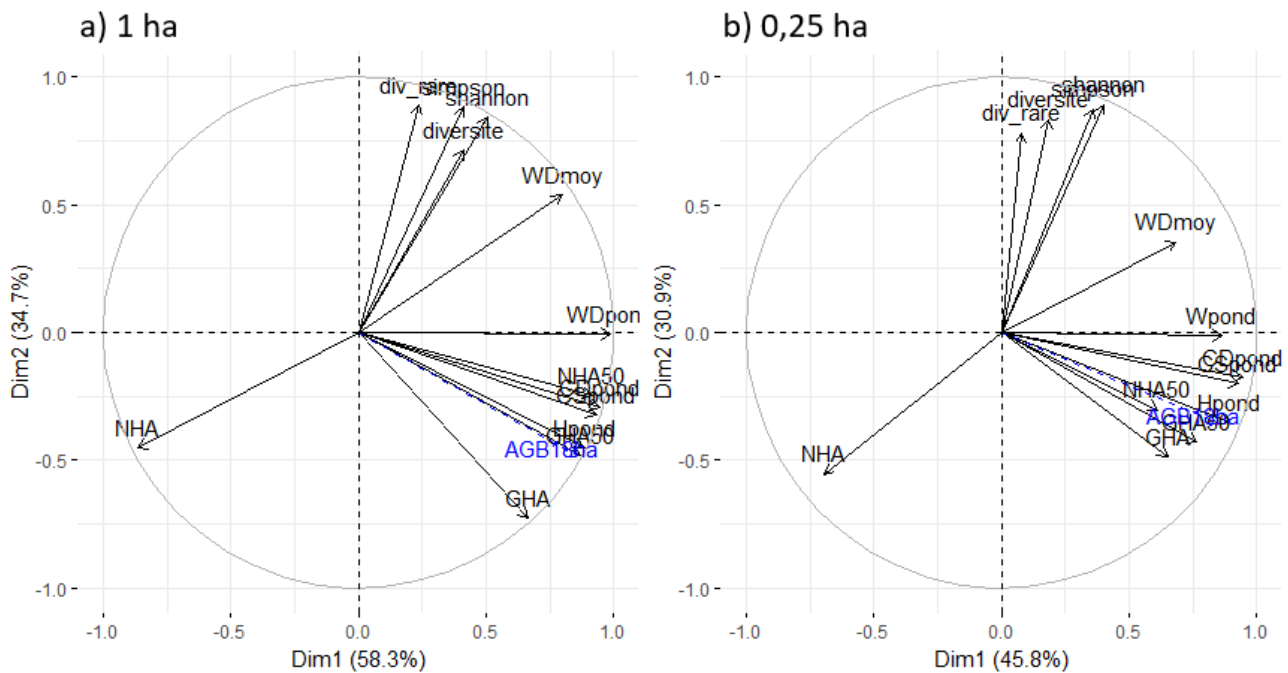


FIGURE 11 – Analyse de la composante principale avec les différents indices de structure, d'architecture, de composition et de diversité utilisés pour construire les axes principaux. Le vecteur AGB est ajouté ultérieurement. (a) ACP des différentes sous-parcelles (10 x 1 ha) (b) ACP des différentes placettes (40 x 0,25 ha). Ici, ρ est écrit "WD" (pour "Wood Density").

D'une manière générale, la majorité des attributs structuraux est liée à l'AGB sauf la densité d'arbres dont la droite est à peu près orthogonale à celles des autres attributs structuraux. Les indices de diversité montrent une même tendance par rapport à ces attributs structuraux. Cette droite caractérisant la densité d'arbres semble d'ailleurs aller dans le sens opposé à celles caractérisant les indices de diversité (Figure 11). Cela montre une corrélation négative entre la densité des arbres et la diversité spécifique.

3.3 Variations allométriques interspécifiques

Après avoir analysé les attributs structuraux, architecturaux, de composition et de diversité à l'échelle de la parcelle/placette, le mémoire s'est penché sur une comparaison de l'écologie des différentes espèces en analysant les variations des différents traits entre ces espèces. Une ANCOVA a été effectuée pour chacun des 3 modèles allométriques (H-D, CS-D, CD-D) avec l'espèce comme facteur. Elles montrent une différence significative des pentes et des ordonnées à l'origine entre les espèces. Une analyse multivariée (ACP) a donc été réalisée avec les traits architecturaux des 19 espèces pour construire les axes. D'autres paramètres (AGB, T_{moy} , MB, SB, bh, bcs, bcd, WD) ont ensuite été ajoutés en tant que variables supplémentaires (Figure 12).

Le premier axe traduit 49,8 % de la variance et est en grande partie expliqué par les traits architecturaux à la valeur maximale du diamètre ainsi que par le diamètre maximal lui-même. Il semble donc que les arbres de gros diamètre présentent de grandes valeurs dans l'architecture (H, CS, CD). Ainsi, *Marquesia macroura* se retrouve à l'extrême de cet axe au vu de sa taille pouvant atteindre de très grandes valeurs par rapport aux autres. On voit d'ailleurs que le vecteur AGB va dans le même sens que ces paramètres maximaux. Ce premier axe est aussi bien expliqué par l'indice de Dawkins que les individus atteignaient à leur diamètre maximal ; un houppier bien exposé à la lumière se trouve bien souvent sur un grand arbre.

Le second axe traduit 19,3 % de la variance et est majoritairement influencé par les paramètres de houppier à 10 cm de diamètre. Ces paramètres à 10 cm s'opposent surtout aux pentes des régressions CS-D et CD-D (Figure 12 et Figure 13).

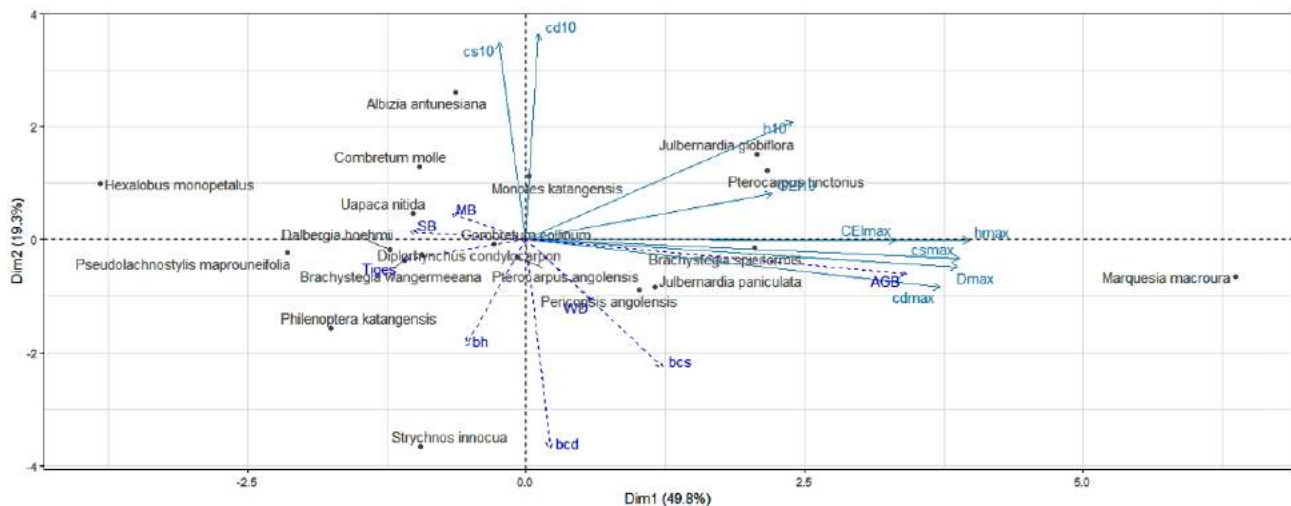


FIGURE 12 – Analyse de la composante principale des 19 espèces sélectionnées avec h_{10} , cs_{10} , cd_{10} , h_{max} , cs_{max} , cd_{max} , CEI_{10} et CEI_{max} utilisés pour construire les axes principaux. Les vecteurs AGB, T_{moy} , MB, SB, bh, bcs, bcd et ρ (noté "WD") sont ajoutés ultérieurement.

De plus, on peut aussi constater que le vecteur du nombre de tige(s) semble s'opposer aux grandes hauteurs et à une position de houppier favorable à une bonne réception de la lumière. Les arbres "multi-tiges" semblent donc monter moins haut que les arbres "uni-tiges" ; ils ont peu de chance de dominer le couvert.

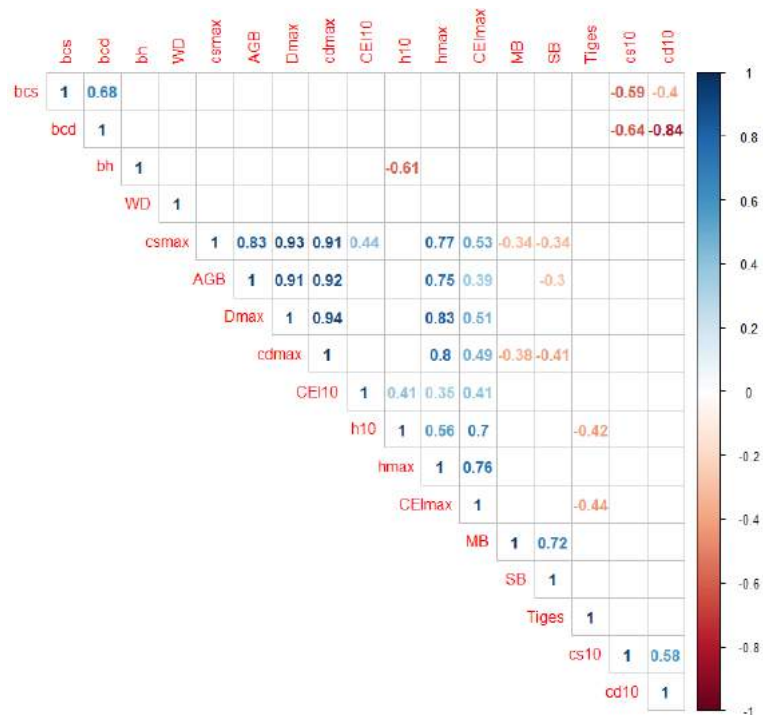


FIGURE 13 – Corrélation entre les différents traits architecturaux utilisés pour la conception de l'ACP ainsi que AGB, T_{moy} , MB, SB, bh, bcs, bcd et WD. Les valeurs de la corrélation de Pearson sont indiquées dans chaque case. Les couleurs indiquent le sens de la corrélation (positive en bleu, négative en rouge). Une case vide exprime une corrélation non significative entre les deux variables concernées.

La fragmentation des houppiers s'oppose aussi aux grandes hauteurs et aux grands houppiers ; cela informe sur une éventuelle conséquence de la mort des branches d'un arbre sur sa croissance. Il a alors plus de mal à croître et à se distinguer des autres. Mais on remarque aussi une corrélation négative entre la fragmentation des branches secondaires et l'AGB (Figure 13).

4 Discussion

4.1 État de la forêt claire de Mikembo

Les espèces *Julbernardia paniculata* et *Marquesia macroura* représentent deux stratégies extrêmes opposées avec la première qui montre une grande quantité de jeunes individus et très peu de gros troncs tandis que la seconde montre moins d'individus mais dont la plus grande proportion est représentée par des troncs moyens à gros (Figure 10). En comparaison avec d'autres forêts claires de type "miombo" plus sèches, le peuplement de Mikembo a une grande partie de sa biomasse qui provient des individus à gros diamètre (Figure 16a). Cela est causé par la présence de *Marquesia macroura*, typique du miombo humide. Cependant, cet extrême présenté par *Marquesia macroura* dans le stock de biomasse est peut-être également lié à des effets historiques; les individus de cette espèce étaient laissés sur pieds tandis que les autres espèces étaient coupées pour la confection de charbon de bois.

Le graphique montrant la contribution des familles montre bien la dominance des Detarioideae dans les forêts claires de type "miombo", ce qui est en parfait accord avec White (1986) et Osborne *et al.* (2018) qui ont montré une dominance de cette famille dans les savanes à forte pluviométrie, nommées "high rainfall savannas" (Figure 14).

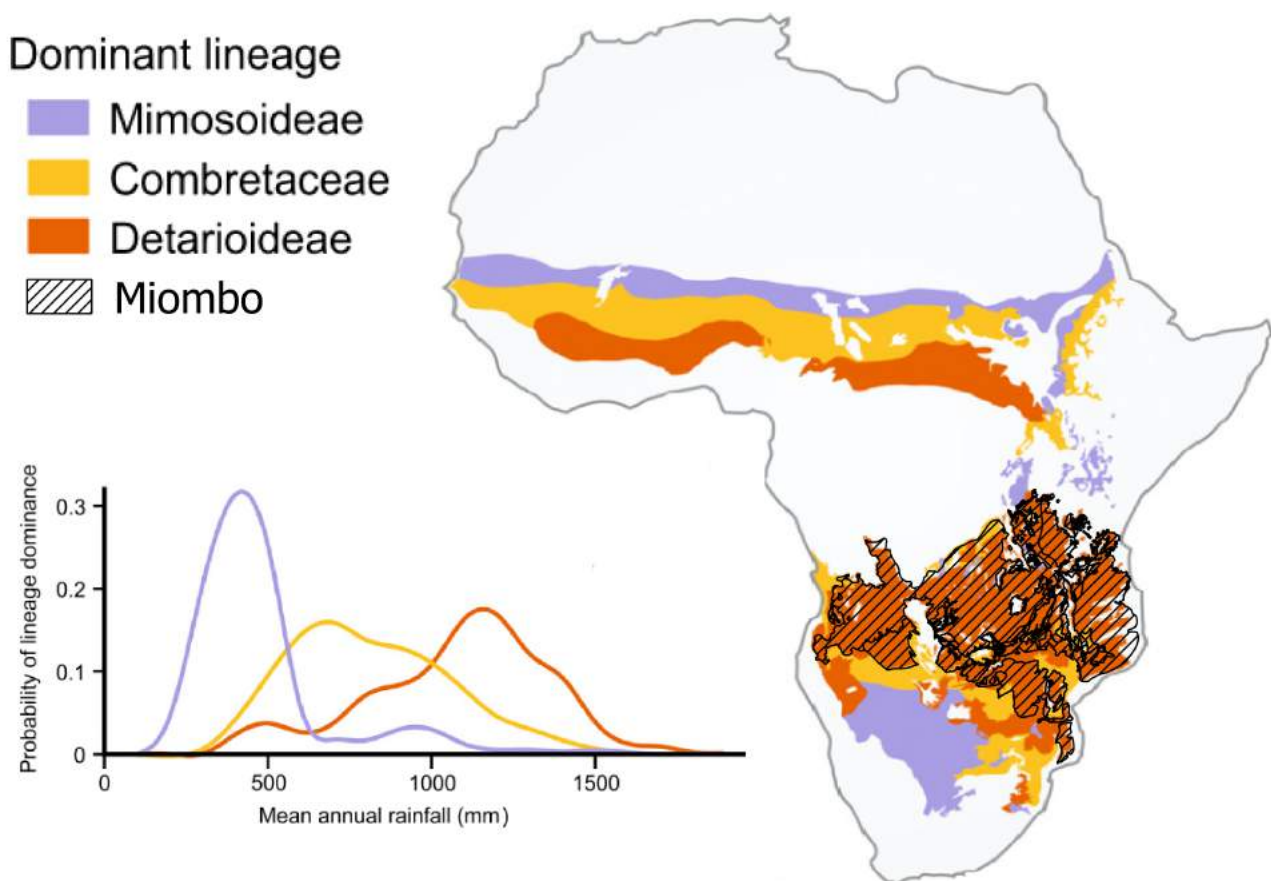


FIGURE 14 – Probabilité d'occurrence des types fonctionnels de savane par rapport à la pluviométrie annuelle moyenne (mm). Chaque unité végétale a été classée en fonction de la sous-famille de Fabaceae dominante. Tiré de Osborne *et al.* (2018).

La présence de *Marquesia macroura* est considérée comme un indice qui pourrait permettre de juger de l'ancienneté de la disparition de la forêt dense sèche de type "muhulu" dont cette espèce pourrait être un vestige (Schmitz, 1962). Cette espèce pourrait alors constituer l'indication que le miombo du site de Mikembo s'est formé après la destruction de la forêt dense sèche de type "muhulu" (Muledi, 2017). *Marquesia macroura* est l'espèce qui a le plus contribué à l'augmentation de la biomasse aérienne du peuplement de Mikembo entre 2010 et 2018. Et il semblerait que cette espèce soit capable de former des peuplements presque purs, créant ainsi des forêts sèches sempervirentes (Global Plants). L'abondance et l'envergure de *Marquesia macroura* à Mikembo sont notamment dues au fait que cette espèce présente des individus plus âgés que la moyenne car elle a été historiquement laissée sur pied alors que les autres espèces étaient coupées.

Le peuplement présente une grande valeur de biomasse aérienne à l'hectare en comparaison avec les autres études d'estimation de la biomasse qui ont eu lieu dans la forêt claire de type "miombo" en Afrique australe. De plus, cette biomasse continue à s'accumuler au fur et à mesure des années grâce à une interdiction totale de l'exploitation du bois et du feu artificiel pour l'agriculture. On se retrouve donc avec un peuplement de miombo très peu dégradé ; cela peut s'illustrer par des indicateurs permettant de classer le miombo dans un "niveau de dégradation". On constate que le peuplement de Mikembo est dans un niveau de "Forêt non dégradée/peu perturbée" (Figure 15).

I1	Canopy cover (%)				
	> 55		40-55		
			20-40	10-20	< 10
I2	Trees diameter >20 cm D.B.H (%)				
	> 20		< 20		
I3	Multiple stems (%)				
	< 20		>20		>40
	Level 1	Level 2	Level 3	Level 4	Level 5

Mikembo

FIGURE 15 – Indicateurs (I) caractérisant la dégradation d'une forêt claire de type "miombo". Le premier indice est la couverture de la canopée, le deuxième est le pourcentage d'arbres avec un diamètre de tronc plus grand que 20 cm et le troisième est le pourcentage de multi-tiges sur l'ensemble du dispositif. Un niveau ("level") plus grand indique un stade de dégradation plus avancé. Tiré de la thèse de doctorat non publiée d'Aurélié Hick.

La question est maintenant de savoir vers où se dirige ce peuplement protégé de toute activité humaine. Malaisse (1979) disait déjà que le miombo n'était pas une végétation stable, mais bien une transition entre un milieu dégradé entretenu par les feux d'origine humaine (un "pyroclimax") et une forêt dense sèche de type "muhulu". L'augmentation de la fréquence des feux anthropiques et des coupes de bois ont probablement été des facteurs responsables du passage de muhulu à miombo (Freson *et al.*, 1974). Lorsque les activités humaines abusives continuent à faire pression sur le miombo, il peut progressivement se transformer en savane à proprement parler. Malaisse (1982) a utilisé la surface terrière pour faire la distinction entre les différents stades de dégradation de la forêt dense sèche en région zambézienne (Table 5).

TABLE 5 – Les différentes formations végétales comprises dans le stade de dégradation de la forêt dense sèche et la valeur approximative de leur surface terrière à l’hectare. Tiré de Malaisse (1982).

Formations végétales	Surface terrière (m ² ha ⁻¹)
Savane herbeuse	< 1
Savane arbustive ou arborée	1 à 5
Savane boisée	5 à 15
Forêt claire	15 à 25
Forêt claire dense	25 à 30
Forêt dense sèche	30 à 40

Cependant, à l’époque de la régression des forêts denses sèches, les écosystèmes forestiers étaient (presque) inhabités et les coupes de bois n’étaient pas aussi intenses qu’aujourd’hui ; il est donc probable que l’activité anthropique n’ait pas été le seul facteur ayant favorisé la régression de la forêt dense sèche au profit du miombo (Muledi, pers. comm.).

Ces interprétations ne se basent que sur des paramètres de structure, ce qui n’est pas suffisant pour différencier une savane dense à forte pluviométrie et une forêt tropicale dégradée (Ratnam *et al.*, 2011). De plus, elles se fondent sur des publications assez anciennes pour lesquelles très peu d’études ont fait suite.

Néanmoins, la forêt dense sèche se définit comme "un peuplement fermé, pluristrate, de stature moins élevée que la forêt dense équatoriale ; la plupart des arbres des étages supérieurs perdent leurs feuilles ; leur sous-bois est soit sempervirent, soit décidu et le tapis graminéen généralement discontinu" (Aubréville, 1957). La structure est donc un bon point de départ pour imaginer une limite entre ces différentes formations végétales ; on constate d’ailleurs que le peuplement de Mikembo se rapproche de la prochaine étape de 25 m² ha⁻¹ de surface terrière (Figure 16b).

Il serait très intéressant - pour des recherches futures - de comparer des relevés de communautés de différents peuplements de miombo (avec des niveaux de dégradation différents) et de peuplements intacts de muhulu dans la même région. Même si beaucoup d’espèces du muhulu appartiennent en réalité à la flore de la forêt claire, la colonisation du muhulu dans le miombo semble s’accompagner d’un changement dans la composition spécifique, ainsi que d’une colonisation par les lianes (Schmitz, 1962). Cela pourrait permettre de constater si le miombo, lorsqu’il est protégé de la pression anthropique, se restranforme progressivement en muhulu ou s’il se densifie jusqu’à se changer en un tout autre type de forêt dense sèche. Les travaux non publiés d’Aurélié Hick ont montré que les seules différences dans les paramètres édaphiques entre le miombo et le muhulu proviennent du fait que le feu ne pénètre pas dans le muhulu. Le feu diminue la teneur en matière organique des sols et explique alors les plus hautes teneurs en matière organique du sol du muhulu (Malaisse-Mousset, 1974). Cela confirmerait alors la vieille hypothèse de Schmitz (1962) qui affirme que le muhulu est indifférent aux types de sols et que sa formation au sein de la forêt claire provient de l’arrêt des feux.

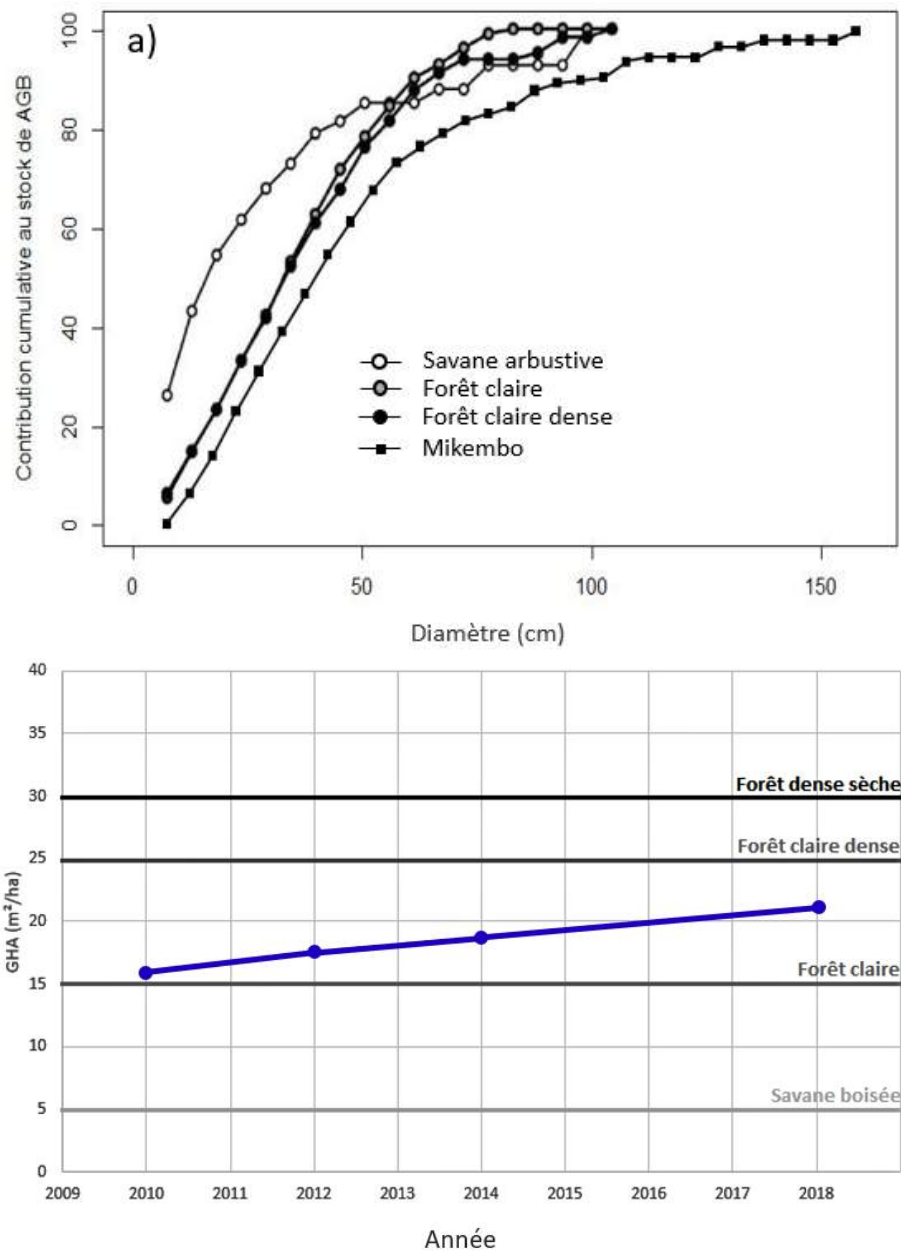


FIGURE 16 – (a) Contribution des classes de diamètre des arbres au stock d'AGB. Graphique tiré de McNicol *et al.* (2018) où la courbe représentant l'accumulation d'AGB a été ajoutée pour Mikembo. (b) Evolution de la surface terrière au fur et à mesure des années à Mikembo. Les seuils de surface terrière sont ceux de Malaisse (1982).

Savoir si un site est une forêt dégradée ou une savane mésique peut avoir des conséquences importantes sur la façon dont ces zones sont conservées et gérées. Le feu peut causer de graves dégâts aux forêts ; l'ouverture de la canopée peut causer l'apparition d'un couvert de graminées, rendant la forêt encore plus vulnérable au feu (Ratnam *et al.*, 2011). C'est probablement ce qu'il s'est passé dans la potentielle forêt dense sèche à Mikembo. En plus, l'ouverture de la forêt par le feu peut être responsable de l'invasion du sous-bois par des espèces exotiques envahissantes, nécessitant des actions coûteuses de restauration de la flore native (replantation, suivis annuels, etc).

Mais la suppression du feu dans les savanes mésiques peut aussi causer une accumulation excessive de combustible et une réduction des espèces intolérantes à l'ombrage. Sans oublier le danger porté sur la diversité des autres organismes vivant dans ces biomes tropicaux ; la richesse des vertébrés en savane à forte pluviométrie est comparable à celle que l'on retrouve en forêt (Murphy *et al.*, 2016). Donc, le fait de vouloir convertir ces écosystèmes en milieux forestiers peut s'avérer être dégradant pour la biodiversité (Parr *et al.*, 2014 ; Murphy *et al.*, 2016). Réinstaurer le régime de feu adapté peut permettre la restauration et la protection de ces écosystèmes (Ratnam *et al.*, 2011).

Les deux régressions linéaires estimant l'AGB à partir de la surface terrière (Figure 9) montrent des différences de relation entre les différents sites du miombo. Ces divergences sont probablement causées par des différences au niveau de la hauteur des arbres et/ou de la densité du bois. Ces deux facteurs sont eux-mêmes influencés par le climat et les sols. La figure montre que le peuplement de Mikembo est dense comparé aux autres forêts claires de type "miombo" étudiées.

Lorsque l'on se penche sur l'architecture du peuplement de Mikembo, on est interpellé par les grandes valeurs que peuvent prendre les hauteurs et les paramètres de houppier. Lorsque l'on compare les allométries H-D et CS-D de Mikembo avec celles provenant d'une autre étude tournée sur les savanes africaines et australiennes (Figure 17 ; Moncrieff *et al.*, 2014), on voit que les individus du site de Mikembo se placent de manière intermédiaire entre les allométries des deux continents. Moncrieff *et al.* (2014) propose qu'une large part des différences allométriques entre continents soit due à l'influence d'un nombre limité d'espèces qui présentent des relations H-D et CS-D bien différentes. Les genres *Eucalyptus* et *Corymbia* dominant les savanes australiennes présentent un houppier en forme de "sucette" tandis que les genres *Vachellia* et *Senegalia* dominant les savanes africaines présentent un houppier en forme de "parasol" (Moncrieff *et al.*, 2014). Le fait que la relation CS-D des arbres de Mikembo se situe entre l'allométrie australienne et africaine pourrait indiquer que les arbres de Mikembo présentent des formes de houppier différentes par rapport aux arbres des sites africains utilisés pour cette étude.

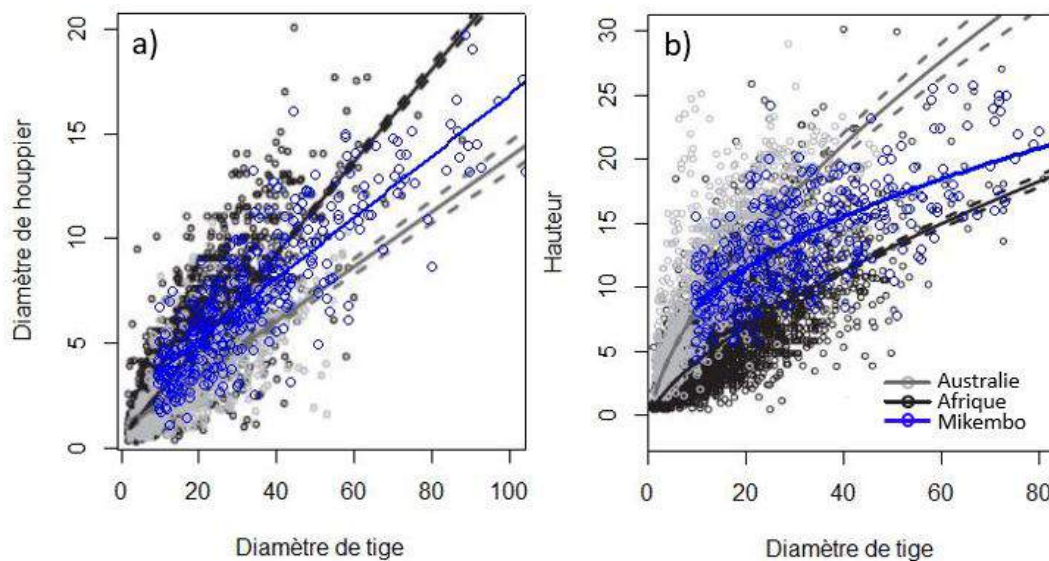


FIGURE 17 – (a) Allométries du diamètre de houppier en fonction du diamètre de tige (modèle linéaire) (b) et de la hauteur en fonction du diamètre de tige (modèle exponentiel) pour l'Australie, l'Afrique et Mikembo. Tiré de Moncrieff *et al.* (2014).

La différence d'allométrie entre le continent africain et Mikembo pourrait alors être due à seulement quelques taxons. Les arbres de Mikembo grandissent plus vite que la moyenne africaine pour ensuite atteindre l'allométrie moyenne lorsque le tronc devient plus gros. *Pterocarpus tinctorius* est une espèce présente à Mikembo qui, en moyenne, atteint 12 mètres de haut à 10 cm de DBH et se retrouve très peu sous la latitude de Lubumbashi (African Plant Database); elle peut donc être en partie responsable de la différence avec la moyenne africaine. Mais on constate que - pour les 19 espèces sélectionnées à Mikembo - la moyenne de hauteur à 10 cm de DBH est de 8,66 mètres. Ce qui est déjà bien supérieur à la moyenne africaine qui est plus basse que 5 mètres. On n'oublie pas non plus la contribution de *Marquesia macroura* qui présente une hauteur maximale beaucoup plus grande que les autres espèces étant donné que les coupes sélectives ont épargné cette espèce. Cela a permis à des individus de *Marquesia macroura* - aujourd'hui plus vieux que les individus les plus âgés des autres espèces - de développer leur stature. *Marquesia macroura* est d'ailleurs probablement la première responsable de la plus grande pente de la relation CS-D de Mikembo par rapport à la moyenne africaine au vu de son diamètre de houppier pouvant atteindre plus de 22 mètres. En plus, on constate sur le terrain que ces grands arbres montrent un houppier de forme circulaire, contrairement aux genres *Vachellia* et *Senegalia* (caractéristiques des savanes africaines) qui montraient des houppiers en forme de "parasol" (Moncrieff *et al.*, 2014).

Cela illustre la différence de structure du peuplement de Mikembo par rapport aux savanes africaines en général. Même si les perturbations anthropiques ont beaucoup joué dans le développement d'individus âgés de *Marquesia macroura*, il semblerait que la forêt claire de Mikembo - voire le miombo humide zambézien en général - représente un extrême dans les savanes d'Afrique dans l'hypothèse où ce dernier se trouve vraiment être une savane. Les arbres en plus grand nombre présentent des dimensions plus conséquentes, ce qui permet au miombo de stocker de plus grandes quantités de biomasse. Cependant, il est important de noter que l'échantillonnage de Moncrieff *et al.* (2014) est limité et n'inclut pas de sites se trouvant dans le miombo humide; or, les relations H-D sont très sensibles aux conditions environnementales. C'est d'ailleurs la raison pour laquelle Chave *et al.* (2014) a proposé l'indice "E" dans ses équations.

4.2 Estimation de la biomasse dans le miombo humide

La surface terrière est un excellent prédicteur de la biomasse aérienne à l'échelle de la sous-parcelle et de la placette. Cet attribut structural est d'ailleurs le meilleur prédicteur lorsque l'on compare des placettes de 0,25 ha. Si cet attribut est calculé uniquement avec les individus les plus gros, il devient un prédicteur très fiable à l'échelle de l'hectare. Ce paramètre s'avère donc très bien exprimer l'utilisation de l'espace au-dessus du sol (Slik *et al.*, 2010; Slik *et al.*, 2013; Jucker *et al.*, 2015; Loubota Panzou *et al.*, 2018) et, par conséquent, la biomasse aérienne. À l'échelle de l'hectare, la densité de gros arbres (NHA₅₀) montre une très bonne prédiction de la biomasse et confirme donc le rôle important des gros arbres dans les stocks de biomasse aérienne (Bastin *et al.*, 2015; Lutz *et al.*, 2018; Loubota Panzou *et al.*, 2018). Cependant, le fait que la corrélation soit bien moins marquée à l'échelle des placettes de 0,25 ha est en désaccord avec Poorter *et al.* (2015) qui avait obtenu peu de différences de corrélation lorsqu'il comparait des parcelles de 1 ha ou des parcelles de 0,1 ha en forêt dense humide. Cela peut s'expliquer par un effet purement statistique; la relation AGB-NHA₅₀ est moins bonne car on a plus de chance de tomber sur des placettes - qui présentent une surface plus petite que les sous-parcelles - avec de faibles effectifs et un nombre d'espèces réduit. Cela nous écarte de cette relation AGB-NHA₅₀ moyenne.

La biomasse aérienne - pour les deux échelles étudiées - était fortement liée aux attributs architecturaux estimés par les équations allométriques spécifiques. Cette forte relation a déjà été montrée dans d'autres études (Loubota Panzou *et al.*, 2018). Ces attributs architecturaux ont été pondérés par la surface terrière afin d'intégrer tous les arbres des sous-parcelles/placettes tout en donnant plus de poids aux gros arbres qui ont une plus forte influence sur la structure. Ces indices sont d'autant plus importants qu'ils peuvent être mesurés par différentes technologies de télédétection : des relations entre les hauteurs de Lorey mesurées par LiDAR et l'AGB ont été développées dans Saatchi *et al.* (2011) ; la surface occupée par la canopée au-dessus d'une hauteur de référence - représentant alors l'air du houppier des gros arbres - a été mesurée par LiDAR et utilisée pour expliquer les variations d'AGB dans Meyer *et al.* (2018). On peut donc imaginer un autre indice faisant intervenir la profondeur de houppier qui serait mesurée grâce au balayage laser aéroporté utilisé notamment par Jucker *et al.* (2017). Sans oublier l'utilisation de plus en plus fréquente de drones pour estimer différents paramètres à l'échelle des peuplements (TFE de Quentin Thibaut, ULiège 2019).

La régression multiple faisant intervenir la hauteur de Lorey, la surface terrière et la densité du bois pondérée par la surface terrière expliquait mieux la variation de la biomasse aérienne que n'importe quel attribut. Cette régression prend la même forme que les équations allométriques proposées par Chave *et al.* (2005) et Chave *et al.* (2014) et saisit presque toute la variation d'AGB. Cela suggère que l'application d'équations allométriques site-spécifiques peut être effectuée avec des relevés rapides de la surface terrière (notamment avec l'aide d'un relascope) et par le catalogage des espèces dominantes pour l'estimation de la densité du bois (Asner *et al.*, 2014). Cela indique que des cartes de stock de carbone pourraient être conçues dans le miombo sans un besoin excessif de temps et de main-d'œuvre, comme le requiert un inventaire de terrain. Il semblerait donc que la biomasse puisse se résumer à ces trois variables. Cependant, les mesures de terrain restent indispensables à la calibration des outils de télédétection pour mieux estimer ces prédicteurs de biomasse. Les sites de référence sont encore trop peu nombreux dans le miombo et on constate encore des décalages très importants dans les estimations de biomasse entre différentes études utilisant les techniques de télédétection (Drouet, pers. comm.).

En plus, les variables utilisées dans ces régressions multiples ne respectent pas la condition d'indépendance linéaire. Mais cette règle n'est pas souvent respectée dans la conception d'équations allométriques car le but premier est d'estimer un paramètre avec la plus grande confiance possible (Asner *et al.*, 2012), même si on ne peut pas dire qu'injecter des variables colinéaires comme prédicteurs n'a pas d'incidence sur la valeur des coefficients. De plus, les sous-parcelles/placettes peuvent potentiellement poser un problème de non-indépendance spatiale étant donné qu'elles font toutes parties du même dispositif d'inventaire permanent. Cependant la condition d'absence de corrélation spatiale des résidus de la régression a été considérée comme vérifiée ; les résidus (Annexe B) ne semblent pas suivre une tendance dans leur distribution.

La surface terrière à l'hectare (GHA) est un excellent prédicteur de la biomasse aérienne ; que ce soit à l'échelle des sous-parcelles ou des placettes. Il s'avère que, à l'échelle des placettes, ce paramètre est négativement corrélé à la diversité raréfiée dans le peuplement de Mikembo. On voit bien une divergence dans la direction des indices de diversité et de GHA dans l'analyse de la composante principale (Figure 11). Il semblerait donc qu'une augmentation de la biomasse - signifiant une augmentation de la surface terrière - soit synonyme d'une baisse de diversité spécifique dans le dispositif de Mikembo.

Pourtant, la densité du bois moyenne est aussi un estimateur d'AGB et est positivement corrélée à l'indice de Shannon à l'échelle de la placette. Cependant, la tendance de l'ACP montre plutôt une direction opposée d'AGB par rapport aux indices de diversité.

Au final, le rôle joué par la biodiversité dans le stockage de biomasse du peuplement de Mikembo n'est pas très clair par rapport à ce qui a été constaté dans une autre étude tournée sur la biomasse aérienne du miombo en Tanzanie (McNicol *et al.*, 2018), qui avait montré une corrélation positive entre l'AGB et la diversité spécifique.

4.3 L'allométrie des espèces à Mikembo

Les espèces sélectionnées à Mikembo se distinguent par des architectures bien différentes. Les espèces atteignant des grandes hauteurs sont aussi celles qui montrent un large et profond houppier. Ces espèces dominant le couvert sont aussi les plus grands contributeurs de la biomasse aérienne, en accord avec Loubota Panzou *et al.* (2018) qui a réalisé la même analyse en forêt dense humide. On y retrouve *Marquesia macroura* et *Brachystegia spiciformis* qui sont deux grands contributeurs de la biomasse aérienne de Mikembo mais aussi les genres *Julbernardia* et *Pterocarpus*.

La hauteur à diamètre maximal n'est pas corrélée aux paramètres de houppier à 10 cm de diamètre. Cela signifie que les espèces dominant la canopée n'ont pas des houppiers significativement différents au stade juvénile par rapport aux espèces des sous-bois. Des études en forêts humides ont pourtant montré que les hauts arbres avaient tendance à pousser rapidement en hauteur, au détriment de la croissance de leur houppier, pour atteindre une grande taille avant d'entamer leur reproduction (Poorter *et al.*, 2003 ; Loubota Panzou *et al.*, 2018).

En plus, cette même hauteur à diamètre maximal est positivement corrélée à l'indice de Dawkins à l'âge juvénile. Cela montre donc bel et bien le besoin en lumière plus important au stade juvénile des espèces finissant par dominer la canopée. Les arbres à plus petite stature semblent donc ne pas avoir besoin d'une croissance de houppier plus importante que les arbres à forte stature au stade juvénile ; on pourrait expliquer cela par la plus grande distance entre les arbres dans les forêts claires qui permet à la lumière d'être bien assez disponible pour les individus dans le sous-bois, sans que ces derniers n'aient eu besoin d'adapter la taille de leur houppier.

On est donc dans un peuplement qui montre une croissance rapide et une dépendance à la lumière pour les espèces à large stature. Cela suit les mêmes tendances trouvées par Iida (2011) et Poorter (2006). Mais le houppier à l'âge juvénile des espèces de sous-bois ne montre aucune adaptation particulière contrairement à ce qui a été trouvé dans d'autres études (Bohlman et O'Brien, 2006 ; Iida *et al.*, 2011 ; Kohyama *et al.*, 2003 ; Poorter *et al.*, 2003 ; Poorter *et al.* 2006 ; Thomas, 1996). Malheureusement, les arbres considérés comme "juvéniles" dans cette étude ont déjà un DBH de plus de 10 cm alors que d'autres études ont travaillé sur des jeux de données avec des individus de minimum 1 cm de DBH (King, 1996). Cela pourrait donc expliquer une partie des divergences. En plus, à nouveau, cette particularité est probablement due au fait que la hauteur à diamètre maximal est fortement tirée par *Marquesia macroura* qui présente des individus plus âgés et, par conséquent, plus hauts que les individus les plus vieux des autres espèces. Les véritables valeurs de hmax sont donc très probablement plus élevées pour la plupart des autres espèces étudiées.

La densité du bois des espèces sélectionnées peut aller de $0,561 \text{ g cm}^{-3}$ pour *Pterocarpus angolensis* et jusqu'à $0,87 \text{ g cm}^{-3}$ pour *Strychnos innocua*. Mais ce trait ne montre aucune corrélation avec les traits architecturaux. La densité du bois n'est donc pas liée à la hauteur des arbres, ce qui est en accord avec une étude de King *et al.* (2006).

Le diamètre maximal est positivement corrélé à tous les paramètres architecturaux maximaux. Cela peut s'expliquer par le fait que les arbres à plus grande stature ont besoin d'une résistance mécanique plus efficace pour tenir debout (Sterck, 2005). Ils doivent donc croître leur DBH pour parvenir à atteindre des grandes hauteurs et avoir des grands houppiers. La biomasse aérienne est très liée à ces facteurs, rappelant l'importance de la contribution des grands arbres dans la biomasse aérienne.

Les pentes des régressions de CS-D et CD-D sont toutes les deux négativement liées au diamètre et à la profondeur de houppier à 10 cm de DBH. Cette corrélation montre que les individus qui ont un petit houppier à 10 cm de DBH vont privilégier la croissance de leur houppier, que ce soit en diamètre ou en profondeur. Cependant, cette corrélation peut être causée par le fait que les coefficients d'une régression linéaire sont liés ; or, la valeur du houppier à 10 cm de diamètre est liée à l'ordonnée à l'origine qui est elle-même liée à la pente de cette régression. Cela pourrait expliquer une partie de la corrélation.

Les indices de fragmentation des branches sont tous les deux opposés à l'augmentation des paramètres architecturaux maximaux. On remarque aussi que la fragmentation des branches secondaires est liée négativement à l'AGB. L'indice, traditionnellement utilisé pour constater les dégâts de la sécheresse en forêt humide (Rutishauser *et al.*, 2011), pourrait aussi être lié - dans notre cas - à l'infestation de termites. Aucune analyse approfondie n'a été réalisée mais nous avons constaté que la plupart des arbres souffrant d'une fragmentation de leur houppier étaient infestés par des termites, alors qu'ils étaient en vie. Cette infestation pourrait donc être une des causes de la perte de vitalité de certains arbres, en plus des dégâts causés par la sécheresse saisonnière.

Le caractère multi-tiges est lié à une plus petite hauteur au stade juvénile car le nombre de tige(s) moyen est négativement corrélé à la hauteur à 10 cm de DBH. Cela indique que les espèces d'arbres qui ont plus tendance à avoir des individus multi-tiges montrent une allométrie H-D différente des espèces qui ont plus tendance à être uni-tiges. Cela est probablement causé par une stratégie instaurée par les espèces de sous-bois pour capter la lumière ; on peut observer la même stratégie pour les espèces tempérées : *Cornus*, *Corylus*, *Carpinus*, *Rhamnus*, etc (Drouet, pers. comm.).

Au final, on peut considérer que l'axe principal de l'ACP (Figure 12) - qui traduit la plus grande part de la variance - montre un continuum de stratégie : les espèces à petite stature et à tendance multi-tiges se trouvent sur la gauche de l'axe tandis que les espèces à grande stature et à tendance uni-tige se placent sur la droite de l'axe.

5 Conclusion et perspectives

En conclusion, le peuplement de Mikembo montre une biomasse aérienne au-dessus des moyennes pour une forêt claire de type "miombo". La présence d'individus plus âgés de *Marquesia macroura* est probablement responsable de la plus grande part de cette biomasse. Les paramètres architecturaux sont très efficaces pour prédire cette biomasse. Cette constatation rend pertinentes les recherches sur la télédétection pour estimer la biomasse aérienne à large échelle dans le miombo, même si la calibration de ces outils par des mesures de terrain reste indispensable. L'un des meilleurs attributs pour estimer la biomasse d'une parcelle reste la surface terrière à l'hectare.

La forêt claire de Mikembo est en train de gagner de la biomasse au fur et à mesure des années ; cela la rend donc très intéressante pour étudier l'évolution du miombo lorsque celui-ci est protégé de tout dégât provenant des activités humaines. L'hypothèse est que sa surface terrière à l'hectare va continuer à augmenter avec les années jusqu'à atteindre celle d'une forêt dense sèche. Il reste maintenant à savoir si les communautés caractéristiques du muhulu - constituées d'espèces telles que *Baphia bangweolensis*, *Entandrophragma deveoyi*, *Manilkara sp.*, etc - viendront s'y réinstaller ou si un autre type de forêt dense sèche prendra la place de la forêt claire.

L'architecture des arbres de Mikembo est assez particulière par rapport aux autres études qui ont été réalisées dans les savanes/forêts claires en Afrique. Les allométries de hauteur et de diamètre de houppier sont bien différentes et montrent des individus bien plus hauts lorsque l'on considère des diamètres de troncs pas trop imposants. Elles montrent aussi des diamètres de houppier pouvant atteindre des dimensions plus conséquentes que la moyenne africaine. Quant aux allométries interspécifiques, elles semblent montrer des croissances de houppier différentes par rapport à d'autres études effectuées en forêt dense humide, indiquant une certaine influence du milieu (miombo humide), même si les coupes de bois sélectives du passé ont probablement influencé ces résultats. Les allométries interspécifiques nous permettent aussi de constater un possible continuum de stature chez les espèces les plus abondantes du peuplement de Mikembo. Celui-ci séparerait les arbres à petite stature et à tendance multi-tiges des arbres à plus grande stature et à tendance uni-tige.

Des recherches supplémentaires dans les forêts claires de type "miombo" sont donc fortement recommandées dans l'optique de mieux comprendre où elles se situent entre les forêts et les savanes et d'adapter leur gestion et leur conservation par des régimes de feux adaptés. Tout cela dans une ambition d'atténuation des causes du réchauffement climatique et d'une utilisation durable et suffisante de ses ressources par les populations locales.

6 Bibliographie

- Abernethy K, Maisels F, White LJ. 2016. Environmental issues in central Africa. *Annual Review of Environment and Resources*, 41, 1-33. <https://doi.org/10.1146/annurev-environ-110615-085415> (14/03/2019)
- Ackerly DD. 2003. Community assembly, niche conservatism, and adaptive evolution in changing environments. *International Journal of Plant Sciences*, 164(S3), S165-S184. <https://doi.org/10.1086/368401> (08/03/2018)
- Adler PB, Salguero-Gómez R, Compagnoni A, Hsu JS, Ray-Mukherjee J, Mbeau-Ache C, Franco M. 2014. Functional traits explain variation in plant life history strategies. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(2), 740-745. <https://doi.org/10.1073/pnas.1315179111> (08/03/2019)
- Aiba SI, Kitayama K. 1999. Structure, composition and species diversity in an altitude-substrate matrix of rain forest tree communities on Mount Kinabalu, Borneo. *Plant Ecology*, 140(2), 139-157. <https://doi.org/10.1023/a:1009710618040> (08/03/2019)
- Asner GP, Mascaro J, Muller-Landau HC, Vieilledent G, Vaudry R, Rasamoelina M., Hall JS, Van Breugel M. 2012. A universal airborne LiDAR approach for tropical forest carbon mapping. *Oecologia*, 168, 1147-1160. <https://doi.org/10.1007/s00442-011-2165-z> (03/06/2019)
- Asner GP, Mascaro J. 2014. Remote Sensing of Environment Mapping tropical forest carbon : Calibrating plot estimates to a simple LiDAR metric. *Remote Sens. Environ*, 140, 614-624. <https://dx.doi.org/10.1016/j.rse> (03/06/2019)
- Aubréville A. 1957. Muhulus, termitières fossiles géantes et forêt claire Katangaise. *Bois et Forêts Tropicales*, 51, 33-39.
- Aurélié Hick. 2016. La dégradation d'un écosystème forestier péri-urbain : cas de Lubumbashi (RDC). Document non publié. Université de Liège.
- Bastin JF, Barbier N, Réjou-Méchain M, Fayolle A, Gourlet-Fleury S, Maniatis D et al. 2015. Seeing Central African forests through their largest trees. *Scientific Reports*, 5, 13156. <https://doi.org/10.1038/srep13156> (05/07/2019)
- Bastin JF, Finegold Y, Garcia C, Mollicone D, Rezende M, Routh D, Zohner CM, Crowther TW. 2019. *Science*, 365(6448), 76-79. <https://doi.org/10.1126/science.aax0848> (23/07/2019)
- Bauman D, Raspé O, Meerts P, Degreef J, Muledi JI, Drouet T. 2016. Multiscale assemblage of an ectomycorrhizal fungal community : The influence of host functional traits and soil properties in a 10-ha miombo forest. *FEMS Microbiology ecology*, 92, 1-14. <https://doi.org/10.1093/femsec/fiw151> (10/03/2019)
- David Bauman. 2016. Analyses spatialement explicites des mécanismes de structuration des communautés d'arbres. Thèse de doctorat. Université Libre de Bruxelles.
- Bohlman S, O'Brien S. 2006. Allometry, adult stature and regeneration requirement of 65 tree species on Barro Colorado Island, Panama. *Journal of Tropical Ecology*, 22(2), 123-136. <https://doi.org/10.1017/S0266467405003019> (10/03/2019)
- Bouvet A, Mermoz S, Le Toan T, Villard L, Mathieu R, Naidoo L, Asner GP. 2018. An above-ground biomass map of African savannahs and woodlands at 25 m resolution derived from ALOS PALSAR. *Remote sensing of environment*, 206, 156-173. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2017.12.030> (23/07/2019)

- Brown S, Gillespie AJ, Lugo AE. 1989. Biomass estimation methods for tropical forests with applications to forest inventory data. *Forest science*, 35(4), 881-902. <https://doi.org/10.1093/forestscience/35.4.881> (23/07/2019)
- Campbell BM. 2015. The Miombo in transition : woodlands and welfare in Africa. *Cifor*.
- Canham CD, Finzi AC, Pacala SW, Burbank DH. 1994. Causes and consequences of resource heterogeneity in forests :interspecific variation in light transmission by canopy trees, *Canadian Journal of Forest Research*, 24, 337–349, <https://doi.org/10.1139/x94-046> (10/03/2019)
- Carreiras J, Melo J, Vasconcelos M. 2013. Estimating the above-ground biomass in miombo savanna woodlands (Mozambique, East Africa) using L-band synthetic aperture radar data. *Remote Sensing*, 5(4), 1524-1548. <https://doi.org/10.3390/rs5041524> (04/06/2019)
- Chave J, Condit R, Aguilar S, Hernandez A, Lao S, Perez R. 2004. Error propagation and scaling for tropical forest biomass estimates. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B : Biological Sciences*, 359(1443), 409-420. <https://doi.org/10.1098/rstb.2003.1425> (07/08/2019)
- Chave J, Andalo C, Brown S, Cairns MA, Chambers JQ, Eamus D et al. 2005. Tree allometry and improved estimation of carbon stocks and balance in tropical forests. *Oecologia*, 145(1), 87-99. <https://doi.org/10.1007/s00442-005-0100-x> (23/07/2019)
- Chave J, Coomes D, Jansen S, Lewis SL, Swenson NG, Zanne AE. 2009. Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology letters*, 12, 351–366. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01285.x> (11/03/2019)
- Chave J, Réjou-Méchain M, Búrquez A, Chidumayo E, Colgan MS, Delitti WB et al. 2014. Improved allometric models to estimate the aboveground biomass of tropical trees. *Global change biology*, 20, 3177–3190. <https://doi.org/10.1111/gcb.12629> (08/03/2019)
- Chamshama SAO, Mugasha AG, Zahabu E. 2004. Stand biomass and volume estimation for Miombo woodlands at Kitulungalo, Morogoro, Tanzania. *The Southern African Forestry Journal*, 200(1), 59-70. <https://doi.org/10.1080/20702620.2004.10431761> (04/06/2019)
- Chidumayo EN, Gumbo DJ. 2010. The dry forests and woodlands of Africa. *Earthscan*.
- Chidumayo EN, Gumbo DJ. 2013. The environmental impacts of charcoal production in tropical ecosystems of the world : A synthesis. *Energy for Sustainable Development*, 17(2), 86-94. <https://doi.org/10.1016/j.esd.2012.07.004> (08/03/2019)
- Clark DB, Kellner JR. 2012. Tropical forest biomass estimation and the fallacy of misplaced concreteness. *Journal of Vegetation Science*, 23, 1191–1196. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2012.01471.x> (15/03/2019)
- Condit R, Hubbell SP, Foster RB. 1995. Mortality rate of 205 neotropical tree and shrub species and the impact of a severe drought. *Ecological Monographs*, 65, 419–439. <https://doi.org/10.2307/2963497> (10/03/2019)
- Conservatoire et jardin botaniques de la ville de Genève. African Plant Data Base. <https://www.ville-ge.ch/musinfo/bd/cjb/africa/recherche.php> (08/08/2019)
- Dawkins HC. 1958. The management of natural tropical highforests with special reference to Uganda. *Imperial Forestry Institute, University of Oxford. Institute Paper* 34, 155.
- Descoings B. 1978, Les formations herbeuses dans la classification phytogéographique de Yangambi, *Adansonia*, 18 (2), 243-256. <http://www.documentation.ird.fr/hor/fdi:09550> (08/03/2019)
- Dewees PA, Campbell BM, Katerere Y, Siteo A, Cunningham AB, Angelsen A, Wunder S. 2010. Managing the miombo woodlands of southern Africa : policies, incentives and options for the rural poor. *Journal of natural resources policy research*, 2(1), 57-73. <https://doi.org/10.1080/19390450903350846> (08/03/2019)

- Dexter KG, Smart B, Baldauf C, Baker TR, Balinga MP, Brienen RJW et al. 2015. Floristics and biogeography of vegetation in seasonally dry tropical regions. *International Forestry Review*, 17, 10–32. <https://doi.org/10.1505/146554815815834859> (08/03/2019)
- Dexter KG, Pennington RT, Oliveira-filho AT, Bueno ML, Miranda PLS De, Neves DM, Osborne C. 2018. Inserting Tropical Dry Forests Into the Discussion on Biome Transitions in the Tropics. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 6, 1–7. <https://doi.org/10.3389/fevo.2018.00104> (07/06/2019)
- Dobbertin M. 2005. Tree growth as indicator of tree vitality and of tree reaction to environmental stress : a review. *European Journal of Forest Research*, 124, 319–333. <https://doi.org/10.1007/s10342-005-0085-3> (10/03/2019)
- Doetterl S, Kearsley E, Bauters M, Hufkens K, Lisingo J, Baert G, Verbeeck H, Boeckx P. 2015. Aboveground vs. belowground carbon stocks in African tropical lowland rainforest : Drivers and implications. *PLoS One*, 10, 1–14. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0143209> (11/03/2019)
- Dube T, Muchena R, Masocha M, Shoko C. 2018. Estimating soil organic and aboveground woody carbon stock in a protected dry Miombo ecosystem, Zimbabwe : Landsat 8 OLI data applications. *Physics and Chemistry of the Earth, Parts A/B/C*, 105, 154-160. <https://doi.org/10.1016/j.pce.2018.03.007> (04/06/2019)
- Eggleston HS, Buendia L, Miwa K, Ngara T, Tanabe K. 2006. Guidelines for national greenhouse gas inventories Technical Report 4 Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC) IGES. *Institute for Global Environmental Strategies*, 5.
- Ene LT, Næsset E, Gobakken T, Bollandsås OM, Mauya EW, Zahabu E. 2017. Large-scale estimation of change in aboveground biomass in miombo woodlands using airborne laser scanning and national forest inventory data. *Remote Sensing of Environment*, 188, 106-117. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2016.10.046> (04/06/2019)
- Fayolle A, Vleminckx J, Lejeune P, Loubota Panzou GJ, Drouet T, Swaine MD, Biwole A, Doucet J-L, Bauwens S. 2016. Taller trees, denser stands and greater biomass in semi-deciduous than in evergreen lowland central African forests. *Forest ecology and management*, 374, 42–50. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.04.033> (11/03/2019)
- Fayolle A, Swaine MD, Aleman J, Azihou AF, Bauman D, Te Beest M et al. 2019. A sharp floristic discontinuity revealed by the biogeographic regionalization of African savannas. *Journal of biogeography*, 46(2), 454-465. <https://doi.org/10.1111/jbi.13475> (29/07/019)
- Feldpausch TR, Banin L, Phillips OL, Baker TR, Lewis SL, Quesada CA et al. 2011. Height-diameter allometry of tropical forest trees. *Biogeosciences*, 8, 1081–1106. <https://doi.org/10.5194/bg-8-1081-2011> (08/03/2019)
- Ferry B, Morneau F, Bontemps JD, Blanc L, Freycon, V. 2010. Higher treefall rates on slopes and waterlogged soils result in lower stand biomass and productivity in a tropical rain forest. *Journal of ecology*, 98(1), 106-116. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2009.01604.x> (08/03/2019)
- Finegan B, Camacho M, Zamora N. 1999. Diameter increment patterns among 106 tree species in a logged and silviculturally treated Costa Rican rain forest. *Forest Ecology and Management*, 121(3), 159-176. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(98\)00551-9](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(98)00551-9) (10/03/2019)
- Freson R, Goffine, G, et Malaisse F. 1974. Ecological effects of the regressive succession in muhulu-miombo-savanna in Upper Shaba, Zaire. *Proceedings of the first international congress of ecology. Structure, functioning and management of ecosystems, The Hague.*, 365-371.
- Frost PGH, Medina E, Menaut JC, Solbrig O, Swift M, Walker B. 1986. Response of savannas to stress and disturbance. *Biological International (Special Issue)* 10, 1-78.

- Goncalves FMP. 2019. Effect of shifting cultivation and charcoal production on structure, dynamic and above-ground biomass in the Angolan miombo and dry woodlands. Thèse de doctorat. University of Hamburg.
- Halperin J, LeMay V, Chidumayo E, Verchot L, Marshall P. 2016. Model-based estimation of above-ground biomass in the miombo ecoregion of Zambia. *Forest Ecosystems*, 3, 1–17. <https://doi.org/10.1186/s40663-016-0077-4> (08/03/2019)
- Higgins SI, Buitenwerf R, Moncrieff GR. 2016. Defining functional biomes and monitoring their change globally. *Global Change Biology*, 22, 3583–3593. <https://doi.org/10.1111/gcb.13367> (08/03/2019)
- Huntley BJ. 1982. Southern African savannas. *Ecology of tropical savannas*, 101-109.
- Iida Y, Kohyama TS, Kubo T, Kassim AR, Poorter L, Sterck F, Potts, MD. 2011. Tree architecture and life-history strategies across 200 co-occurring tropical tree species. *Functional Ecology*, 25(6), 1260–1268. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2011.01884.x> (08/07/2019)
- Jew EKK, Dougill AJ, Sallu SM, O’Connell J, Benton TG. 2016. Miombo woodland under threat : Consequences for tree diversity and carbon storage. *Forest Ecology and Management*, 361, 144–153. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.11.011> (08/03/2019)
- JSTOR, Global Plants, <https://plants.jstor.org/> (09/08/2019)
- Jucker T, Bouriaud O, Coomes DA. 2015. Crown plasticity enables trees to optimize canopy packing in mixed-species forests. *Functional Ecology*, 29, 1078–1086. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12428> (05/07/2019)
- Jucker T, Caspersen J, Chave J, Antin C, Barbier N, Bongers F et al. 2017. Allometric equations for integrating remote sensing imagery into forest monitoring programmes. *Global Change Biology*, 23(1), 177-190. <https://doi.org/10.1111/gcb.13388> (29/07/2019)
- Kalaba FK, Quinn CH, Dougill AJ, Vinya R. 2013. Floristic composition, species diversity and carbon storage in charcoal and agriculture fallows and management implications in Miombo woodlands of Zambia. *Forest Ecology and Management*, 304, 99-109. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.04.024> (04/06/2019)
- Kashindye A, Mtalo E, Mpanda MM, Liwa E, Giliba R. 2013. Multi-temporal assessment of forest cover, stocking parameters and above-ground tree biomass dynamics in miombo woodlands of Tanzania. *African Journal of Environmental Science and Technology*, 7(7), 611-623. <https://doi.org/10.5897/AJEST12.159> (04/06/2019)
- King DA. 1996. Allometry and life history of tropical trees. *Journal of Tropical Ecology*, 12(1), <https://doi.org/10.1017/S0266467400009299> (08/07/2019)
- Kohyama T, Suzuki E, Partomihardjo T, Yamada T, Kubo T. 2003. Tree species differentiation in growth, recruitment and allometry in relation to maximum height in a Bornean mixed dipterocarp forest. *Journal of Ecology*, 91(5), 797–806. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2003.00810.x> (08/07/2019)
- King DA, Davies SJ, Tan S, Noor NSM. 2006. The role of wood density and stem support costs in the growth and mortality of tropical trees. *Journal of Ecology*, 94(3), 670–680. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2006.01112.x> (08/07/2019)
- Lehmann CE, Archibald SA, Hoffmann WA, Bond WJ. 2011. Deciphering the distribution of the savanna biome. *New Phytologist*, 191(1), 197-209. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.03689.x> (23/07/2019)
- Lehmann CE, Anderson TM, Sankaran M, Higgins SI, Archibald S, Hoffmann WA et al. 2014. Savanna vegetation-fire-climate relationships differ among continents. *Science*, 343(6170), 548-552. <https://doi.org/10.1126/science.1247355> (23/07/2019)

- Lewis SL, Sonké B, Sunderland T, Begne SK, Lopez-Gonzalez G, Van Der Heijden GM et al. 2013. Above-ground biomass and structure of 260 African tropical forests. *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences*, 368, 20120295–20120295. <https://doi.org/10.1098/rstb.2012.0295> (11/03/2019)
- Linder HP, Harris DJ, Botanic R. 2014. The evolution of African plant diversity. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 2, 38. <https://doi.org/10.3389/fevo.2014.00038> (31/05/2019)
- Loubota Panzou G, Fayolle A, Feldpausch TR, Ligot G, Doucet JL, Forni E, Zombo I, Mazengue M, Loumeto JJ, Gourlet-Fleury S. 2018. What controls local-scale aboveground biomass variation in central Africa? Testing structural, composition and architectural attributes. *Forest Ecology and Management*, 429, 570-578. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.07.056> (08/07/2019)
- Loubota Panzou G, Ligot G, Gourlet-Fleury S, Doucet JL, Forni E, Loumeto JJ, Fayolle A. 2018. Architectural differences associated with functional traits among 45 coexisting tree species in Central Africa. *Functional Ecology*, 32(11), 2583-2593. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13198> (08/07/2019)
- Lutz JA, Furniss TJ, Johnson DJ, Davies SJ, Allen D, Alonso A et al. 2018. Global importance of large-diameter trees. *Global Ecology and Biogeography*, 27(7), 849-864. <https://doi.org/10.1111/geb.12747> (05/07/2019)
- Malaisse-Mousset M. 1974. Premier aperçu sur la microflore de quelques sols du Haut-Shaba (Zaire). *Pédologie*, 24, 64-70.
- Malaisse F. 1978. The miombo ecosystem. *Tropical forest ecosystems : a state-of-knowledge report*, 589-606.
- Malaisse F. 1979. L'homme dans la forêt claire zambézienne. Contribution à l'étude de l'écosystème forêt claire (Miombo). *African Economic History*, 7, 38-61.
- Malaisse F. 1982. Evolution of the woody structure in a regressive zambezian succession : dry evergreen forest-open forest - wooded savanna (Luiswishi, Shaba, Zaire). *Geo-Eco-Trop*, 6(4) (sous presse).
- Malaisse, F. 1997. Se nourrir en forêt claire africaine : approche écologique et nutritionnelle. *Presses agronomiques de Gembloux*.
- Malimbwi RE, Solberg B. 1994. Estimation of Biomass and Volume in Miombo Woodland Kitulungalo Forest Reserve , *Journal of Tropical Forest Science*, 7, 230–242. <https://www.jstor.org/stable/43581809> (29/07/2019).
- Marshall AR, Willcock S, Platts PJ, Lovett JC, Balmford A, Burgess N et al. 2012. Measuring and modelling above-ground carbon and tree allometry along a tropical elevation gradient, *Biological Conservation*, 154, 20–33, <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2012.03.017> (08/03/2019)
- Martin AR, Thomas SC. 2011. A Reassessment of Carbon Content in Tropical Trees. *PLoS ONE*, 6(8), e23533. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0023533> (03/06/2019)
- Martínez Cano I, Muller-Landau HC, Wright SJ, Bohlman SA, Pacala SW. 2019. Tropical tree height and crown allometries for the Barro Colorado Nature Monument, Panama : a comparison of alternative hierarchical models incorporating interspecific variation in relation to life history traits. *Biogeosciences*, 16, 847–862. <https://doi.org/10.5194/bg-16-847-2019> (08/03/2019)
- Mayaux P, Bartholomé E, Fritz S, Belward A. 2004. A new land-cover map of Africa for the year 2000. *Journal of Biogeography*, 31(6), 861-877. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2004.01073.x> (10/06/2019)
- Mbwambo L, Valkonen S, Kuutti V. 2008. Structure and dynamics of miombo woodland stands at Kitulungalo Forest Reserve, Tanzania. *Forest Research*, 98, 10-19.

- McNicol IM, Ryan CM, Williams M. 2015. How resilient are African woodlands to disturbance from shifting cultivation? *Ecol. Appl.* 25, 2330–2336. <https://doi.org/10.1890/14-2165.1> (08/03/2019)
- McNicol IM, Ryan CM, Mitchard ETA. 2018. Carbon losses from deforestation and widespread degradation offset by extensive growth in African woodlands. *Nature Communications*, 9(1), 3045. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-05386-z> (08/03/2019)
- McNicol IM, Ryan CM, Dexter KG, Ball SMJ, Williams M. 2018. Aboveground Carbon Storage and Its Links to Stand Structure, Tree Diversity and Floristic Composition in South-Eastern Tanzania. *Ecosystems*, 21, 740–754. <https://doi.org/10.1007/s10021-017-0180-6>(08/03/2019)
- Mensah, S, Seifert T, Pretzsch H, Seydack A, du Toit B, Uhl E, Pienaar OL, Kunneke A. 2017. Height – Diameter allometry in South Africa’s indigenous high forests : Assessing generic models performance and function forms. *Forest Ecology and Management*, 410, 1–11. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.12.030> (08/03/2019)
- Meyer V, Saatchi S, Clark DB, Keller M, Vincent G, Ferraz A, Espírito-Santo F, d’Oliveira MVN, Kaki D, Chave J. 2018. Canopy area of large trees explains aboveground biomass variations across neotropical forest landscapes. *Biogeosciences*, 15, 3377–3390. <https://doi.org/10.5194/bg-15-3377-2018> (05/07/2019)
- Miombo Network Group, SASSCAL. "Miombo Network" <http://www.sasscal.org/miombo-network/> (07/08/2019)
- Missanjo E, Kamanga-Thole G. 2015. Estimation of biomass and carbon stock for Miombo Woodland in Dzalanyama forest reserve, Malawi. *Research Journal of Agriculture and Forestry Sciences ISSN*, 2320, 6063.
- Mittermeier RA, Pilgrim JD, da Fonseca GAB, Kormos C, Mittermeier CG, Brooks TM, Konstant WR. 2003. Wilderness and biodiversity conservation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 100(8), 10309–10313. <https://doi.org/10.1073/pnas.1732458100> (08/03/2019)
- Moncrieff GR, Lehmann CE, Schnitzler J, Gambiza J, Hiernaux P, Ryan CM, Shackleton CM, Williams RJ, Higgins SI. 2014. Contrasting architecture of key African and Australian savanna tree taxa drives intercontinental structural divergence. *Global ecology and biogeography*, 23(11), 1235–1244. <https://doi.org/10.1111/geb.12205> (29/07/2019)
- Moncrieff GR, Bond WJ, Higgins SI. 2016. Revising the biome concept for understanding and predicting global change impacts. *Journal of Biogeography*, 43(5), 863–873. <https://doi.org/10.1111/jbi.12701> (08/03/2019)
- Moravie MA, Durand M, Houllier F. 1999. Ecological meaning and predictive ability of social status, vigour and competition indices in a tropical rain forest (India). *Forest Ecology and Management*, 117(1-3), 221–240. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(98\)00480-0](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(98)00480-0) (10/03/2019)
- Muledi JI. 2016. Ecologie fonctionnelle et dendroécologie d’une forêt claire de la Plaine de Lubumbashi. Thèse de doctorat. Université de Lubumbashi.
- Muledi JI, Drouet T, Lejoly J, Luhembwe MN, Shutcha MN, Meerts P. 2018. Les dispositifs permanents du «Sanctuaire Mikembo» (Haut-Katanga), des outils pour le monitoring de la forêt claire katangaise anthropisée. *Anthropisation des paysages katangais*, 101.
- Munyemba Kankumbi F. Quantification et modélisation de la dynamique paysagère dans la région de Lubumbashi : évaluation de l’impact écologique des dépôts issus de la pyrométallurgie. 2010. Thèse de doctorat. Université de Lubumbashi.
- Murphy BP, Andersen AN, Parr CL. 2016. The underestimated biodiversity of tropical grassy biomes. *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences*, 371(1703), 20150319. <https://doi.org/10.1098/rstb.2015.0319> (08/08/2019)

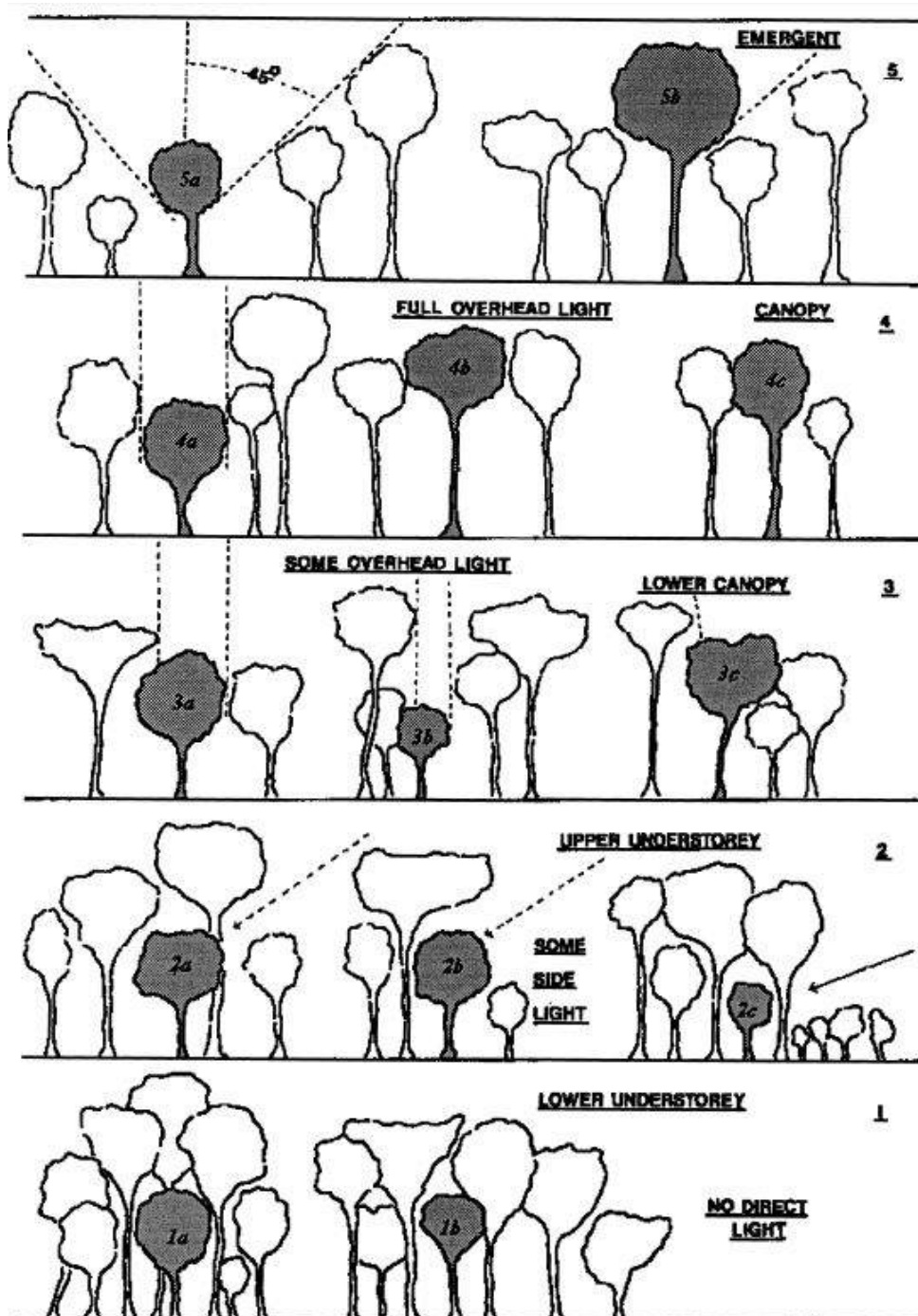
- Mwampashi, YP. Woodland structure, basic density and above ground carbon stock estimations of wet miombo woodlands in Mbozi district Tanzania. 2013. Thèse de doctorat. Sokoine University of Agriculture.
- Nepstad DC, Tohver IM, Ray D, Moutinho P, Cardinot G. 2007. Mortality of large trees and lianas following experimental drought in an amazon forest. *Ecology*, 88, 2259–2269. <https://doi.org/10.1890/06-1046.1> (10/03/2019)
- Niklas KJ. 1994. Plant allometry : the scaling of form and process. textitUniversity of Chicago Press.
- Nkulu FY, Mwamba CT, Kimonge IM, Djibu K. 2018. Contribution à l'estimation de la biomasse aérienne des forêts Miombo du Haut Katanga : Etude préliminaire (RD Congo). *International Journal of Innovation and Applied Studies*, 24(3), 1385-1391.
- Olson DM, Dinerstein E, Wikramanayake ED, Burgess ND, Powell GV, Underwood EC. 2001. Terrestrial Ecoregions of the World : A New Map of Life on Earth. *BioScience*, 51(11), 933-938. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2001\)051\[0933 :TEOTWA\]2.0.CO ;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2001)051[0933 :TEOTWA]2.0.CO ;2) (31/05/2019)
- Osborne CP, Charles-Dominique T, Stevens N, Bond WJ, Midgley G, Lehmann, CE. 2018. Human impacts in African savannas are mediated by plant functional traits. *New Phytologist*, 220(1), 10-24. <https://doi.org/10.1111/nph.15236> (03/06/2019)
- Pan Y, Birdsey RA, Phillips OL, Jackson RB. 2013. The Structure, Distribution, and Biomass of the World's Forests. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 44, 593–622. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110512-135914> (17/03/2019)
- Parr CL, Lehmann CE, Bond WJ, Hoffmann WA, Andersen AN. 2014. Tropical grassy biomes : misunderstood, neglected, and under threat. *Trends in ecology and evolution*, 29(4), 205–213. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2014.02.004> (08/08/2019)
- Passing H, Bablok W. 1983. A New Biometrical Procedure for Testing the Equality of Measurements from Two Different Analytical Methods. *Clinical Chemistry and Laboratory Medicine*, 21, 709-720. <https://doi.org/10.1515/cclm.1983.21.11.709> (29/07/2019)
- Pennington RT, Lehmann CER, Rowland LM. 2018. Tropical savannas and dry forests. *Current Biology*, 28, R541–R545. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2018.03.014> (08/03/2019)
- Peña-Claros M, Fredericksen TS, Alarcón A, Blate GM, Choque U, Leñaño C. 2008. Beyond reduced-impact logging : Silvicultural treatments to increase growth rates of tropical trees. *Forest Ecology and Management*, 256, 1458–1467. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.11.013> (10/03/2019)
- Phillips OL, Van Der Heijden G, Lewis SL, López González G, Aragão L, Lloyd J, Malhi Y, Monteagudo A, Almeida S, Dávila EA. 2010. Drought–mortality relationships for tropical forests. *New Phytologist*, 187, 631–646. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03359.x> (10/03/2019)
- Platts PJ, Ahrends A, Mulligan M, Gereau RE, Fanning E, Marchant R, Lovett JC, Marshall AR, Pellikka PKE, McClean CJ. 2010. Can distribution models help refine inventory-based estimates of conservation priority? A case study in the Eastern Arc forests of Tanzania and Kenya. *Diversity and Distributions*, 16(4), 628–642. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2010.00668.x> (08/03/2019)
- Poorter L, Bongers F, Sterck FJ, Wöll H. 2003. Architecture of 53 rain forest tree species differing in adult stature and shade tolerance. *Ecology*, 84(3), 602-608. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2003\)084\[0602 :AORFTS\]2.0.CO ;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2003)084[0602 :AORFTS]2.0.CO ;2) (08/07/2019)
- Poorter L, Bongers L, Bongers F. 2006. Architecture of 54 moist-forest tree species : traits, trade-offs, and functional groups. *Ecology*, 87(5), 1289-1301. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[1289 :AOMTST\]2.0.CO ;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[1289 :AOMTST]2.0.CO ;2) (10/03/2019)

- Poorter L, Van Der Sande MT, Thompson J, Arets EJMM, Alarcón A, Álvarez-Sánchez J, Bongers F. 2015. Diversity enhances carbon storage in tropical forests. *Global Ecology and Biogeography*, 24(11), 1314-1328. <https://doi.org/10.1111/geb.12364> (08/08/2019)
- Ratnam J, Bond WJ, Fensham RJ, Hoffmann WA, Archibald S, Lehmann CE et al. 2011. When is a 'forest' a savanna, and why does it matter?. *Global Ecology and Biogeography*, 20(5), 653-660. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2010.00634.x> (23/07/2019)
- Ribeiro NS, Matos CN, Moura IR, Washington-Allen RA, Ribeiro AI. 2013. Monitoring vegetation dynamics and carbon stock density in miombo woodlands. *Carbon balance and management*, 8(1), 11. <https://doi.org/10.1186/1750-0680-8-11> (04/06/2019)
- Rutishauser E, Barthélémy D, Blanc L, Eric-André N. 2011. Crown fragmentation assessment in tropical trees : Method, insights and perspectives. *Forest Ecology and Management*, 261(3), 400-407. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.10.025> (10/03/2019)
- Ryan, CM, Williams M, Grace J. 2011. Above-and belowground carbon stocks in a miombo woodland landscape of Mozambique. *Biotropica*, 43(4), 423-432. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2010.00713.x> (17/03/2019)
- Ryan CM, Owen M, Lehmann C, Pritchard R, McNicol I, Fisher JA. 2016. Ecosystem services from southern African woodlands and their future under global change. *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences*, 371, 20150312. <https://doi.org/10.1098/rstb.2015.0312> (08/03/2019)
- Saatchi SS, Harris NL, Brown S, Lefsky M, Mitchard ET, Salas W. 2011. Benchmark map of forest carbon stocks in tropical regions across three continents. *Proceedings of the national academy of sciences*, 108, 9899-9904. <https://doi.org/10.1073/pnas.1019576108> (08/03/2019)
- Santos F. 2010. Le kappa de Cohen : un outil de mesure de l'accord inter-juges sur des caractères qualitatifs.
- Schmitz A. 1962. Les muhulu du Haut-Katanga méridional. *Bulletin du Jardin botanique de l'Etat, Bruxelles/Bulletin van den Rijksplantentuin, Brussel*, 221-299.
- Schmitz A. 1971. La végétation de la plaine de Lubumbashi : Région d'Elisabethville (Haut-Katanga). *Publication INEAC, Bruxelles.*, 388.
- Schrire BD, Lavin MATT, Lewis GP. 2005. Global distribution patterns of the Leguminosae : insights from recent phylogenies. *Biologische skrifter*, 55, 375-422.
- Shirima DD, Munishi PK, Lewis SL, Burgess ND, Marshall AR, Balmford A, Swetnam RD, Zahabu EM. 2011. Carbon storage, structure and composition of miombo woodlands in Tanzania's Eastern Arc Mountains. *African Journal of Ecology*, 49(3), 332-342. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2028.2011.01269.x> (04/06/2019)
- Shirima DD, Totland Ø, Munishi PKT, Moe SR. 2015. Relationships between tree species richness, evenness and aboveground carbon storage in montane forests and miombo woodlands of Tanzania. *Basic and Applied Ecology*, 16(3), 239-249. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2014.11.008> (12/03/2019)
- Sikuzani YU, Malaisse F, Kaleba SC, Kankumbi FM, Bogaert J. 2017. Le rayon de déforestation autour de la ville de Lubumbashi (Haut-Katanga, R.D. Congo) : synthèse. *Tropicultura*, 35(3), 215-221. <http://hdl.handle.net/2268/227665> (08/03/2019)
- Slik JWF. 2004. El Nino droughts and their effects on tree species composition and diversity in tropical rain forests. *Oecologia*, 141, 114-120. <https://doi.org/10.1007/s00442-004-1635-y> (10/03/2019)

- Slik JWF, Aiba SI, Brearley FQ, Cannon CH, Forshed O, Kitayama K et al. 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. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2009.00489.x> (08/08/2019)
- Slik JF, Paoli G, McGuire K, Amaral I, Barroso J, Bastian M et al. 2013. Large trees drive forest aboveground biomass variation in moist lowland forests across the tropics. *Global ecology and biogeography*, 22(12), 1261–1271. <https://doi.org/10.1111/geb.12092> (11/03/2019)
- Sterck FJ, Schieving F, Lemmens A, Pons TL. 2005. Performance of trees in forest canopies : explorations with a bottom-up functional–structural plant growth model. *New Phytologist*, 166(3), 827-843. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2005.01342.x> (29/07/2019)
- Synnott TJ. 1979. A manual of permanent plot procedure for tropical rainforests. *Commonwealth Forestry Institute, University of Oxford*, 67.
- Sullivan MJ, Lewis SL, Hubau W, Qie L, Baker TR, Banin LF et al. 2018. Field methods for sampling tree height for tropical forest biomass estimation. *Methods in ecology and evolution*, 9(5), 1179–1189. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12962> (10/03/2019)
- Tamene L, Mponela P, Sileshi G, Chen J, Tondoh J. 2016. Spatial variation in tree density and estimated aboveground carbon stocks in Southern Africa. *Forests*, 7(3), 57. <https://doi.org/10.3390/f7030057> (04/06/2019)
- Thibaut Q. 2019. Structure d'une forêt claire de type miombo par imageries drone et satellitaire, Travail de fin d'étude. Gembloux Agro-Bio Tech (ULiège).
- Thomas SC. 1996. Asymptotic height as a predictor of growth and allometric characteristics in Malaysian rain forest trees. *American Journal of Botany*, 83(5), 556–566. <https://doi.org/10.2307/2445913> (08/07/2019)
- Timberlake J, Chidumayo E. 2001. Miombo ecoregion vision report, *BFA, Occasional Publications in Biodiversity*, 20.
- Villegas Z, Choque U, Peña-Claros M, Pariona W, Leñaño C, J.C.Licona, Alarcón A, Mostacedo B. 2008. Silvicultural treatments enhance growth rates of future crop trees in a tropical dry forest. *Forest Ecology and Management*, 258, 971–977. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.10.031> (10/03/2019)
- Violle C, Navas ML, Vile D, Kazakou E, Fortunel C, Hummel I, Garnier E. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116(5), 882-892. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x> (08/03/2019)
- Westoby M, Falster DS, Moles AT, Vesk PA, Wright IJ. 2002. Plant ecological strategies : some leading dimensions of variation between species. *Annual review of ecology and systematics*, 33(1), 125-159. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150452> (08/03/2019)
- White F. 1986. The vegetation of Africa. *Natural Resources Research*, 20.
- Zimudzi C, Chapano C. 2016. Diversity, population structure, and above ground biomass in woody species on Ngomakurira Mountain, Domboshawa, Zimbabwe. *International Journal of Biodiversity*, 2016. <https://doi.org/10.1155/2016/4909158> (04/06/2019)

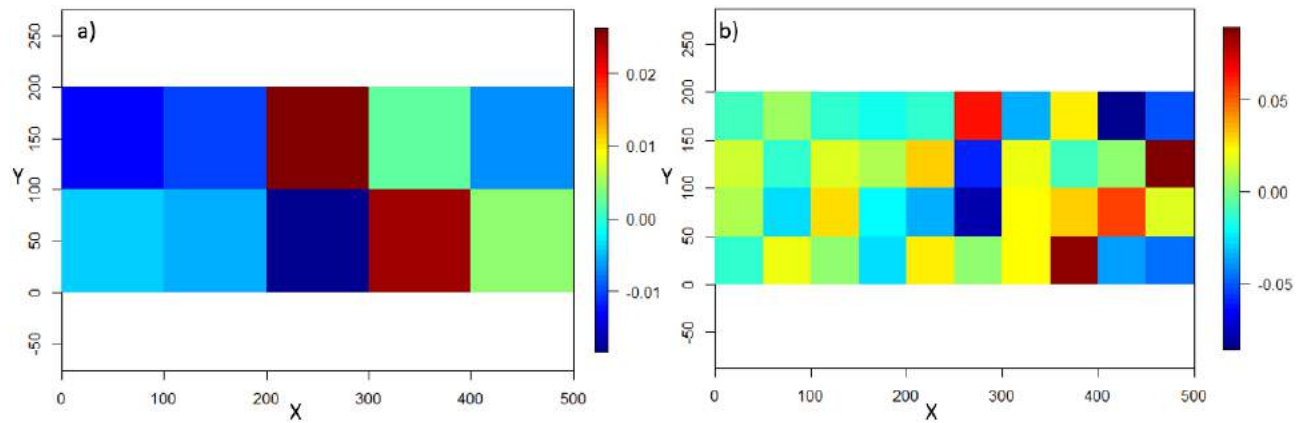
A Annexes

A.1 Annexe A



Évaluation de l'indice de Dawkins (Synnott, 1979). La classification originale (Dawkins, 1958) est basée sur la position de couronne dans la canopée et sur la proportion de couronne exposée à la lumière. Elle distingue 5 classes d'arbres : "daw1", arbres du sous-étage inférieur, entièrement ombragés verticalement et latéralement par d'autres couronnes ; "daw2", arbres du sous-étage supérieur, entièrement ombragés verticalement mais avec une lumière latérale directe ; "daw3", arbres du couvert inférieur, partiellement exposés et partiellement ombragés verticalement par d'autres couronnes ; "daw4", arbres du couvert supérieur, entièrement exposés verticalement mais avec d'autres couronnes latéralement ; "daw5", émergents, entièrement exposés et sans occurrence pour la lumière. Tiré de Moravie *et al.* (1999).

A.2 Annexe B



Répartition spatiale des résidus de la régression linéaire avec $\ln(H_{Lorey})$, $\ln(GHA)$ et $\ln(\rho_{pond})$ comme variables explicatives et $\ln(AGB)$ comme variable à expliquer (a) entre les 10 sous-parcelles et (b) entre les 40 placettes.

A.3 Annexe C



Photo du sous-bois dans le dispositif d'inventaire permanent de Mikembo (11/04/2019) @QuentinThibaut

A.4 Annexe D



Photo d'une termitière dans le dispositif d'inventaire permanent de Mikembo (29/04/2019)
@PierreJacques

A.5 Annexe E



Photo du sol dans le dispositif d'inventaire permanent de Mikembo (29/04/2019)
@PierreJacques

A.6 Annexe F

Photo de la plaine soumise à des feux contrôlés réguliers dans le sanctuaire de Mikembo. Forêt claire de type "miombo" en arrière-plan (11/04/2019) @QuentinThibaut