



Gembloux Agro-Bio Tech
Université de Liège



COMMUNAUTE FRANCAISE DE BELGIQUE
ACADEMIE UNIVERSITAIRE WALLONIE-EUROPE
UNIVERSITE DE LIEGE - GEMBLoux AGRO-BIO TECH

Origine et dynamique des populations d'arbres des forêts denses humides
d'Afrique Centrale, le cas de *Lophira alata* Banks ex Gaertn C.F.
(Ochnaceae)

Achille B. Biwolé

Essai présenté en vue de l'obtention du grade de docteur en sciences
agronomiques et ingénierie biologique

Promoteurs : Pr. Jean-Louis DOUCET, Dr. Jean Lagarde BETTI

Année 2015

Copyright. Aux termes de la loi belge du 30 juin 1994, sur le droit d'auteur et les droits voisins seul l'auteur a le droit de reproduire partiellement ou complètement cet ouvrage de quelque façon et forme que ce soit ou d'en autoriser la reproduction partielle ou complète de quelque manière et sous quelque forme que ce soit. Toute photocopie ou reproduction sous autre forme est donc faite en violation de la dite loi et des modifications ultérieures.

A mon oncle, le Professeur Bruno Bekolo Ebé

Achille B. Biwolé (Année 2015) Origine et dynamique des populations d'arbres des forêts denses humides d'Afrique Centrale, le cas de *Lophira alata* Banks ex Gaertn C.F. (Ochnaceae). Thèse de doctorat. Université de Liège – Gembloux Agro-Bio Tech, 117 p., 16 tabl. 23 fig.

Résumé

La canopée des forêts denses humides d'Afrique centrale se caractérise par l'abondance d'arbres héliophiles appartenant à plusieurs espèces, ce qui indiquerait que des conditions favorables pour leur régénération ont jadis prévalu. Aujourd'hui, ce ne serait plus le cas au regard de la structure démographique de leurs populations, laquelle témoigne généralement de déficits de régénération. L'installation de telles espèces en forêt dense humide suggère des ouvertures importantes du couvert forestier. De tels événements auraient pu survenir lors de changements climatiques et/ou de perturbations anthropiques d'ampleur. Le risque de diminution de leurs populations est accru par le fait que de nombreuses espèces sont exploitées pour le bois d'œuvre. C'est typiquement le cas de *Lophira alata* Banks ex Gaertn C.F., un des plus importants bois d'œuvre du Cameroun, jugé vulnérable par l'IUCN. Dans le contexte actuel où la préservation de la biodiversité et de l'intégrité du couvert forestier fait l'objet de toutes les attentions, la présente thèse a pour objectif de comprendre l'histoire et l'écologie de *L. alata* afin de proposer des stratégies de gestion durable.

L'histoire des populations de *L. alata* a été appréhendée par une approche intégrant l'anthracologie et l'archéologie. Elle a mis en exergue un faisceau d'indices (fragments de poterie, de noix de palme et de charbons de bois) dans le sol des forêts du Sud du Cameroun témoignant d'une occupation humaine et des feux généralisés à deux périodes : 2 200 - 1 500 ans BP, et plus récemment, il y a environ trois siècles. L'âge des événements les plus récents semble coïncider avec l'âge probable des plus grands spécimens de *L. alata*.

Afin de déterminer les besoins en lumière de l'espèce et de mieux définir sa stratégie de régénération, une étude quantitative du tempérament des juvéniles a été réalisée pendant deux ans. Les résultats révèlent que *L. alata* présente à la fois les caractéristiques d'une espèce pionnière et celles d'une espèce non pionnière. En effet, à de faibles éclaircissements (1 % d'éclaircissement relatif), la mortalité des plants était très faible et la biomasse n'affichait aucun signe de diminution, un comportement observé chez les espèces non pionnières pouvant se maintenir dans le sous-bois. Par contre, la réponse des traits foliaires et des patrons d'allocation de la biomasse, ainsi que la croissance maximale des plants dans les éclaircissements intermédiaires (23-43 % d'éclaircissement relatif) et élevés (100 %), en fonction des provenances, étaient caractéristiques des espèces pionnières. Il en résulte un vaste champ d'investigation quant à la classification du tempérament des espèces tropicales.

En terme de dynamique des populations adultes, les conditions environnementales des sites influencent la croissance en diamètre des arbres, avec un meilleur développement en forêt sempervirente. Néanmoins, même dans ce milieu favorable, les simulations du taux de reconstitution et du stock exploitable montrent une importante baisse au cours des trois premières rotations, avec pour conséquence une probable diminution à terme de l'activité économique autour de cette espèce.

Nos résultats permettent de formuler un ensemble de recommandations relatives à la gestion durable des populations de *L. alata*. Elles sont principalement liées à la nécessité de considérer des données spécifiques et locales lors de l'aménagement forestier et de développer des programmes de sylviculture adaptés.

Mots clés : Afrique centrale – aménagement forestier – autécologie – dynamique des populations – exploitation forestière – histoire – *Lophira alata* – lumière – sylviculture.

Achille B. Biwolé (Année 2015) Origin and populations dynamics of the tree species of Central African rainforests, the case of *Lophira alata* Banks ex Gaertn CF (Ochnaceae). PhD thesis. University of Liège – Gembloux Agro-Bio Tech, 117 p., 16 tabl. 23 fig.

Summary

The canopy of Central African rainforests is characterized by the abundance of light-demanding trees belonging to several species, suggesting that favorable conditions for their regeneration once prevailed. Today this isn't the case in light of the demographic structure of their populations, which shows a lack of regeneration. The appearance of such species in rainforests is the result of significant and sustainable openings in the forest canopy. Such events may have occurred with climatic changes and / or large-scale anthropogenic disturbances. The risk of their populations decline is increased by the fact that most of them are timber species. This is typically the case of *Lophira alata* Banks ex Gaertn C.F., which is one of the most important Central African trees harvested, and is considered vulnerable by the IUCN. In the current context where the preservation of the biodiversity and the integrity of the forest cover is a major concern, the present PhD aims to understand the history and ecological requirements of *L. alata* in order to propose the sustainable management strategies.

The history of *L. alata* has been studied using an approach integrating both anthracology and archeology. We found a large body of evidences (pottery fragments, palm nuts and charcoal) in the forests soil of southern Cameroon indicating human occupation and widespread fires over two periods : 2200 - 1500 years BP, and around 300 years BP. The age of the most recent events coincides with the probable age of the tallest specimens of *L. alata*. To determine the light requirements of the species and to better define its regeneration strategy, a quantitative study on the guild of juveniles was conducted for two years. The results show that *L. alata* has both the characteristics of a pioneer species and those of a non-pioneer species. Indeed, at low irradiances (1 % of full sunlight), the plants mortality rate was very low and their biomass showed no signs of decline, a behavior observed in all non-pioneer species. By contrast, the response of leaf traits, patterns of biomass allocation, and the maximum growth of plants in the intermediate (23-43 % of the relative irradiance) and high (100 %) irradiance levels, according to the population origins, are typical of all pioneer species. These results emphasize the importance of the population origins when studying the response to light and the need to define a more encompassing classification system. In terms of the dynamics of mature populations, environmental conditions affect the diameter growth of trees, with better growth being realized in the evergreen forest. Nevertheless, even under these favorable conditions, simulations of the exploitable stocks and their recovery rates indicated a significant decline during the first three cutting cycles, which could lead to a decline in economic activity associated with this species.

Our results allowed us to suggest a set of recommendations for the sustainable management of *L. alata*.

Keywords : Central Africa - forest management - history - autoecology - population dynamics - logging - *Lophira alata* - silviculture - light.

Remerciements

Cette thèse est avant tout l'aboutissement d'un rêve, qui n'aurait pu commencer, n'aurait pu se dérouler, et se terminer, sans la participation de nombreuses personnes ! Des personnes qui m'ont accordé leur confiance, m'ont donné de leurs savoirs, de leurs savoir-faire, m'ont écouté, m'ont aidé à trouver des solutions, m'ont donné tort ou raison ou simplement ont été présentes. C'est avec un immense plaisir que je leur témoigne ici toute ma reconnaissance.

Je remercie plus particulièrement le Professeur Jean-Louis Doucet, promoteur de cette thèse, pour m'avoir accordé sa confiance et guidé avec une immense patience dans cette extraordinaire aventure. Merci pour m'avoir accueilli au sein de son Laboratoire de Foresterie des Régions Tropicales et Subtropicales (Axe de Gestion des Ressources Forestières, Gembloux Agro-Bio Tech/ULg) et pour m'avoir fait bénéficier des nombreuses facilités de ses structures partenaires (ASBL Nature Plus, Wjima, Pallisco, Precious Woods). Merci pour son investissement, ses conseils, ses encouragements et sa grande disponibilité qui n'ont cessé d'être constants durant ces quatre années de thèse. Il m'a appris beaucoup en termes de rigueur scientifique et a incontestablement marqué ma vision des choses dans ce domaine complexe mais très passionnant de l'écologie forestière.

Merci au Dr. Jean Lagarde Betti, co-promoteur de cette thèse, qui a accepté avec enthousiasme de lire mon projet de thèse. Ses commentaires avisés sur mes protocoles de terrain ont été précieux.

J'adresse également mes sincères remerciements à l'Université de Douala, à l'Ecole Régionale Postuniversitaire d'Aménagement et de Gestion Intégrés des Forêts et Territoires Tropicaux (ERAIFT), à l'Université de Liège, à l'ASBL Nature Plus, au Projet DynAfFor (FFEM, AFD, COMIFAC), aux sociétés Wjima Cameroun, Pallisco et Precious Woods, pour m'avoir accordé leurs soutiens financier, technique et logistique qui m'ont permis de réaliser cette thèse dans de très bonnes conditions.

Je tiens également à exprimer toute ma gratitude à mon comité de thèse composé des Professeurs et Docteurs Sylvie Gourlet-Fleury, Yves Brostaux, Jean-Louis Doucet, Olivier Hardy, Grégory Mahy et Philippe Lejeune, dont la disponibilité, les conseils instructifs et les commentaires avisés, tant sur le plan scientifique que sur le déroulement de la thèse, m'ont été très utiles.

Merci aux Docteurs Kasso Daïnou, Nils Bourland, et Adeline Fayolle, vous qui avec patience, m'avez appris à démystifier les contraintes de la rédaction scientifique et aidé à m'échapper du labyrinthe des nombreuses questions que me posait l'écologie des forêts denses humides africaines. Je tiens également à remercier les Dr. Nicolas Picard, Vivien Rossi et Dakis-Yaoba Ouédraogo pour leur aide très précieuse dans la modélisation de la dynamique forestière.

Merci au Prof. Thomas Drouet pour m'avoir permis d'effectuer mes analyses de sol au Laboratoire d'Ecologie Végétale et Biogéochimie (Faculté des Sciences, Université Libre de Bruxelles), au Dr. Alexandre Livingstone Smith du Musée royal de l'Afrique centrale de Tervuren-Belgique pour son aide dans l'analyse des données archéologiques, aux Dr. Michael D. Swaine et Sabrina Coste pour leurs conseils sur le déroulement des

travaux de terrain et la relecture du chapitre 3 et à M. Mark Horvart et au Dr. Nikki Tagg pour la correction de l'anglais du chapitre 3 et de l'abstract de ce document.

Je tiens également à témoigner toute ma gratitude à ceux sans qui mon travail de terrain n'aurait pu être mené à bien aussi efficacement. Je remercie d'abord l'équipe Nature Plus : MM./Mme Charles Bracke, Michèle Federspiel, Sandrine Louis, Nils Bourland, Kasso Daïnou, et Cécile du Bois. Merci à Jean-Yves Devleeschouwer, premier agent spécialisé à Gembloux Agro-Bio Tech/ULg, pour ses multiples appuis administratifs et logistiques. De même, ma gratitude s'adresse aux responsables des sociétés Wjima (MM./Mme Jacky Rivière, Sébastien Délion, Camille Simo Kamdem, Ekema Ngwendson, Jean-Bernard Doumbé, Alain Bayemi, Roger Lapnet, Jan Pols, Laure Mbadi, William Yonkam et Pascal Ndock), Pallisco (MM. Michel Rougeron, Loïc Douaud et Paul Lagoute) et Precious Woods (M. Millet) qui n'ont ménagé aucun effort pour m'apporter leurs appuis logistiques. Enfin, j'exprime mes remerciements à ceux avec qui j'ai partagé des moments inoubliables, ou qui m'ont aidé, à collecter les données : Elvis Egbe Ntui, Alain Ndogo, Clara Ngobike, Max Enguedi Amba, Cyrille Bassoko, Dieudonné Moundjongue, Patrick Melem, Petit-Jean Mboosi, Patrice Tekam, Théophile Ayol, Crépin Djompondé, Gabriel Nguete et aux nombreux journaliers restés à nos côtés parfois dans des conditions bien difficiles.

Le Professeur Cédric Vermeulen a gardé un œil bienveillant sur l'avancement de ma thèse, il est temps pour moi de lui témoigner toute ma gratitude.

J'ai également eu le privilège de superviser le travail de fin d'études de M. Laurent Dedry. Merci pour son amitié, ces moments sur le terrain et l'importante contribution que ce travail m'a apporté.

Il est maintenant venu le moment de remercier mes collègues et amis du Laboratoire de Foresterie des Régions Tropicales et Subtropicales pour tous les nombreux moments passés ensemble, les encouragements et les discussions politiques, culturelles et scientifiques : les Docteurs Kasso Daïnou, Christian Moupela, Nils Bourland, Adeline Fayolle, Dakis-Yaoba Ouédraogo, Emile Fonty, Jean-François Gillet, et les Ingénieurs Fous-séni Feteke, Charles-Albert Petre, Félicien Tosso, Armel Donkpegan, Chauvelin Douh, Pauline Gillet, Barbara Haurez, Julie Morin-rivat, Grace Loubouta, Anaïs Gorel, Steve Ngama, Julie Linchant et Leslie Wilmet.

Pour finir, je tiens à remercier ceux qui m'ont soutenu et n'ont cessé d'être une source de motivation durant ces années. Merci à Aurelie Ghysels et Quentin Delvienne, vous qui pour la première fois m'avez parlé de ces "*vieux murs de Gembloux*". Merci à ma famille, ma maman, mon oncle Bruno Bekolo Ebé, mes sœurs Dumont et Flora, mes frères Vincent, Hyacinthe, Yvan, pour votre soutien inconditionnel. Et merci à Nadège, Bryan et Erica, qui dans la tristesse m'avez souvent vu partir tant de fois, m'avez entouré de votre amour et n'avez arrêté de croire en moi.

Publications

Les publications scientifiques issues de ce travail ou qui lui sont associées sont listées ci-après :

1. **Biwolé A.B.**, Daïnou K., Fayolle A., Hardy O.J., Brostaux Y., Coste S., Delion S., Betti J.-L., & Doucet J.-L. (2015). Light Response of Seedlings of a Central African Timber Tree Species, *Lophira alata* (Ochnaceae), and the Definition of Light Requirements. *Biotropica*.
2. **Biwolé A.B.**, Morin-Rivat J., Fayolle A., Bitondo D., Dedry L., Daïnou K., Hardy O.J., & Doucet J.-L., (2015). New data on the recent history of the littoral forests of southern Cameroon : an insight into the role of historical human disturbances on the current forest composition. *Plant Ecology and Evolution* 148 (1) :19-28. (<http://dx.doi.org/10.5091/plecevo.2015.1011>).
3. Vleminckx J., Morin-Rivat J., **Biwolé A.B.**, Daïnou K., Gillet J-F., Doucet J-L., Drouet T., Hardy O., J., (2014). Soil Charcoal to Assess the Impacts of Past Human Disturbances on Tropical Forests. *PLoS ONE* 9 (11) : e108121. (doi :10.1371/journal.pone.0108121).
4. **Biwolé A.B.**, Bourland N., Daïnou K., Doucet J-L., (2012). Définition du profil écologique de l'azobé, *Lophira alata*, une espèce ligneuse africaine de grande importance : synthèse bibliographique et perspectives pour des recherches futures. *Biotechnol. Agron. Soc. Environ.* 16 (2), 217-228.

Table des matières

<i>Résumé</i>	v
<i>Summary</i>	vii
<i>Remerciements</i>	ix
<i>Publications</i>	xi
<i>Liste des figures</i>	xvii
<i>Liste des tableaux</i>	xix
1. Introduction	1
1.1 La biodiversité des forêts denses humides tropicales : origine et déterminants	1
1.2 La biodiversité en lien avec le passé climatique : le cas des FDH africaines	3
1.3 L'impact sous-estimé de l'homme sur les forêts denses humides africaines	6
1.4 Les enjeux actuels autour des forêts tropicales	7
1.5 La gestion contemporaine des FDH d'Afrique centrale	9
1.6 Justification, objectifs et structuration de la thèse	11
2. Synthèse bibliographique sur le profil écologique de l'azobé, <i>Lophira alata</i> Banks ex Gaertn C.F.	15
2.1 Résumé	16
2.2 Introduction	17
2.3 Considérations taxonomiques et descriptions botaniques	17
2.3.1 Considérations taxonomiques	17
2.3.2 L'arbre : présentation botanique	18
2.3.3 Différenciation taxonomique avec <i>L. lanceolata</i>	20
2.4 Distribution et origine des peuplements forestiers de <i>L. alata</i>	20
2.5 Exigences climatiques, topographiques et pédologiques	21
2.6 Caractéristiques écologiques	22

2.6.1	Tempérament et structure des populations	22
2.6.2	Phénologie	22
2.6.3	Régénération naturelle	23
2.6.4	Accroissements annuels moyens en diamètre et en hauteur	23
2.7	Sylviculture et aménagement forestier	24
2.7.1	Législations forestières	24
2.7.2	Tarifs de cubage	24
2.7.3	Plantations et régénération artificielle	25
2.8	Caractéristiques, utilisation et commerce international du bois	25
2.8.1	Caractéristiques du bois et utilisations industrielles	25
2.8.2	Usages traditionnels	25
2.8.3	Commerce international du bois	26
2.9	Conclusions et orientations pour des recherches futures	26
3.	<i>L'histoire récente des forêts à azobé (Lophira alata) du sud du Cameroun</i>	30
3.1	Introduction	32
3.2	Methods	33
3.2.1	Study site	33
3.2.2	Experimental design	34
3.2.3	Radiocarbon dating	35
3.2.4	Statistical analysis	35
3.3	Results	35
3.3.1	Forest structure and composition	35
3.3.2	Abundance, distribution, and age of the potsherds	37
3.3.3	Abundance, distribution, and age of the oil-palm endocarps	37
3.3.4	Abundance, distribution, and age of the charcoals	37
3.4	Discussion	39
3.4.1	Evidence of past human occupancy	39
3.4.2	Slash-and-burn agriculture	39
3.4.3	Effects of past human disturbances on current forest composition	40
3.4.4	Possible role of past climate change	40

4. Réponse à la lumière des semis d'azobé (<i>Lophira alata</i>)	47
4.1 Abstract	48
4.2 Introduction	49
4.3 Methods	50
4.3.1 Study area	50
4.3.2 Study species	51
4.3.3 Shadehouse construction	51
4.3.4 Seedlings preparation	52
4.3.5 Light response experiment	52
4.3.6 Comparative populations experiment	53
4.3.7 Data analysis	53
4.4 Results	55
4.4.1 Growth response and biomass allocation	55
4.4.2 Differences among populations	57
4.5 Discussion	58
4.5.1 Performance in low irradiance	58
4.5.2 Optimal irradiance conditions	58
4.5.3 Classifying the species	58
4.5.4 Performances according to population of origin	59
4.6 Conclusion	59
4.7 Annexes	60
5. Dynamique des populations d'azobé et impact de l'exploitation	61
5.1 Résumé	62
5.2 Introduction	63
5.3 Matériels et méthodes	64
5.3.1 Sites d'études	64
5.3.2 Espèce cible	66
5.3.3 Dispositif expérimental	66
5.3.4 Analyse de l'effet du site sur la croissance	67

5.3.5	Analyse de l'effet exploitation sur la croissance	68
5.3.6	Construction du modèle matriciel de Usher	69
5.3.7	Scenarii d'exploitation	70
5.4	Résultats	70
5.4.1	Effet des conditions environnementales sur la croissance	70
5.4.2	Effet du diamètre et de l'exploitation sur la croissance	71
5.4.3	Evolution de la dynamique de <i>L. alata</i> suivant différents scénarii	73
5.4.4	Simulation de l'impact à long terme de l'exploitation	73
5.5	Discussion	73
5.5.1	Un patron de croissance reflétant une adaptation locale	74
5.5.2	Une durabilité compromise à long terme	74
5.6	Conclusion	75
5.7	Annexes	76
6.	<i>Synthèse générale et perspectives</i>	79
6.1	Retour sur les quatre questions de recherche	79
6.2	Conclusions et perspectives	82
	<i>Bibliographie</i>	84
7.	<i>Annexes</i>	105

Liste des figures

1.1	Gradient de diversité latitudinal des vertébrés terrestres : extrémité rouge du spectre de couleur, qui diminue vers les régions polaires, extrémité bleu du spectre de couleur (Mannion <i>et al.</i> , 2014)	2
1.2	Changements de distribution hypothétiques de la forêt Guinéo-Congolaise au cours du Quaternaire récent (Hardy <i>et al.</i> , 2013)	4
1.3	Voies empruntées entre 4 000 et 2 000 ans BP par les populations humaines durant leur migration dans la forêt dense humide de l'Afrique Centrale. Deux vagues migratoires, l'une d'origine occidentale (couleur brune), l'autre d'origine orientale (couleur rouge), ont concerné cette expansion (Vande Weghe, 2004)	5
1.4	Perte brute de la couverture forestière mondiale entre 2000 et 2005 (Hansen <i>et al.</i> , 2010)	7
1.5	Evolution des surfaces cultivées (cultures annuelles) dans les régions tropicales entre 1999 et 2008. Les cercles rouges et bleus indiquent respectivement l'accroissement (en km ²) et la diminution (en km ²) des superficies cultivées. La taille de chaque cercle correspond à la proportion du changement (Phalan <i>et al.</i> , 2013)	8
1.6	Carte de végétation du bassin du Congo (de Wasseige <i>et al.</i> , 2012)	10
2.1	Fût (à gauche) et cime (à droite) d'un azobé	18
2.2	Points de présence de <i>Lophira alata</i> (points jaunes) et <i>Lophira lanceolata</i> (points rouges) dans la région guinéo-congolaise (carte adaptée de Bamps (1970); Chevillotte (2009))	20
2.3	Évolution de la production d'azobé en grumes du Gabon et en sciage du Cameroun entre 2005 et 2009. Source :ATIBT (2006, 2007, 2008, 2010)	27
3.1	Map of southern Cameroon with modern vegetation types and the mega-transect mentioned in text. The map is adapted of the Congo Basin vegetation map of Verhegghen <i>et al.</i> (2012) and the Cameroon phytogeographical map of Letouzey (1985). The dark green, light green and yellow colours shown in background correspond to the wet evergreen forests, the mixed evergreen and semi-deciduous forests and the rural area outside the forest, respectively.	33
3.2	Distribution of trees in the regeneration guild across the dbh classes.	36
3.3	Topographic profile with the distribution of evidence of human presence (potsherds, *) and activity (abundance in grams per litre of charcoal and oil-palm endocarps is indicated in black and grey, respectively) along the three line-transects. Rivers (R) and swamps (S) are indicated.	36
3.4	Potsherd found in the study area. The two fragments above were found between 0 and 40 cm depth in plot 4 on transect 2. The third fragment below was found between 10 and 20 cm depth in plot 9 on transect 9.	37

3.5	Average abundance of oil-palm endocarps (grams per litre) in each soil layer (in left), and average abundance of charcoal (grams per litre) in each soil layer (in right). The depths correspond to the midpoints of the layers. Error bars represent standard deviation from the average (grams per litre).	38
4.1	The six different guilds defined by Oldeman et Van Dijk (1991). The six groups are : 1. hard strugglers, 2. gambling strugglers, 3. gamblers, 4. strugglers, 5. struggling gamblers, 6. hard gamblers. The thickness of the line corresponds to the relative frequency of guild. Each guild can remain constant from seedling to adults (hard strugglers or hard gamblers) or the species can change its tolerance in relation to shade at a given stage of its development.	50
4.2	Location of the four studied populations of <i>Lophira alata</i> and Ma'an experimental site in southwestern Cameroon, with the current vegetation types (map of vegetation corresponds to the African land cover map of Mayaux <i>et al.</i> (2004).	51
4.3	Change in relative growth rate of diameter (RGR_d ; mm/mm/yr; solid line) and height (RGR_h ; cm/cm/yr; dashed line) in relation to the seven irradiances levels tested in the light response experiment.	55
4.4	Change in relative growth rate of diameter (A) and height (B) in relation to relative irradiances for the four studied populations of <i>Lophira alata</i> seedlings.	56
5.1	Localisation des quatre sites d'études au sud du Cameroun et types de formations forestières	67
5.2	Structure diamétrique de <i>L. alata</i> dans les concessions forestières abritant les dispositifs Maan 1 et Maan 2.	67
5.3	Cartographie des arbres suivis et recrutés dans les parcelles à Maan 1 et Maan 2 au sud du Cameroun. Les points blancs correspondent aux arbres inventoriés en 2011. Les points noirs représentent les arbres recrutés ($d_{hp} \geq 5$ cm) entre 2011 et 2014.	68
5.4	Croissance observée (points) et prédite (lignes) de <i>L. alata</i> en fonction du diamètre des arbres dans les sites de Mamfé, Maan 1 et Boumba situés en forêt naturelle non exploitée.	71
5.5	Evolution du stock exploitable sur six rotations pour le scénario le plus favorable : $DME \geq 60$ cm et intensité de prélèvement = 100 %.	73

Liste des tableaux

2.1	Quelques caractères de différenciation entre <i>Lophira alata</i> et <i>Lophira lanceolata</i>	19
2.2	Données de croissance de l'azobé en plantation	23
2.3	Diamètres minima d'exploitation (DME) dans cinq pays producteurs du bois d'azobé	24
2.4	Exemple de tarifs de cubage élaborés pour l'azobé	24
2.5	Propriétés physiques et mécaniques du bois d'azobé à maturité	26
3.1	Raw dates BP with calibration. Dated material (DM): C = Charcoal; E.g. = <i>Elaeis guineensis</i> ; Pot. = Potsherds. The reference profile is indicated in bold.	38
3.2	Summary of linear mixed model with three factors (transects, plots within transects and depths) performed on the abundances (grams per litre) of oil-palm endocarps and charcoal. Transect and plot were considered as random effects, while the soil depth was defined as a fixed effect.	38
4.1	Mean total daily photosynthetic photon flux density (PPFD, $\text{mmol/m}^2/\text{day}^1$, $n = 7$ days) and its standard deviation measured in six periods (June and October 2012, and March, May, July and November 2013) in six shadehouses and a platform exposed to full irradiance (No shade).	52
4.2	Characteristics of the four study populations of <i>Lophira alata</i> . Average insolation, annual rainfall and maximum and minimum annual temperatures were extracted from Suchel (1988) and Climatology Resource for Agroclimatology of NASA (http://power.larc.nasa.gov/ ; accessed 04/29/2015).	53
4.3	Response to irradiance of Nyabissan population seedlings used in the light response experiment. Mean (\pm standard error) of growth rate (RGR of diameter and height, biomass (TDM) and biomass allocation to leaf ratios (LMR), stems (SMR) and root (RMR), and functional and allocation traits (specific leaf area SLA, leaf area by total seedling biomass LAR) are given for the seven relative irradiance levels tested. Letters beside the value of each parameter indicate similar (same letters) or significantly different means (different letters) (1-way ANOVA followed by Tukey's test)	54
4.4	Results of the four-factor partially nested linear model on seedling relative growth rate in diameter and height. Irradiance and population were considered as fixed effects, time included as a covariate and identity of seedling as a random effect. Degree of freedom (df), F - and P -values are given for each dependent variable namely diameter relative growth rate (RGR_d) and height relative growth rate (RGR_h).	56

4.5	Response to irradiance of Nyabissan population seedlings used in the light response experiment. Mean (\pm standard error) of growth rate (RGR) of diameter and height, biomass (TDM) and biomass allocation to leaf (LMR), stem (SMR) and root (RMR) ratios, and functional and allocation traits (specific leaf area SLA, leaf area by total seedling biomass LAR) are given for the seven relative irradiance levels tested. Letters beside the value of each parameter indicate similar (same letters) or significantly different means (different letters) between populations at a given irradiance level (latin letters) or between irradiance levels (greek letters) (1-way ANOVA followed by Tukey's test)	57
5.1	Caractéristiques des sites d'étude : type de dispositif, effectifs étudiés et données environnementales. Les données environnementales sont issues de : Letouzey (1985), Suchel (1988), Jones et al. (2013), WorldClim (2015).	65
5.2	Répartition des effectifs d'arbres étudiés dans les quatre sentiers d'études.	69
5.3	Coefficients de détermination (R^2) et critères d'information Akaike (AIC) pour les trois types de modèle de régression ajustés pour <i>L. alata</i> en forêt non exploitée.	71
5.4	Evolution du stock exploitable sur trois rotations (30, 60, 90 ans) et du taux de reconstitution sur une rotation pour <i>L. alata</i> dans le site Maan au sud du Cameroun. ET = écart-type, IC = Intervalle de confiance.	72

1 Introduction



In considering the origin of species, it is quite conceivable that a naturalist might come to the conclusion that each species had not been independently created... Nevertheless, such a conclusion... would be unsatisfactory, until it could be shown how the innumerable species inhabiting this world have been modified, so as to acquire that perfection of structure and coadaptation which most justly excites our admiration

Charles Darwin

1.1 La biodiversité des forêts denses humides tropicales : origine et déterminants

Les forêts denses humides (FDH) tropicales s'étendent sur près de 1094 millions d'hectares, soit près de 10 % du couvert forestier mondial (Mayaux *et al.*, 2004; FAO, 2011b). Elles sont l'un des plus anciens écosystèmes sur terre ferme (Couvreur et Baker, 2013) et hébergent la plus grande diversité biologique de la planète (Gentry, 1988; Wright, 2002; Leigh *et al.*, 2004; Parmentier *et al.*, 2007). Cette diversité et la complexité des forêts tropicales ont fasciné les scientifiques depuis des siècles. Thomas (2006) rapporte que durant le 19^e siècle, plusieurs chercheurs ont célébré la luxuriance des forêts tropicales. Pour Leigh *et al.* (2004) “ *Tropical forests are clearly museums of diversity* ”.

La richesse spécifique des forêts qui diminue de l'équateur vers les pôles, souvent désignée par *gradient de diversité latitudinal* (Figure 1.1), s'expliquerait par diverses hypothèses (Gaston, 2000; Willig *et al.*, 2003). Celles-ci se rapportent notamment aux perturbations historiques, à la stabilité du milieu, à l'hétérogénéité des habitats, aux phénomènes stochastiques, à la productivité et aux interactions spécifiques.

Parce que la plupart de ces théories sont complémentaires, interdépendantes ou trop spécifiques, elles sont généralement regroupées en trois grandes catégories (Mittelbach *et al.*, 2007; Mannion *et al.*, 2014) :

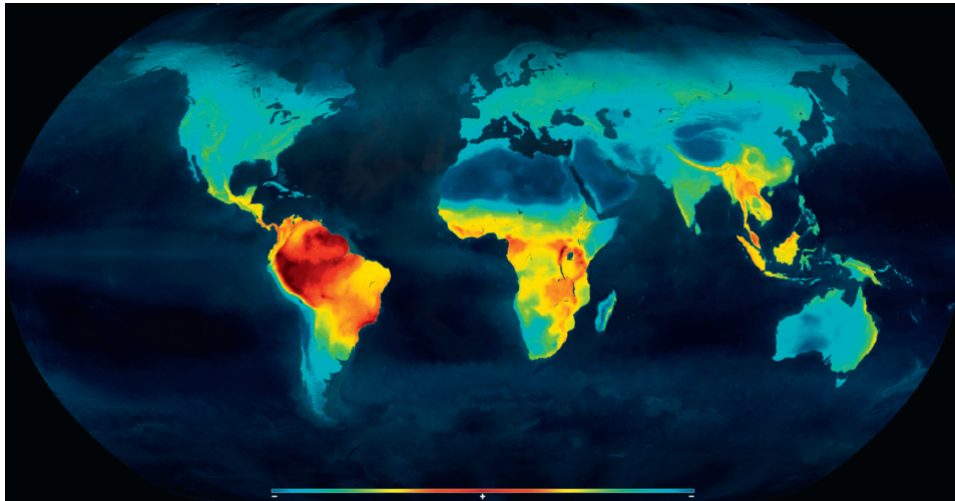


Fig. 1.1: Gradient de diversité latitudinal des vertébrés terrestres : extrémité rouge du spectre de couleur, qui diminue vers les régions polaires, extrémité bleu du spectre de couleur (Mannion *et al.*, 2014)

- *l'hypothèse des facteurs historiques (historical factors theory)* qui soutient que les régions tropicales ont été moins perturbées dans le passé par des événements climatiques – en termes d'amplitude des variations climatiques – et auraient en conséquence accumulé des espèces sans interruption sur une période de temps plus longue. Au Tertiaire, la tendance climatique a été vers un refroidissement et un assèchement du climat, l'Eocène étant marqué par un climat tropical sur la majeure partie du globe qui a permis un plus long temps évolutif en conditions tropicales. Cette hypothèse est souvent reliée aux théories traitant de la stabilité du milieu ou des fréquences et intensités des perturbations sur la richesse spécifique à l'échelle régionale ;
- *l'hypothèse de l'échelle spatiale (area hypothesis)* est fondée sur l'idée que la diversité accrue des régions tropicales est liée à leur étendue, plus large que n'importe quelle autre région du globe. L'extraordinaire diversité des régions tropicales pourrait ainsi s'expliquer par : la superficie de la zone intertropicale, le gradient non linéaire de température entre l'équateur et les pôles (les variations étant plus marquées au-delà des latitudes 20° N et 20° S) et l'abondance de méso et microenvironnements hétérogènes propices à des adaptations locales ;
- *l'hypothèse de l'énergie disponible (available environmental energy hypothesis)*. Cette théorie postule que la quantité d'énergie disponible par unité de surface détermine la richesse spécifique de la surface en question. Les tropiques reçoivent une très grande concentration d'énergie solaire qui favorise une grande productivité. Cela pourrait conduire à de grandes tailles de population spécialisées et à une grande diversité végétale, qui à son tour pourrait soutenir une charge trophique élevée. D'une certaine façon, elle rejoint une autre prédisant de meilleurs taux de spéciation dans les régions tropicales, en supposant des taux de mutation plus élevés chez les organismes à métabolisme élevé.

Plusieurs auteurs s'accordent à reconnaître que la validation de l'une ou l'autre de ces théories n'est pas mutuellement exclusive d'autant plus que les études testant ces hypothèses sont rarement menées à l'échelle de la planète ou macro-régionale à laquelle elles s'adressent.

A l'échelle des latitudes intertropicales, la diversité spécifique n'est pas du même ordre de grandeur d'une région à l'autre. Le niveau le plus élevé est décrit en Amérique du sud et du centre (Dirzo et Raven, 2003) et l'origine des différences entre continents remonterait à plusieurs millions d'années. L'histoire tectonique des continents et les variations climatiques du Tertiaire et du Quaternaire seraient largement responsables de la répartition des biomes de la planète (Hardy *et al.*, 2013). Après l'éclatement des continents au Jurassique il y a 200 millions d'années (Ma), les événements tectoniques et les phases de glaciation du climat qui se sont succédés ont provoqué de massives extinctions de taxons et des contractions et fragmentations des biomes tropicaux en une série de centres « *refuges* » de plus ou moins grande diversité (Crame, 2001; Richardson *et al.*, 2001). Ces refuges ont pu constituer des sites de spéciation et de diversification ainsi que des foyers de grande radiation des taxons existants ou de nouveaux taxons vers des latitudes plus élevées (Mittelbach *et al.*, 2007). La portée de ces événements varie toutefois d'un continent à un autre et serait en partie responsable des différences de richesses spécifiques entre l'Amérique, l'Afrique et l'Asie. La relative pauvreté des forêts denses humides africaines pourrait donc résulter des perturbations plus marquées qu'ailleurs, particulièrement au Pléistocène récent (Baker et Couvreur, 2013).

A l'échelle continentale, voire régionale, le climat est considéré comme le déterminant majeur de la composition floristique des forêts tropicales (Field *et al.*, 2009; Mannion *et al.*, 2014) et le paramètre le plus discriminant serait la pluviométrie (Phillips *et al.*, 1994; Condit *et al.*, 2004). Le sol, la géologie et la topographie sont également régulièrement évoqués pour expliquer la diversité "beta" des forêts tropicales (Pyke *et al.*, 2001; Fayolle *et al.*, 2012; Poulsen *et al.*, 2006). A une échelle spatiale plus fine, les processus de compétition c'-à-d le changement de composition en espèces dans l'espace, et de dispersion intrinsèque, la fertilité du sol et la topographie influenceraient significativement la distribution des espèces d'arbres (Condit *et al.*, 2002; Hardy et Sonké, 2004; John *et al.*, 2007). En termes de compétition, la disponibilité en lumière est souvent présentée comme la ressource la plus limitante de l'établissement et de la croissance des arbres tropicaux (Baker *et al.*, 2003). La stratification verticale de la forêt fait que moins de 2% du rayonnement lumineux parvient au sol (Chazdon, 1988). La présence et le nombre de trouées dans la canopée entraînent également une augmentation substantielle de la disponibilité en lumière (Brokaw, 1987; Denslow *et al.*, 1990).

1.2 La biodiversité en lien avec le passé climatique : le cas des FDH africaines

" One peculiarity of the human mind is that we tend to believe that what we see has always been there. For the African forests nothing is less true, as they have waxed and waned with climatic fluctuations. "

Lourens Poorter

Jusqu'à récemment, les forêts denses humides africaines étaient considérées comme des reliques figées d'un passé obscur parce que leur histoire échappait à l'homme (Vande Weghe, 2004). La reconstitution des biomes passés via la palynologie nous indique qu'elles ont continuellement fluctué en termes d'étendue et de composition floristique au rythme des variations climatiques du Tertiaire et du Quaternaire avec des phases de contraction et d'expansion majeures (Maley, 1996; Morley, 2000; Jacobs, 2004; Anhuif *et al.*, 2006). Plusieurs auteurs soulignent que le Quaternaire a été marqué par une succession de phases glaciaires et interglaciaires (Hamilton, 1982; Hamilton et Taylor, 1992; Sosef, 1994; Maley, 1996). Le dernier maximum

glaciaire (DMG), particulièrement bien documenté et datant de 20 000 – 12 000 ans BP, a fortement fragmenté la forêt (Figure 1.2), la cantonnant principalement dans des zones dites « *refuges* » (Anhuf *et al.*, 2006).

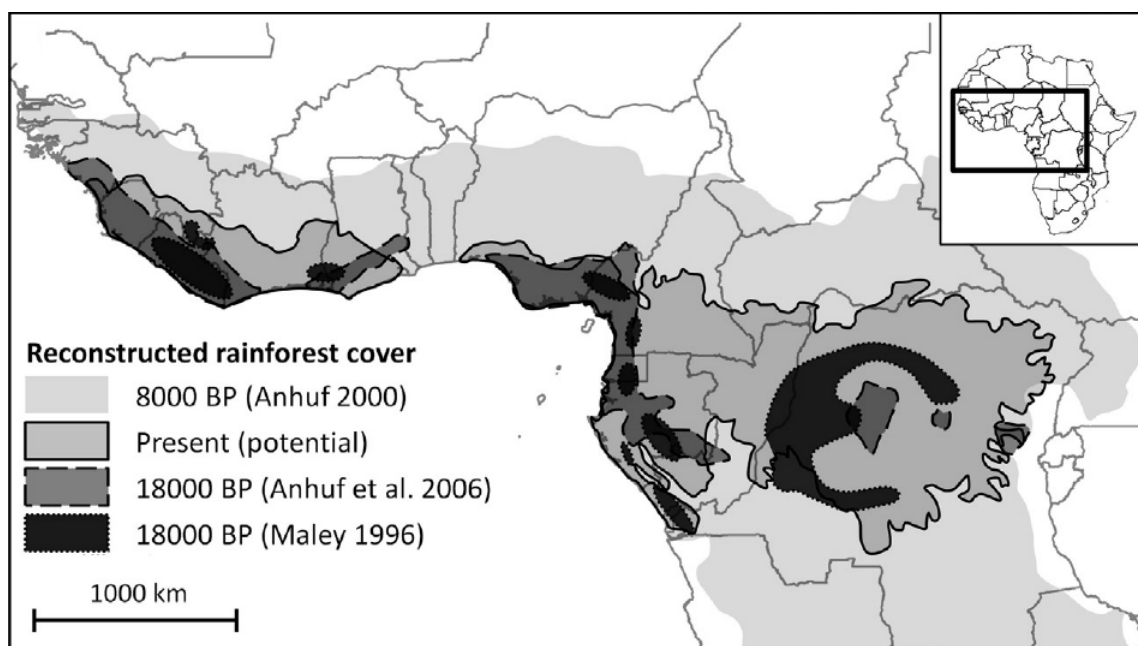


Fig. 1.2: Changements de distribution hypothétiques de la forêt Guinéo-Congolaise au cours du Quaternaire récent (Hardy *et al.*, 2013)

Il y a 12 000 ans environ, au début de l'Holocène, une grande partie de l'Afrique incluant le Sahara a connu une transition rapide vers un climat chaud et humide qui a persisté jusqu'à 4 000 ans BP (Willis *et al.*, 2013). Cette période souvent désignée par " *African Humid Period* " a été associée au décalage périodique de l'orbite terrestre qui a provoqué une augmentation des précipitations et une pénétration plus à l'intérieur du continent de la mousson ouest-africaine, avec un réchauffement plus intense du Sahara (Maley, 1996). Entre 11 000 et 8 000 ans BP, les forêts s'étendaient plus au nord (400 à 500 km) de leur position actuelle et le Sahara était sillonné par des lacs, rivières et deltas (Willis *et al.*, 2013). La forêt formait alors un bloc quasiment continu. La coupure savanicole du Dahomey Gap qui sépare actuellement les forêts denses humides d'Afrique de l'ouest de celles du centre était encore boisée entre 9 000 et 5 500 ans BP (Hély *et al.*, 2009). Le climat de ces régions est devenu plus sec vers 4 000 - 2 000 ans BP (Willis *et al.*, 2013).

A une période plus récente, les données palynologiques suggèrent qu'une brève fragmentation du couvert forestier est survenue vers 2 500 ans BP (Maley, 2001). Toutefois si la fragmentation de grande ampleur du DMG peut être liée à la baisse de température, ce récent épisode de destruction de la forêt aurait été provoqué par des pluies torrentielles générant des érosions et glissements de terrain, créant de nombreux chablis dans un laps de temps relativement court. Selon Maley (2001), la physionomie actuelle de nombreuses forêts denses humides d'Afrique centrale, marquée par un mélange ou une juxtaposition des groupements d'espèces de type sempervirent et semi-décidu, résulterait de cette dernière évolution du climat qui aurait par ailleurs favorisé la pénétration des populations d'agriculteurs et métallurgistes Bantous à l'intérieur du bloc forestier (Figure 1.3). Dès 2 000 ans BP, une phase de reconquête des forêts aurait débuté et semble se poursuivre jusqu'à présent, avec une progression de la forêt d'environ 50 à 80 km au cours des deux derniers siècles (Fairhead et Leach, 1998; Maley, 1999).

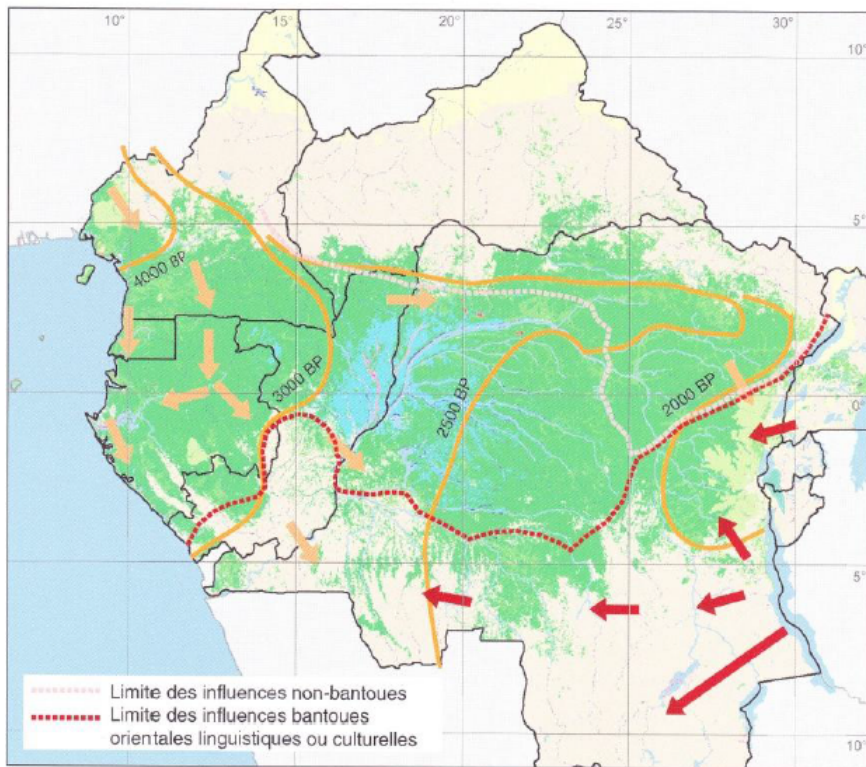


Fig. 1.3: Voies empruntées entre 4 000 et 2 000 ans BP par les populations humaines durant leur migration dans la forêt dense humide de l'Afrique Centrale. Deux vagues migratoires, l'une d'origine occidentale (couleur brune), l'autre d'origine orientale (couleur rouge), ont concerné cette expansion (Vande Weghe, 2004)

En dehors de la palynologie, des études phylogéographiques à l'aide de marqueurs moléculaires cherchent aussi à vérifier dans quelle mesure les variations climatiques du Quaternaire auraient laissé une empreinte encore perceptible sur la structure génétique des espèces (Leal, 2009; Willis *et al.*, 2013). En fait, alors qu'il est établi que de nombreuses espèces ont maintenu des tailles de populations viables dans ces refuges lors des phases glaciaires, le débat actuel se concentre surtout sur la localisation de ces refuges, supposés être des aires floristiquement et génétiquement plus riches que les sites ayant été affectés par les glaciations (Hardy *et al.*, 2013). La discussion est alimentée par l'absence de preuves évidentes documentant le degré de fragmentation de la forêt dense humide et la localisation des refuges. Alors que les gradients de précipitation ont probablement été différents au cours du DMG, les reconstitutions proposées se basent sur les modèles de distribution des précipitations actuelles et négligent les éléments tels que (i) l'impact de la concentration du CO₂, (ii) l'hétérogénéité des forêts et (iii) l'écologie des espèces d'arbres. Dans le cas particulier de l'Afrique centrale, des discontinuités génétiques au sein des populations d'espèces d'arbres sont de plus en plus mises en évidence, confirmant les fragmentations forestières lors des derniers millénaires, mais peu concordantes avec les localisations supposées de refuges. Hardy *et al.* (2013) mettent bien en évidence ces faits en citant les travaux menés sur divers arbres de forêts dont *Baillonella toxisperma* (Ndiade Boubou, 2011), *Santiria trimera* (Koffi *et al.*, 2011), *Erythrophleum suaveolens* (Duminil *et al.*, 2010), *Distemonanthus benthamianus* (Debout *et al.*, 2011), *Milicia excelsa* (Daïnou *et al.*, 2010), *Aucoumea klaineana* (Born *et al.*, 2011).

1.3 L'impact sous-estimé de l'homme sur les forêts denses humides africaines

Tout comme les variations climatiques survenues au Quaternaire, l'influence historique de l'homme sur la composition des forêts denses humides africaines est de plus en plus documentée. Particulièrement en Afrique centrale où est concentrée la majeure partie de la forêt dense humide tropicale, des données s'accumulent sur les peuplements anciens et l'impact de l'homme sur le milieu au cours de l'Holocène récent (Oslisly *et al.*, 2013b). Quatre phases majeures de changement culturel ont ainsi été mises en évidence :

- la fin de l'âge de pierre récente et le début du stade Néolithique, entre 4 000 et 2 800 ans BP, marqués vers 3 500 ans BP par l'arrivée des populations sédentaires des régions nord du Sahel pratiquant une forme rudimentaire d'agriculture sur brûlis. Ces populations s'installèrent à la lisière du bloc forestier et occasionnèrent probablement les premiers impacts sur la forêt ;
- le stade Néolithique et l'âge du fer ancien, entre 3 500 et 1 900 ans BP, caractérisés dès 3 200 ans BP par une importante vague migratoire d'agriculteurs Bantous vers le sud, depuis le Cameroun, le long de la côte Atlantique, et à travers le couloir savanicole qui s'étendait alors de la Guinée équatoriale à l'embouchure du Congo ;
- l'âge du fer ancien, de 2 800 à 1 000 BP, marqué entre 2 800 et 2 500 ans BP par une seconde vague migratoire d'agriculteurs et métallurgistes Bantous depuis les confins du Nigéria et du Cameroun. Ces agriculteurs connaissent une rapide explosion de leur démographie qui s'estompe entre 1 600 et 1 000 ans BP. Grâce à leur outillage en fer, on suppose qu'ils ont davantage impacté la forêt que leur prédécesseurs. Ils avaient le potentiel pour pratiquer une agriculture sur brûlis plus extensive et la fonte du fer exigeait de grandes quantités de charbon de bois. Ils auraient également augmenté la fréquence des feux dans les savanes, favorisant leur propagation au détriment des forêts ;
- l'âge du fer récent s'est traduit entre 1 000 et 100 ans BP par l'arrivée de nouveaux migrants d'agriculteurs et métallurgistes Bantous dans le bloc forestier. Cette dernière période connaît une explosion démographique vers 500 ans BP, suivie par un déclin de la population qui a probablement favorisé une nouvelle expansion de la forêt. Celle-ci aurait par la suite été amplifiée par la politique coloniale de réinstallation forcée des populations le long des axes routiers, qui aurait significativement réduit la pratique d'activités agricoles sur de vastes superficies de forêt, permettant ainsi un regain de la régénération des forêts.

La dernière vague de migration humaine, préalable à l'arrivée des colons européens, pourrait donc avoir joué un rôle considérable sur la structure et la composition de ces forêts pour aboutir aux paysages actuels (Morin-Rivat *et al.*, 2014). Des auteurs ont montré que bon nombre des espèces d'arbres qui dominent la canopée des forêts denses humides d'Afrique centrale sont caractéristiques d'une succession secondaire souvent associée à d'anciens villages, aux plantations agricoles et aux incendies de forêt (Hart *et al.*, 1996; Fay, 1997; Oslisly et White, 2003; van Gemerden *et al.*, 2003; Gillet et Doucet, 2013). La présence sur toute l'étendue de la forêt gabonaise de l'espèce héliophile qu'est l'okoumé (*Aucoumea klaineana*) serait ainsi indicatrice des pratiques ancestrales d'agriculture sur brûlis (Biraud, 1959; Doucet, 2003). Letouzey (1968) a

montré au Cameroun que *Lophira alata* serait intrusif dans la forêt littorale Atlantique où il se serait établi à la faveur des défrichements agricoles. Cette hypothèse de l'origine anthropique des peuplements localement riches en grands arbres héliophiles longévifs est soutenue par diverses données archéologiques trouvées dans le sol de ces forêts, notamment des horizons charbonneux datés à partir de ca. 650 ans BP (Morin-Rivat *et al.*, 2014). Toutefois, la documentation sur ce sujet reste éparsée et devrait être étayée. De plus, si cette hypothèse venait à être confirmée, il faudrait revoir les stratégies de gestion des forêts de production en Afrique centrale dans la mesure où les populations actuelles se sont sédentarisées et ne "perturbent" plus autant la forêt, leur mode de vie ayant changé à cause de l'industrialisation des économies nationales.

1.4 Les enjeux actuels autour des forêts tropicales

L'importance des écosystèmes forestiers tropicaux pour le bon fonctionnement de la planète est devenue évidente depuis des décennies. Ils jouent un rôle primordial en termes de services écologiques (habitats pour la biodiversité, régulation du cycle du carbone et de l'eau, protection des sols), économiques (commerce du bois, source de produits forestiers non ligneux, source d'emplois), sociales (fourniture des aliments, de médicaments, usages récréatifs, besoins spirituels) et esthétiques (Bonan, 2008). Les forêts tropicales contiennent également les plus grandes réserves de carbone de la planète, avec plus de 50% du carbone terrestre (Pan *et al.*, 2011) et compte pour 33% de la productivité primaire nette du carbone séquestré annuellement (Bonan, 2008; Beer *et al.*, 2010). L'importance de ces forêts se reflète dans les accords multilatéraux sur l'environnement tels que la Convention-cadre des Nations Unies sur les changements climatiques et la Convention sur la diversité biologique (Mayaux *et al.*, 2005). Dès lors, la communauté internationale est aujourd'hui plus que jamais préoccupée par le devenir des forêts tropicales (Foley *et al.*, 2005), dans le contexte où les changements démographiques, économiques et sociaux exercent une pression sans cesse grandissante sur le couvert forestier, relevant ainsi leur fragilité (Achard *et al.*, 2002; Wright, 2005).

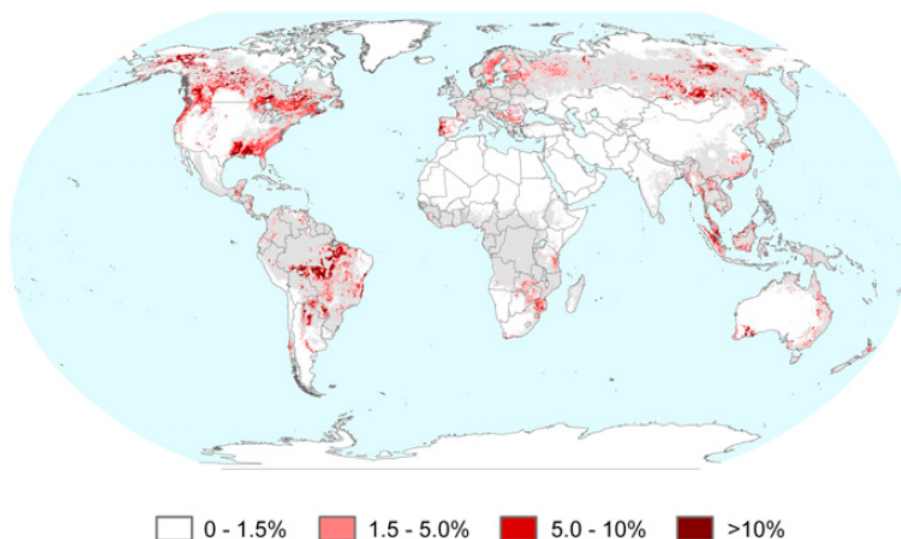


Fig. 1.4: Perte brute de la couverture forestière mondiale entre 2000 et 2005 (Hansen *et al.*, 2010)

Durant la décennie 2000 à 2010, les régions tropicales ont enregistré un taux net de déforestation annuel d'environ 0.4%, soit une déforestation nette de 5,4 millions d'hectare par an (Figure 1.4) (FAO, 2011a; Hansen *et al.*, 2010). Cette situation est exacerbée par l'impact de ces changements sur le cycle global du car-

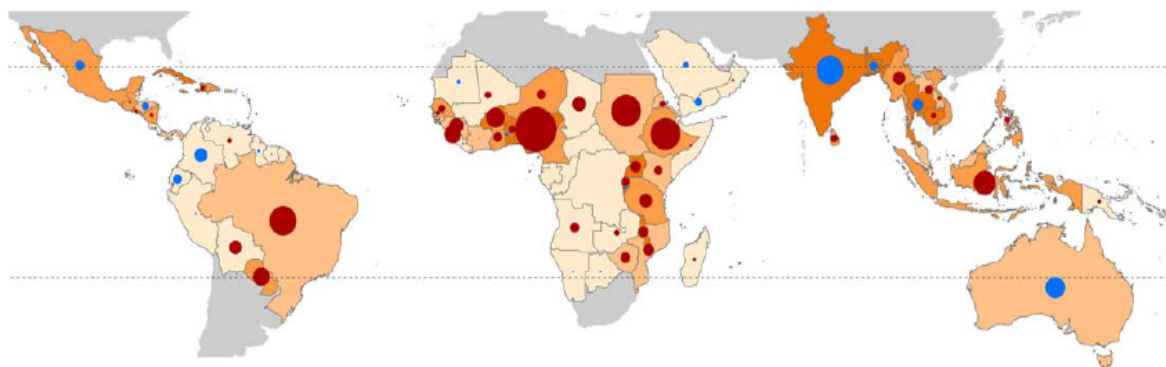


Fig. 1.5: Evolution des surfaces cultivées (cultures annuelles) dans les régions tropicales entre 1999 et 2008. Les cercles rouges et bleus indiquent respectivement l'accroissement (en km²) et la diminution (en km²) des superficies cultivées. La taille de chaque cercle correspond à la proportion du changement (Phalan *et al.*, 2013)

bone et le climat (Brodie *et al.*, 2012). Dans ce sens, l'ère géologique actuelle est désignée " d'Anthropocène " (Crutzen, 2002). Pour Bush *et al.* (2007) ... *never before in human history has the need for an understanding of climate change been so great. Nowhere in the world is that need so serious as in the tropics, where deforestation is at their most rapid, biodiversity greatest, and human lifestyles at their most precarious* ...

Si plusieurs causes agissant indépendamment ou de concert participent à la déforestation et à la dégradation des forêts tropicales (Geist et Lambin, 2001; Laurance *et al.*, 2004; Laporte *et al.*, 2007), l'expansion des terres agricoles (Figure 1.5) est considérée comme la principale menace qui pèse sur le couvert forestier tropical (Gibbs *et al.*, 2010; Phalan *et al.*, 2013). Niesten *et al.* (2004) indiquent que les surfaces agricoles ont doublé ces trois dernières décennies dans les régions tropicales pour atteindre 100 millions d'hectares. L'essentiel de la déforestation profite à l'agriculture commerciale en Amérique latine (Fargione *et al.*, 2008; DeFries *et al.*, 2013), alors qu'en Afrique et en Asie, les surfaces défrichées sont destinées à l'agriculture de subsistance et commerciale (Hosonuma *et al.*, 2012; Masters *et al.*, 2013). Cette situation va probablement s'intensifier au cours des prochaines décennies à cause de la croissance démographique mondiale et l'essor des biocarburants (DeFries *et al.*, 2013; Laurance *et al.*, 2014). L'expansion des cultures d'exportation (Hosonuma *et al.*, 2012; DeFries *et al.*, 2013) et le phénomène sous-jacent d'accaparement des terres décriés dans les régions tropicales (Karsenty, 2010; Vermeulen, 2013), constitueraient déjà des signaux d'alarme.

L'aménagement des forêts de production combine actuellement exploitation forestière, diverses interventions sylvicoles et des mesures visant à réduire les impacts négatifs de l'exploitation forestière. Il est censé être un outil majeur permettant d'assurer la productivité soutenue et la préservation de la forêt (Laurance, 1999). L'OIBT¹ estime actuellement à 183 millions ha la superficie de forêts aménagées ou exploitées dans les régions tropicales (Blaser *et al.*, 2011). Ce concept d'aménagement durable est maintenant renforcé par l'intégration d'autres services écologiques comme la séquestration du carbone (Kremen *et al.*, 2000), qui ouvrent la voie à de nouvelles possibilités de conservation des forêts fondées sur des initiatives de financement telle que la réduction des émissions dues à la déforestation et à la dégradation (REDD+) (Miles et Kapos, 2008). Bien que les chances de succès de l'aménagement des forêts denses humides tropicales aient fait l'objet de vifs débats (Fredericksen et Putz, 2003; Pearce *et al.*, 2003; Rice *et al.*, 1997; Niesten et Rice, 2004), il est désormais question de mettre en œuvre des solutions spécifiques adaptées aux contextes écologiques

1. Organisation Internationale des Bois Tropicaux

et socioéconomiques (Nasi et Guéneau, 2007), et basées sur une connaissance suffisante de la ressource exploitée (Clark *et al.*, 2009). Cela suppose la nécessité de combler urgemment le manque de connaissances scientifiques de divers ordres caractérisant les ressources de ces forêts.

1.5 La gestion contemporaine des FDH d'Afrique centrale

L'Afrique centrale abrite la deuxième plus grande étendue de forêts denses humides tropicales au monde. Ces forêts forment un bloc continu qui reste relativement peu fragmenté et concentré dans le bassin du Congo (Figure 1.6) (Verhegghen *et al.*, 2012). Elles couvrent près de 187 millions ha (Mayaux *et al.*, 2013). Elles jouent un rôle clé dans la régulation du climat et offrent des moyens de subsistance à près de 60 millions de personnes (aliments, pharmacopée, combustible, produits forestiers non ligneux, etc.). Elles fournissent également des emplois et des moyens financiers aux Etats par l'exploitation du bois d'œuvre : entre 4 et 6 % du produit intérieur brut, 15 % des recettes d'exportation au Gabon et 21 % de celles du Cameroun. En 2013, 49,2 millions ha de forêts sont concédés aux sociétés forestières avec un objectif de production soutenue du bois d'œuvre (de Wasseige *et al.*, 2014). Compte tenu de cette surface non négligeable, les Etats d'Afrique centrale ont adopté des nouvelles législations favorables à une gestion forestière durable fondée sur l'aménagement forestier (Bayol et Borie, 2004). Cette dernière notion englobe un ensemble d'actions visant à assurer la production soutenue des ressources et services de la forêt tout en gardant sa valeur et sa productivité et en évitant les effets indésirables sur l'environnement (OIBT, 2006).

Contrairement à ce qu'on aurait tendance à croire, la notion d'aménagement forestier n'est pas nouvelle en Afrique centrale (Nasi *et al.*, 2012). Des plans de gestion étaient déjà appliqués durant la période coloniale pour régler les coupes en vue d'assurer un rendement soutenu. Dans les années 60 et 70, la gestion forestière s'est enrichie des règles telles que le respect des diamètres minimum d'exploitation et la limitation des superficies parcourues ou de volumes produits annuellement, fondées sur les capacités des usines existantes (Nasi *et al.*, 2006). Les premiers plans d'aménagement sont rédigés dans les années 1970 au Cameroun, en R. du Congo et au Gabon, mais ne sont pas appliqués car le concept parait en avance sur le temps (Dupuy, 1998; ATIBT, 2007). En fait, avant la décennie 1990, on considère qu'aucun aménagement forestier réellement durable n'est mis en œuvre en Afrique centrale. C'est à partir de 1994 et dans la continuité du sommet de Rio en 1992 que les Etats d'Afrique centrale adoptent progressivement de nouvelles législations pour assurer la gestion durable des forêts naturelles et une meilleure considération de leurs fonctions sociales et environnementales (de Wasseige *et al.*, 2012). Ces législations imposent désormais aux sociétés forestières de gérer les forêts de production sur la base de plans d'aménagement intégrant les exigences de rendement soutenu, en tenant compte des objectifs de conservation et des besoins économiques et sociaux des Etats et des populations locales et en réduisant les impacts négatifs de l'exploitation forestière sur l'écosystème (Nasi *et al.*, 2012). Cette dernière décennie, certains de ces plans d'aménagement commencent à être révisés pour tenir compte des nouvelles orientations du marché ou actualiser et préciser les données utilisées initialement.

Aujourd'hui, on estime à près de 19 millions ha les forêts naturelles gérées sur cette base, soit 40 % des superficies concédées à la production soutenue du bois (de Wasseige *et al.*, 2014). Cette dynamique de l'aménagement forestier durable se reflète également dans la superficie croissante des forêts certifiées sous un label indépendant attestant du respect des bonnes pratiques de gestion forestière. En 2013, plus de 5



Fig. 1.6: Carte de végétation du bassin du Congo (de Wasseige *et al.*, 2012)

millions ha de forêts ont été certifiés par FSC (Forest Stewardship Council) et 3 millions ha ont reçu la certification OLB (Origine et Légalité des Bois) ou TLTV (Timber Legality and Traceability Verification), représentant 17 % de la superficie des forêts de production officiellement exploitées (de Wasseige *et al.*, 2014). L'exploitation forestière est très sélective et ne prélève qu'environ un à deux arbres par hectare. Le taux d'ouverture forestière généré par cette activité varie de 7 à 10 % du couvert initial (Fargeot *et al.*, 2004; Medjibe *et al.*, 2011). A l'heure actuelle, diverses études montrent que les forêts aménagées conservent une très forte valeur de conservation et seraient complémentaires aux aires protégées dans leur rôle fondamental de conservation de la biodiversité (Nasi *et al.*, 2006; Sist *et al.*, 2008, 2012; Putz *et al.*, 2012). Toujours en Afrique centrale, Clark *et al.* (2009) ont montré que le statut de conservation des espèces menacées était considérablement amélioré dans les forêts de production à condition que ces forêts soient gérées de façon adéquate. A titre d'exemple, Haurez *et al.* (2014) ont trouvé dans une forêt exploitée il y a 25 ans au Gabon des densités de gorille de plaine de l'ouest (*Gorilla gorilla gorilla* Savage et Wyman, de 1,5 individus au Km² similaires à celles rencontrées dans les aires protégées. Dans un contexte évolutif du marché, il est donc probable que la valeur de conservation de ces forêts continue de croître. Les forêts de production représentent 23 % de la superficie de forêt dense humide alors que les aires protégées ne comptent que pour 11 %, soit une proportion de 26 % du massif forestier d'Afrique centrale garantissant le maintien de la biodiversité (de Wasseige *et al.*, 2014).

La tendance des forêts certifiées ou aménagées étant nettement à la hausse, on pourrait être rassuré quant à l'avenir des forêts de production. Malheureusement, des études montrent que la fonction de production du bois d'œuvre sera très probablement compromise à moyen terme (Karsenty et Gourlet-Fleury, 2006). Or, il convient de rappeler que c'est cette activité qui impose une gestion durable de la biodiversité aux exploitants forestiers : si elle venait à cesser, ce sera environ 25 % de forêts naturelles qui pourraient être convertis en terres agricoles ou autres formes d'utilisation des terres afin de générer des revenus aux Etats. Le problème de la gestion forestière repose sur l'hypothèse d'un équilibre entre les prélèvements d'une part et le renouvellement de la ressource exploitée d'autre part (Picard *et al.*, 2008). La capacité de reconstitution du peuplement après une exploitation est déterminée par son état initial, les modalités d'exploitation (choix des espèces à exploiter, durée de rotation, dégâts sur le peuplement), mais surtout par la dynamique forestière (croissance, mortalité et régénération) (Bayol et Borie, 2004; Fargeot *et al.*, 2004). Or actuellement, cette hypothèse serait erronée pour la bonne raison que le calcul du taux de renouvellement de la ressource est basé sur des paramètres souvent différents de la réalité. En effet, les taux de croissance, de mortalité et de recrutement des arbres sont des variables qui peuvent significativement varier non seulement d'une espèce à une autre, mais aussi entre les habitats. Il s'agit de données complexes à obtenir et nécessitant de longues périodes de suivi pour arriver à des tendances reflétant des moyennes fiables tenant compte des variations environnementales. Ces données, inexistantes pour la majorité des bois d'œuvre au moment des réformes des législations, consistent à des estimations imprécises dans les plans d'aménagement (Sépulchre *et al.*, 2014). Aujourd'hui, quelques données empiriques relèvent des écarts souvent significatifs par rapport à ces estimations et témoignent d'une diminution probable des stocks de bois exploités (Groenendijk *et al.*, 2014).

Plus globalement, le manque de connaissance sur l'écologie et la dynamique des populations des espèces d'arbres exploités est souvent évoqué pour expliquer l'absence de durabilité de l'exploitation forestière, ainsi que la difficulté à suggérer des alternatives pouvant mieux garantir la durabilité des ressources exploitées (Picard *et al.*, 2008; de Wasseige *et al.*, 2012). Ainsi par exemple, une meilleure connaissance de l'écologie de reproduction et de régénération d'un bois d'œuvre pourrait déboucher sur des stratégies permettant de découpler sa régénération, sans nécessairement réduire les volumes prélevés. Zimmerman et Kormos (2012) résument bien cette situation par l'expression suivante . . . *the set of ecological characteristics forms a perfect storm of challenges for managing timber stocks for industrial profit. The storm intensifies when one considers that little or nothing is known about specific autecological characteristics of the timber species to be managed.*

1.6 Justification, objectifs et structuration de la thèse

Comme expliqué précédemment, les forêts denses humides africaines ont subi des épisodes majeures de fragmentation gouvernés par des événements climatiques (Anhuf *et al.*, 2006). En Afrique centrale, la composition floristique des forêts apparaît comme l'aboutissement d'une histoire dont le déroulement a été orienté et rythmé par les variations climatiques et les activités humaines passées (Maley, 2001; van Gemerden *et al.*, 2003). Aujourd'hui, de vastes superficies de forêt se caractérisent par une canopée dominée par des espèces d'arbres présentant un ensemble de traits similaires : héliophile, anémochore, faible régénération, structure des populations en cloche (Doucet, 2003). Ces caractéristiques tendent à suggérer que des conditions favorables pour leur régénération ont jadis existé, ce qui ne serait plus le cas présentement. A ce propos, Doucet

(2003) rapporte que ... “ cette importante raréfaction des essences commerciales ... est extrêmement préoccupante pour le maintien à long terme des capacités de production actuelles ; sauf si l'exploitation forestière peut avoir un effet dynamisant sur la régénération des espèces héliophiles, ce qui semble toutefois peu probable ... ” car “ en aucun cas, les chablis artificiels ne peuvent fournir les conditions idéales de régénération pour ce groupe d'espèces ... ”

En effet, parmi la centaine d'espèces disponibles pour la production du bois d'œuvre en Afrique centrale, seule une dizaine est régulièrement exploitée. Ce sont, par ordre d'importance : *Aucoumea klaineana*, *Entandrophragma cylindricum*, *Triplochyton scleroxylon*, *Erythrophleum ivorense*, *Cylicodiscus gabunensis*, *Lophira alata*, *Pterocarpus soyauxii*, *Entandrophragma utile*, *Milicia excelsa*, *Entandrophragma candollei*, *Millettia laurentii*, *Terminalia superba* et *Guarea cedrata*, qui représentent plus de 60 % de la production formelle de grumes (de Wasseige *et al.*, 2009). Au moins deux tiers de ces espèces montrent un caractère fortement héliophile (Doucet, 2003). Dans ce contexte, il apparaît donc fondamentale de mieux comprendre l'écologie des espèces d'arbres d'intérêt commercial afin d'orienter les décisions d'aménagement forestier durable.

La présence de *Lophira alata* dans la liste précédente, combinée à l'influence anthropique passée sur la propagation de ses populations, fait de cette espèce un bon candidat pour relever ce défi. Il s'agit d'un grand arbre des forêts denses humides africaines confronté à une insuffisance de régénération dans ses habitats naturels. Il est considéré comme intrusif dans la forêt littorale Atlantique au Cameroun, où il se serait établi à la faveur des défrichements agricoles anciens (Letouzey, 1968), et est repris dans la liste rouge de l'IUCN² dans la catégorie des espèces vulnérables. La présente thèse s'intéresse particulièrement à l'écologie et à la dynamique de *L. alata* dans les forêts denses humides de production du Cameroun. Elle tente de répondre aux questions de recherche suivantes :

- 1) Existe-il une littérature suffisante sur l'autécologie de *L. alata* permettant de définir une stratégie d'aménagement spécifique pour cette importante ressource ?
- 2) Quel a été l'impact des perturbations humaines passées sur la dynamique de l'espèce dans les forêts denses humides sempervirentes du littoral atlantique au Cameroun ?
- 3) Quel est la réponse à la lumière (tempérament) de la croissance des semis ?
- 4) Comment évolue la dynamique des populations de *L. alata* en forêts naturelles et quel est l'impact de l'exploitation forestière dans l'évolution de ces populations ?

La présente thèse est organisée en un ensemble de chapitres présenté sous la forme d'articles en préparation, acceptés ou publiés, qui tentent de répondre aux questions précédemment évoquées.

Faisant suite au chapitre 1 (Introduction générale), le chapitre 2, publié dans la revue BASE³, dresse une synthèse des connaissances acquises sur l'écologie de l'espèce en mettant un accent particulier sur les données disponibles et susceptibles de contribuer à un gestion durable de ses populations.

2. International Union for Conservation of Nature

3. Biotechnologie Agronomie Société Environnement

Le chapitre 3, publié dans la revue *Plant Ecology and Evolution*, évalue l'impact spatio-temporel des perturbations humaines passées sur la composition floristique des forêts littorales atlantiques du Cameroun et tente d'expliquer la dominance de *L. alata* dans la canopée de ces forêts.

Le chapitre 4, accepté par la revue *Biotropica*, quantifie la réponse à la lumière de la croissance des semis en considérant l'effet de l'origine des plants pour déterminer les conditions assurant le succès de la régénération de l'espèce.

Le chapitre 5 analyse le déterminisme des conditions environnementales locales sur la dynamique de l'espèce et prédit l'évolution des arbres exploitables après plusieurs rotations dans le contexte qui prévaut au Cameroun. Il est en préparation pour la revue *BFT*⁴.

Une discussion générale (chapitre 6) clôt la thèse en synthétisant les résultats majeurs obtenus et en mettant en perspectives pour des recherches futures les aspects qui méritent davantage d'investigation afin de garantir la gestion durable de cette ressource.

2 Synthèse bibliographique sur le profil écologique de l'azobé, *Lophira alata* Banks ex Gaertn C.F.

Les forêts denses humides d'Afrique centrale nous apparaissent aujourd'hui extrêmement sensibles aux conditions climatiques. L'histoire récente de l'Holocène révèle notamment que l'homme a joué un rôle notable sur la composition de ces forêts, caractérisées par la dominance des grands arbres héliophiles dans la canopée. L'homme s'étant sédentarisé au cours des derniers siècles, le risque de diminution des populations de ces arbres est accru par le fait qu'elles constituent l'essentiel des bois d'oeuvre exploités dans cette région. Pour préserver l'intégrité de ces forêts, il s'avère donc urgent de mettre en oeuvre des solutions spécifiques basées sur une connaissance suffisante de la ressource exploitée. Le présent chapitre (Chapitre 2), synthétise les connaissances sur *Lophira alata*, un des principaux bois d'oeuvre d'Afrique centrale, et qui sera le modèle biologique de cette thèse.



Illustrations : (A) tige et houppier, (B) écorce, (C) plantule, (D) fleurs, (E) fruits immatures et (F) fruits matures de *Lophira alata* © Achille Biwolé, Carl Moumbogou.

Définition du profil écologique de l'azobé, *Lophira alata*, une espèce ligneuse africaine de grande importance : synthèse bibliographique et perspectives pour des recherches futures

Achille Bernard Biwolé, Nils Bourland, Kasso Daïnou, Jean-Louis Doucet.

Publié dans *Biotechnol. Agron. Soc. Environ. (BASE)*.

2.1 Résumé

L'effort de gestion durable consenti depuis plus de deux décennies dans les forêts denses humides africaines continue d'être confronté à l'insuffisance des connaissances de ces écosystèmes. L'écologie des essences ligneuses demeure peu étudiée, rendant difficile toute possibilité de gestion durable sur le long terme. Cette situation est illustrée à travers la présente synthèse bibliographique sur l'écologie et la sylviculture de l'azobé, *Lophira alata* Banks ex C.F. Gaertn (Ochnaceae), une espèce africaine de grande importance jugée « vulnérable » par l'UICN. La revue de littérature proposée met en exergue l'incertitude qui perdure sur la taxonomie de cette espèce, mais aussi de nombreuses insuffisances ou méconnaissances relatives à sa biologie de reproduction, ses conditions de régénération, ses paramètres de la dynamique des populations, ainsi que l'organisation spatiale de sa diversité génétique. Par manque d'informations sur ses exigences écologiques et les facteurs ayant historiquement influencé sa dynamique des populations, les essais sylvicoles menés à ce jour révèlent des résultats hasardeux qui restent pour majeure partie très mitigés. Remédier à ces diverses lacunes par une meilleure caractérisation de son écologie et des essais sylvicoles novateurs constituerait une contribution notable pour la gestion durable de ses populations.

Mots-clés. *Lophira alata*, écologie, sylviculture, gestion durable des forêts, forêt tropicale humide, morphologie végétale, arbre à buts multiples.

2.2 Introduction

Les forêts denses humides tropicales abritent plus de 50 % de la biodiversité terrestre et environ 20 % des espèces végétales (Dupuy, 1998). Face à leur disparition accélérée et aux enjeux qui en découlent, notamment en termes d'émissions de gaz à effet de serre et d'érosion de la biodiversité, celles-ci sont au centre d'importantes préoccupations internationales (FAO, 2009; Smith *et al.*, 2011). Les forêts denses humides africaines couvrent près de 236 millions ha et régressent à raison de 0.23 % par an (Mayaux *et al.*, 2003; FAO, 2011a). Cette déforestation s'explique essentiellement par la propagation de l'agriculture permanente à petite échelle (FAO, 2009). En évitant la conversion des forêts en terres agricoles, l'exploitation forestière durable peut être une alternative crédible conciliant préservation du couvert forestier et développement économique des populations locales (Siry *et al.*, 2005). On estime qu'actuellement un effort de gestion durable est consenti sur quelque 30 millions ha, dont 7,6 millions font l'objet d'une certification indépendante (FAO, 2011b; FSC, 2011). Ces écosystèmes restent toutefois insuffisamment connus (de Wasseige *et al.*, 2009). L'écologie des essences commerciales demeure peu étudiée et des paramètres fondamentaux de leur dynamique des populations restent imprécis (Doucet, 2003), rendant illusoire toute volonté de modélisation sur le long terme. En conséquence, l'information permettant aux gestionnaires forestiers de prendre des décisions adéquates n'est pas toujours disponible (FAO, 2011b) et la durabilité tant recherchée en est affectée. L'azobé (ekki en anglais), *Lophira alata* Banks ex C.F. Gaertn, n'échappe pas à ce constat. En raison de son exploitation commerciale, localement importante, l'IUCN la classe comme une espèce « vulnérable » (IUCN, 2011). Cet article a pour objectif de proposer une synthèse des connaissances acquises sur l'autécologie de l'azobé en vue de :

- mieux caractériser son profil écologique et,
- proposer des perspectives pour des études ultérieures garantissant sa gestion durable.

Un accent est particulièrement porté sur les aspects d'autoécologie fondamentale et les domaines qui, dans une certaine mesure, peuvent faire l'objet d'application à court terme.

2.3 Considérations taxonomiques et descriptions botaniques

2.3.1 Considérations taxonomiques

Le genre *Lophira* de la famille des Ochnaceae est endémique au continent africain. Au début du siècle dernier, Chevalier (1909) distinguait deux espèces : *Lophira procera* A.Chev., pour l'espèce de forêt et *Lophira alata* Banks ex C.F.Gaertn., pour l'espèce de savane. Ensuite, Hutchinson et Dalziel (1954) ont montré que *L. alata* était synonyme de *L. procera* et que l'espèce de savane devait se nommer *Lophira lanceolata* Tiegh. ex Keay.

Les informations qui suivent proviennent de Van Tieghem (1901); Chevalier (1909); Letouzey (1957); Aubréville (1959); de la Mensbrugge (1966); Bamps (1967); Anonyme (1976); Vivien et Faure (1985); White et Abernethy (1996); Palla *et al.* (2002). L'azobé peut atteindre 60 m de hauteur et 180 cm de diamètre. Son fût élevé, cylindrique, est parfois un peu sinueux (Figure 2.1). Sa base est légèrement épaissie et sans contre-forts. L'arbre est bas-branchu en lisière. L'écorce de teinte grisâtre à rougeâtre avec une mince pellicule jaune soufre vers l'extérieur atteint 20 mm d'épaisseur. Elle est granuleuse à la cassure et s'exfolie en plaques

irrégulières. Sa couche interne, blanchâtre, avec des fibres orangées, est mince et lisse. La cime hémisphérique (Figure 2.1) est fortement charpentée. Les rameaux présentent des cicatrices foliaires très apparentes. Les feuilles, de couleur rouge vif à l'état jeune, sont disposées en rosettes aux extrémités des rameaux. Elles sont alternes, simples, à stipules entières lancéolées-acuminées de 5 mm de long et 2 mm de large. Le pétiole, court et cylindrique, glabre, mesure moins de 2,6 cm de long. Le limbe oblong-ovale, à sommet arrondi ou émarginé, à base cunéiforme, mesure 10 à 25 cm de long et 3,5 à 12 cm de large ; il peut atteindre 50 cm de long, parfois plus, chez les plantules. Il est entier, glabre, avec une nervure médiane saillante sur les deux faces. Les nervures latérales sont nombreuses, rapprochées, parallèles, en relief sur les deux faces et réunies par un réseau apparent de nervilles.



Fig. 2.1: Fût (à gauche) et cime (à droite) d'un azobé

2.3.2 L'arbre : présentation botanique

L'azobé est hermaphrodite. Les panicules terminales, lâches, pyramidales, glabres, mesurent 12 à 20 cm de long. Elles sont à axes anguleux et striés longitudinalement. Les fleurs blanches, odorantes, ont cinq sépales imbriqués persistants, cinq pétales libres et sessiles et de très nombreuses étamines à filets courts de 5 à 7 mm de long. Les pétales suborbiculaires, à onglet large et court, échancrés au sommet, font 17 mm de long et 14 mm de large. Les étamines sont disposées en quatre rangées concentriques. Les anthères oblongues, jaune-orangé, de 4 à 6 mm de long, s'ouvrent par deux ports apicaux. L'ovaire en cône allongé, entier, uniloculaire, se termine par deux stigmates aigus divergents. Sa surface glabre est plissée longitudinalement. Sa loge contient une douzaine d'ovules très courts disposés en deux rangées et insérés sur un axe central. Les deux sépales extérieurs forment dans le fruit deux ailes dissymétriques, rougeâtres à l'état frais, coriaces, nervillées, oblongues et de longueurs inégales : 8 cm pour la petite et 15 cm pour la grande. Le fruit est un akène subligneux et conique de 3 cm de long qui sèche et brunit à maturité. Il contient une seule graine ovoïde et oléagineuse. L'embryon, dépourvu d'endosperme, renferme des cotylédons charnus et épais. Sa germination se produit par apparition d'un épicotyle sortant en crosse. La graine engendre fréquemment deux tigelles, parfois trois.

Tab. 2.1: Quelques caractères de différenciation entre *Lophira alata* et *Lophira lanceolata*.

Caractères	<i>Lophira alata</i>	<i>Lophira lanceolata</i>	Références
Morphologie de l'arbre			
Hauteur maximale de l'arbre	60 m	16 m	White et al., 1996 Bamps, 1967
Hauteur maximale du fût	25 m	7.5 m	Anon., 1976
Diamètre maximum	180 cm	70 cm	Bamps, 1967
Cime	hémisphérique, charpentée	ellipsoïde élancé, fusiforme	Aubréville, 1959 ; Anon., 1976
Liège/suber (sur les jeunes rameaux)	lisse	écailleux liégeux	Aubréville, 1959
Écorce	rougeâtre	gris clair	Aubréville, 1959
Feuille			
Limbe	oblong-ovale	oblong-lancéolée	Martineau, 1933
Dimensions	2.5 fois longue que large	4.7 fois longue que large	Aubréville, 1959
Pétiole	0.5 à 2.6 cm	2 à 6 cm	Aubréville, 1959
Fleurs			
Sépales extérieurs	ovales-lancéolés, 10 à 12 mm de long, 4 à 5 mm de large	ovales-acuminés, 7 à 8 mm de long, 4 à 5 mm de large	Bamps, 1967
Sépales autres	9 à 10 mm de long, 6 à 7 mm de large	6 mm de long, 5 mm de large	Bamps, 1967
Étamines	filet : 5 à 7 mm de long anthères oblongues : 4 à 6 mm de long	filet : 4 à 6 mm de long, anthères étroitement oblongues : 4 à 5 mm de long	Bamps, 1967
Ovaire	8 à 10 mm de long, 2 à 2.5 mm de diamètre, stigmate : 2.5 mm de long	8 mm de long, 3 mm de diamètre, stigmate : 1 à 2 mm de long	Bamps, 1967
Fruit et graine			
Akène	un sépale : semi-ovale, 8 à 12 cm de long, 2 à 2.5 cm de large ; l'autre sépale : 4 à 6 cm de long, 1.2 à 1.5 cm de large	un sépale : semi-conique, 8 à 10 cm de long, 2 à 2.5 cm de large ; l'autre sépale : 2.5 à 5 cm de long, 0.5 à 1 cm de large	Bamps, 1967
Plantule			
Écorce des jeunes rameaux	non subéreuse	subéreuse	Martineau, 1933
Premières feuilles	disposées horizontalement	disposées verticalement	Satabié, 1991
Épicotyle à 6 mois d'âge	10 à 20 cm de long, simple ou multicaulé	1 à 2 cm de long, unique	Satabié, 1991
Pétiole	0.5 à 2.5 cm de long	2.0 à 6.0 cm de long	Martineau, 1933

L'enracinement de la plantule est pivotant. Les racines latérales sont très fines et nombreuses. Les premières feuilles de la plantule sont opposées et les feuilles suivantes sont disposées sur de courts entrenœuds sur un plan perpendiculaire. Elles sont finement nervurées latéralement. Leur limbe est à marges régulières. L'épicotyle glabre, à feuilles non avortées, mesure de 13 à 17 cm de long.

2.3.3 Différenciation taxonomique avec *L. lanceolata*

La distinction des deux espèces du genre *Lophira*, à savoir *L. alata* (azobé) et *L. lanceolata* (méné), a souvent été sujette à controverse (Anonyme, 1954). Van Tieghem (1901), en examinant la morphologie et les dimensions foliaires des deux taxa de forêt et de savane, ainsi que ceux des formes juvéniles et adultes, avait séparé les *Lophira* en plusieurs espèces. Hutchinson et Dalziel (1954) mentionnent qu'il s'agit de deux espèces écophylétiques, l'une (méné) commune aux savanes soudano-guinéennes et l'autre (azobé) caractéristique des forêts denses humides guinéo-congolaises. Toutes deux seraient communes dans leurs habitats respectifs et se distingueraient par des particularités morphologiques (Aubréville, 1959). Ces singularités se rapporteraient surtout aux aspects macromorphologiques tels que la conformation des arbres, les dimensions des limbes et pétioles, les dimensions des sépales et stigmates, la largeur des sépales des fruits et la morphologie des plantules (Table 2.1). Toutefois, ces éléments resteraient très insuffisants pour en faire deux espèces distinctes (Aubréville, 1959). Les formes juvéniles de ces deux taxa seraient difficiles à distinguer en lisière de forêt où *L. alata* et *L. lanceolata* se côtoient (Letouzey, 1985). Leur génotype serait aussi identique, ainsi que leur pollen et leur nombre chromosomique ($2n$ égal à 28) (Satabié, 1991).

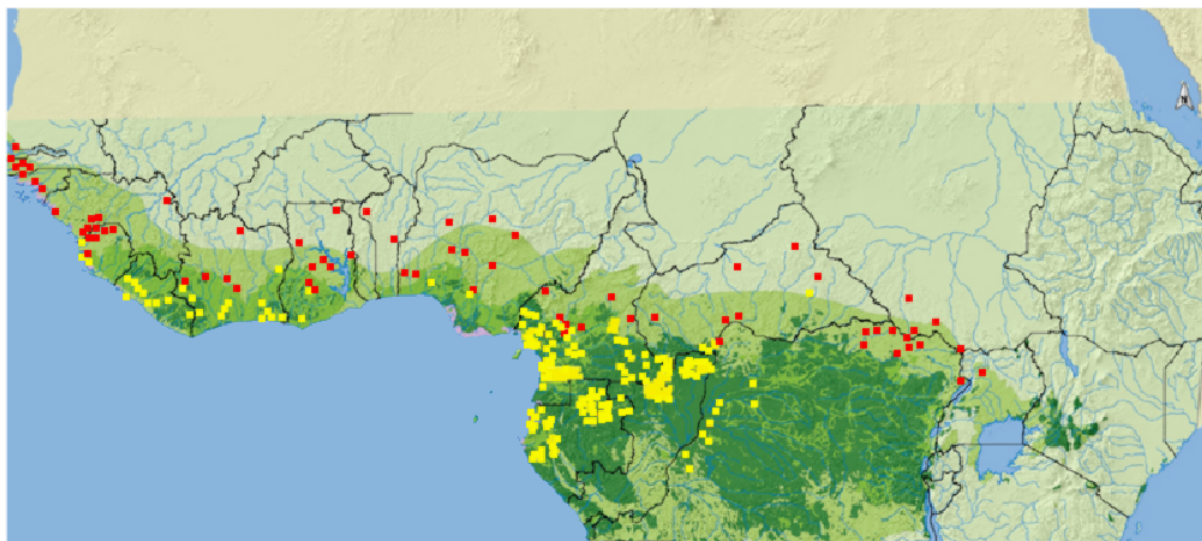


Fig. 2.2: Points de présence de *Lophira alata* (points jaunes) et *Lophira lanceolata* (points rouges) dans la région guinéo-congolaise (carte adaptée de Bamps (1970); Chevillotte (2009))

2.4 Distribution et origine des peuplements forestiers de *L. alata*

L'azobé a une distribution omni-guinéo-congolaise (Doucet, 2003). Son aire de répartition s'étend du Congo depuis le district forestier central jusqu'en Sierra Leone voire en Guinée Bissau et ne descend pas en dessous du bassin inférieur de l'Ogooué au Gabon (Bamps, 1967; Anonyme, 1976). Il se rencontre au contact de la savane, dans les forêts denses sempervirentes, sur les pentes de montagne et sur les terrains marécageux (Aubréville, 1959; Bamps, 1970; White et Abernethy, 1996). C'est une espèce des forêts secondaires « ombrophiles semi-sempervirentes humides mélangées » et « ombrophiles sempervirentes littorales hygrophiles » (White, 1983). C'est au sein de cette dernière qu'elle présenterait les densités les plus élevées, soit plus de deux arbres (dbh supérieur ou égal à 40 cm) à l'hectare (Guillaumet *et al.*, 2010). En Afrique centrale atlantique, la distribution de l'azobé serait surtout limitée aux forêts denses humides, l'espèce ne se rencontrant

dans les forêts secondaires qu'au voisinage des grands cours d'eau (Figure 2.2).

Plusieurs hypothèses ont été évoquées pour expliquer l'origine des populations de *L. alata* en forêt dense humide. Letouzey (1968) avait suggéré une origine paléobotanique et anthropique fondée sur les nombreuses ressemblances relevées avec *L. lanceolata* et le rapprochement des aires de répartitions de ces deux espèces. Selon cet auteur, *L. alata* résulterait d'une adaptation écologique de *L. lanceolata* en forêt, puis se serait propagé dans cette région à la suite des défrichements humains. Maley (1994), sans valider cet argument anthropique, met en exergue l'impact des variations paléo-climatiques sur la dynamique des populations d'azobé. Après la régression majeure des forêts sous l'effet d'un climat aride entre 20 000 et 14 000 ans BP, le retour à un climat plus humide de 14 000 à 9 500 ans BP a été marqué par la recolonisation des méso- et méga-phanérophytes typiques des formations forestières guinéo-congolaises, dont les populations d'azobé (Maley, 1994; Maley et Brenac, 1998). Vers 3 000 ans BP, les régions en bordure du golfe de Guinée auraient connu un assèchement qui a provoqué de vastes ouvertures et un recul de la forêt (Maley, 1994). Ces ouvertures auraient permis la migration vers le sud de populations Bantou (Schwartz, 1992). En combinaison avec les actions anthropiques, notamment les défrichements et les incendies à des fins agricoles (Schwartz *et al.*, 1995), cet assèchement aurait renforcé l'installation d'une végétation de type mosaïque forêt-savane (Elenga *et al.*, 1992) et l'extension des taxons pionniers (Maley, 2001). Le rôle crucial de l'homme dans la dynamique des populations d'azobé a été souligné par Letouzey (1985) qui a établi un lien entre l'abondance de fragments de poteries et de charbons de bois au pied de spécimens de *L. alata* en forêt littorale camerounaise et la présence de l'espèce dans cette région. L'extension typique de la forêt climacique n'a repris que vers 2 000 ans BP (Maley, 1994).

2.5 Exigences climatiques, topographiques et pédologiques

L'aire de l'azobé, limitée à la région guinéo-congolaise, s'étend aux climats tropicaux de types humide (Af) et de mousson (Am). Les précipitations annuelles moyennes y sont comprises entre 1 600 et 2 000 mm, excepté dans les zones côtières de la haute et basse Guinée et une partie du bassin du Congo (RDC) qui en reçoivent davantage (White, 1983). Les températures moyennes mensuelles varient entre 24 et 27°C (White, 1983). L'azobé abonde au bord des côtes atlantiques (Letouzey, 1957). Il y forme des peuplements étendus et pénètre à l'intérieur du continent dans les vallées et le long des grands cours d'eau (Anonyme, 1954). Il ne s'élève guère à plus de 800 m d'altitude sur les pentes des montagnes (Anonyme, 1976; Vivien et Faure, 1985). Sa distribution semble dépendre surtout des conditions climatiques et édaphiques qui règnent dans son aire de répartition (Veenendaal *et al.*, 1998). En effet, selon ces auteurs, la saison sèche constituerait un important facteur de limitation de sa répartition. L'azobé manifesterait une préférence pour les sols à hydro-morphie de profondeur et présenterait une meilleure régénération sur des sols humides bien drainés (Taylor, 1960; Dupuy, 1998). C'est une espèce rustique qui tend à préférer les sols sablonneux et sablo-argileux à nappe phréatique peu profonde (Anonyme, 1954; Letouzey, 1957; Aubréville, 1959; Letouzey, 1979). L'espèce tolère les sols pauvres et acides (Hawthorne, 1995) où elle forme des associations mycorhiziennes (Onguene et Kuyper, 2001). Les semis présentent des meilleurs taux de croissance dans les sols peu fertiles, en raison probablement de leur incapacité à profiter de la disponibilité en éléments nutritifs (Baker *et al.*, 2003). L'espèce constituerait d'ailleurs un bon indicateur de sols pauvres au sud du Cameroun (Kanmegne, 2004).

2.6 Caractéristiques écologiques

2.6.1 Tempérament et structure des populations

Selon divers auteurs (Aubréville, 1959; Hawthorne, 1995; Doucet, 2003), le tempérament de l'azobé est qualifié d'héliophile modéré à pionnier. Un ombrage latéral serait préférable les premiers mois, mais les plantules auraient rapidement besoin d'un éclaircissement relatif de 50 à 90 % (Catinot, 1965). En effet, les semis auraient des taux de mortalité élevés induits par la sécheresse, soit plus de 80 % pendant la phase d'établissement (Baker *et al.*, 2003). Lorsque les plantules sont maintenues de façon prolongée dans un environnement ombragé, leurs taux de croissance paraissent diminuer (Voorhoeve, 1965). Les juvéniles, contrairement aux semis et aux plantules, présenteraient un meilleur développement en bordure des trouées d'abattage au Sud du Cameroun (Bongjoh et Nsangou, 2001). Ainsi, ces exigences se traduiraient par des déficits locaux de régénération (Letouzey, 1957), bien que la situation puisse être fort variable d'une forêt à une autre, probablement en raison de passés anthropiques différents (importance des milieux agricoles). Les structures diamétriques qui en résultent évoluent d'une courbe de Gauss à une exponentielle décroissante (Sépulchre *et al.*, 2008).

2.6.2 Phénologie

En se référant aux observations d'Anonyme (1954); Taylor (1960); Voorhoeve (1965); Hecketsweiler (1992); White et Abernethy (1996); Yalibanda (1999); Doucet (2003); Matig *et al.* (2006), la phénologie de l'azobé paraît présenter un assez bon conservatisme sur toute son aire de répartition, bien que ses phénophases pourraient correspondre à des climats différents. En effet, dans les régions soumises à un climat tropical humide (Af), notamment au Cameroun et en R. Centrafricaine, l'azobé se défeuille durant une à deux semaines entre novembre et décembre au début de la saison sèche. La floraison qui s'ensuit se produit de manière régulière et abondante entre décembre et janvier en saison sèche. La fructification s'étale sur trois à quatre mois dès janvier voire février pendant la saison des pluies. Sous les climats tropicaux de mousson (Am), notamment au Liberia jusqu'au Gabon ainsi qu'en RDC, l'espèce est à feuilles caduques entre octobre et décembre pendant la grande saison des pluies. Les arbres fleurissent entre novembre et janvier dès la fin de la grande saison des pluies, et durant la grande saison sèche. Une exception est à relever au Gabon où cette floraison se fait durant la grande saison des pluies, entre décembre et janvier. Le développement des fruits se fait entre janvier et mars voire avril, dès la fin de la grande saison sèche, pendant la petite saison des pluies. Les fruits matures apparaissent entre mars et juin, pendant la petite saison des pluies. Au Gabon, celle-ci se fait entre février et mars pendant la petite saison sèche.

Selon Yalibanda (1999), les arbres fleurissent en forêt dense humide semi-sempervirente en R.C.A dès 15 cm de diamètre. Cette floraison devient régulière en forêt littorale camerounaise à partir de 50 cm de diamètre (Anonyme, 1954). Doucet (2003) observe en forêt sempervirente côtière hygrophile au Gabon que les arbres fructifient dès 34 cm de diamètre et produisent régulièrement des fruits dès 45 cm de diamètre.

2.6.3 Régénération naturelle

L'azobé est une espèce ptérochore avec une dispersion anémochore des fruits (Doucet, 2003). Dans les conditions favorables (par grand vent), ceux-ci peuvent être transportés jusqu'à 200 m du semencier (Anonyme, 1954). En conséquence, les semis s'installent préférentiellement dans la direction des vents dominants. C'est une espèce sociale qui se régénère aisément dans les endroits découverts. Toutefois, cette régénération semble exiger une absence totale d'espèces concurrentes (Letouzey, 1957). L'espèce rejette bien des souches mais ne drageonne pas (Anonyme, 1954). Les fruits seraient consommés par les ruminants et les rongeurs, ces derniers déterrants et consommant les cotylédons (Anonyme, 1954). Les bourgeons des plantules seraient détruits par un coléoptère, *Tragocephala guerenii* White (Foahom, 2002), tandis que les feuilles seraient consommées par diverses chenilles dont *Imbrasia obscura* Butler et *Antheua insignata* Gaede (Foahom, 2002).

Tab. 2.2: Données de croissance de l'azobé en plantation

Localisation	Age (années)	Densité (nombre arbres par ha)	Hauteur moyenne (m)	Diamètre moyen (cm)	Croissance en diamètre (mm par an)	Croissance en hauteur (m par an)	Référence
Côte d'Ivoire	6	235	6.4	6.0	10.0	1.1	Aubréville, 1959
Côte d'Ivoire	8	-	11.7	9.9	12.3	1.0 à 1.5	Dupuy et al.1991 cités par Palla et al. 2002
Côte d'Ivoire	9	1.3	11.5	10.6	11.7	1.3	Aubréville, 1959
Côte d'Ivoire	10	-	10.0	11.2	11.2	1.0 à 1.5	Dupuy et al.1991 cités par Palla et al. 2002
Côte d'Ivoire	12	1425.19	16.0	10.5	8.7	1.3	Aubréville, 1959
Côte d'Ivoire	64	-	-	36.9	5.8	-	Ntchandi Otimbo, 1999 cité par Palla et al., 2002

2.6.4 Accroissements annuels moyens en diamètre et en hauteur

Les données relatives à l'accroissement annuel moyen en diamètre demeurent très lacunaires. En forêt naturelle, cet accroissement varie de 4 à 8 mm par an pour la Sierra Leone, le Ghana, le Nigeria, le Congo et le Gabon (Hawthorne, 1995; Dupuy, 1998; Doucet, 2003). En plantation, cet accroissement se situe entre 6 et 12 mm par an (Table 2.2). Aubréville (1959) mentionne des accroissements annuels moyens en diamètre pouvant atteindre 15 mm par an chez les jeunes arbres exposés aux conditions optimales d'éclairage. L'accroissement annuel moyen en hauteur est généralement compris entre 1,0 et 1,5 m par an (Table 2.2). Ces informations restent toutefois absentes dans d'autres régions, notamment au Cameroun. Il en est de même de la nature et de la périodicité des cernes de croissance qui, jusqu'à présent, n'ont pas été établies.

2.7 Sylviculture et aménagement forestier

2.7.1 Législations forestières

Deux mesures de l'arsenal légal des pays tropicaux concernent directement ou indirectement l'azobé (Sépulchre *et al.*, 2008). La première consiste en la fixation, dans chaque pays producteur, de diamètres minima d'exploitation (DME). Ils correspondent au seuil légal en dessous duquel aucun pied ne peut être exploité (Table 2.3). La seconde repose sur les taux de reconstitution minima à atteindre. Au Cameroun, ce taux ne doit pas être inférieur à 50 %.

Tab. 2.3: Diamètres minima d'exploitation (DME) dans cinq pays producteurs du bois d'azobé

	Pays producteur				
	Cameroun	Centrafrique	Gabon	R. du Congo	R. D. du Congo
DME (cm)	60	70	80	70	60

2.7.2 Tarifs de cubage

Pour des raisons commerciales ou d'études de productivité forestière, différents tarifs de cubage ont été développés pour l'azobé (Table 2.4). Ceux-ci permettent d'estimer le volume brut d'une tige sur la base de son diamètre et/ou de sa hauteur. Leur validité se limite à la zone couverte par l'échantillon d'arbres étudiés et au diamètre minimum de prise en compte des arbres (Paget et Desmet, 2005). Le fait que la taille des échantillons d'arbres étudiés soit limitée à quelques individus (Akindele et LeMay, 2006), que les zones couvertes par ces échantillons s'étalent sur plusieurs millions d'hectares (Paget et Desmet, 2005) et que certains auteurs ne donnent pas d'information sur la méthode de construction de leur modèle (Anonyme, 2005), amène à être prudent quant à l'utilisation de ces formules.

Tab. 2.4: Exemple de tarifs de cubage élaborés pour l'azobé

Localisation géographique	Tarifs de cubage	Nombre d'arbres étudiés	Diamètre minimum (en cm)	Paramètres de qualité de la régression	Référence
Cameroun (forêt sempervirente)	$V = 0.00086D^2 - 0.22$	-	10	-	Anon., 2005
Congo (forêt semi-décidue)	$V = 16D^2 - 4.54D + 0.73$	217	40	$R^2 = 0.87$	Paget et al., 2005
Nigeria (forêt sempervirente)	$V = \frac{0.00013D^{1.98}H^{0.75}}{0.009}$	20	20	$ESE = 8.02 \times 10^{-6}$	Akindele, 2005

2.7.3 Plantations et régénération artificielle

L'azobé a un taux de germination élevé entre 85 et 95 % (de la Mensbrugge, 1966). Les graines, dont la masse moyenne est d'environ 0,3 g, ne se conservent pas, bien que quatre mois après la récolte, le taux de germination soit encore d'environ 25 % (Anonyme, 1954; Taylor, 1960). La germination, hypogée et échelonnée, dure en moyenne 18 à 30 jours pour les graines à embryon unique et peut atteindre 45 jours dans le cas de polyembryonie (de la Mensbrugge, 1966). Lors du semis en pépinière, les graines doivent être couchées et enterrées sous 1 cm de substrat pour faciliter la sortie de la tigelle (Anonyme, 1954). Les plants sont utilisés, en saison des pluies, après 15 à 18 mois d'élevage, lorsqu'ils ont une hauteur de 40 à 50 cm et 15 feuilles environ (Anonyme, 1954; Taylor, 1960).

Les rares essais sylvicoles réalisés font apparaître des résultats mitigés. Dès 1930, en Côte d'Ivoire, l'azobé a été planté en forêt naturelle dans des layons étroits à grand écartement en vue d'obtenir une densité de 50 arbres à l'hectare (Dupuy, 1992). Cinquante années après, les densités relevées varient entre 6 et 28 tiges.ha⁻¹ (Dupuy, 1992). En 1935 au Gabon, une parcelle d'azobé a été plantée à raison de 1 100 tiges.ha⁻¹, et 64 ans après, seules 128 tiges.ha⁻¹ subsistaient (Palla *et al.*, 2002).

2.8 Caractéristiques, utilisation et commerce international du bois

2.8.1 Caractéristiques du bois et utilisations industrielles

Les informations qui suivent sont de Méniaud (1950); Anonyme (1954, 1976); Gérard *et al.* (1998). Le bois d'azobé présente d'excellentes propriétés physiques et mécaniques (Table 2.5). Il a une bonne résistance vis-à-vis des champignons de pourriture. Le bois parfait est résistant aux attaques d'insectes. La durabilité du bois vis-à-vis des termites est bonne. Il est considéré comme un bois non imprégnable (classe d'imprégnabilité : 4) selon la norme NF EN 350-2 (norme européenne sur la durabilité du bois et des produits dérivés du bois). Le bois d'azobé est apprécié pour les installations en milieu exposé tels les ouvrages portuaires, les constructions hydrauliques, les traverses de chemin de fer et les fonds de wagon. Il est employé pour la fabrication de seuils, pièces d'appui, jets d'eau et pour certains éléments de maisons à ossature en bois. Il convient à la fabrication de parquets et escaliers destinés à des applications industrielles.

2.8.2 Usages traditionnels

Les informations qui suivent sont d'Anonyme (1954); Bouquet (1969); Kanmegne (2004); Kayode (2006); Matig *et al.* (2006); Ibrahim *et al.* (2008). Bien que des confusions dans les usages soient récurrentes avec *L. lanceolata*, l'azobé paraît ne pas fournir de produits accessoires dont l'utilisation serait généralisée. En effet, l'huile extraite des graines serait la seule partie de l'arbre qui interviendrait dans l'alimentation au Cameroun. Le bois d'azobé serait utilisé localement dans ce pays pour la confection des ponts. Les chenilles comestibles (*Imbrasia obscura* Butler, 1878) dont l'arbre hôte est *Piptadenia africana* Hook.f. (Dabema), seraient présentes sur l'azobé en RDC. La pharmacopée traditionnelle, qui reconnaît de nombreuses vertus à certaines parties de l'arbre, serait l'utilisation la plus répandue, notamment au Gabon, au Nigeria, en RCA et en RDC. L'écorce est employée dans le traitement de diverses maladies (caries dentaires, douleurs viscérales, fièvre

Tab. 2.5: Propriétés physiques et mécaniques du bois d'azobé à maturité

	Propriétés physiques			Propriétés mécaniques	
	Moyenne	Écart-type		Moyenne	Écart-type
Dureté Monnin	10.7	2.7	Contrainte de rupture en compression parallèle	96 MPa	9
Coefficient de retrait volumique	0.69 %	0.01	Contrainte de rupture en flexion statique	162 MPa	21
Retrait tangentiel total	10.3 %	0.9	Module d'élasticité longitudinal	21 420 MPa	3 539
Retrait radial total	7.3 %	1.0			
Point de saturation des fibres	28 %				
Stabilité en service	peu stable				

jaune, maux de coeur, etc.). Récoltée sur le tronc, elle constituerait un analgésique et un anti-inflammatoire. Mélangée à l'écorce d'*Afzelia africana* Sm. ex Pers., elle servirait à lutter contre les troubles mentaux. Les feuilles, les racines et les graines permettraient de lutter contre le paludisme. Les jeunes feuilles seraient utilisées contre les troubles respiratoires. Les feuilles adultes, en mulch, permettraient de lutter contre les termites. Ainsi, l'azobé, qui paraît ne pas présenter une grande valeur économique en tant que produit non ligneux, serait surtout recherché au niveau traditionnel pour ses vertus médicinales.

2.8.3 Commerce international du bois

L'azobé produit un bois de grande valeur commerciale. Entre 2005 et 2009, ses exportations ont surtout été réalisées par le Cameroun, le Congo, la Côte d'Ivoire et le Gabon (ATIBT, 2010). Durant cette période, le plus grand exportateur de grumes était le Gabon (en moyenne 41 000 m³ par an) et le plus grand exportateur de sciage était le Cameroun (en moyenne 44 000 m³ par an). Dans ce dernier pays, l'évolution de la production de sciage au cours de ces cinq dernières années s'est maintenue autour de 45 000 m³, bien qu'elle ait affiché une baisse en 2009, sans doute due à la crise financière de 2008 (Figure 2.3). Au Gabon, la production de grumes, qui variait faiblement autour de 30 000 m³, est passée au-delà du double en 2009 en raison de l'augmentation de la demande asiatique (Figure 2.3). Les importations du bois d'azobé ont été dominées en 2009 par les Pays-Bas (soit 84.5 % du sciage) et la Belgique (44 % des grumes). Celles-ci devraient s'accroître à court et moyen termes suite à la demande asiatique qui affiche une tendance à la hausse (ATIBT, 2010).

2.9 Conclusions et orientations pour des recherches futures

La présente synthèse bibliographique contribue à dresser le bilan des connaissances existantes sur l'écologie et la sylviculture de l'espèce *Lophira alata*. Il s'agit d'une analyse critique qui vise à mettre en exergue les domaines d'études suffisamment bien documentés, et ceux qui nécessitent des efforts de recherches futures. Notre analyse fait ressortir un certain nombre d'aspects relativement bien documentés :

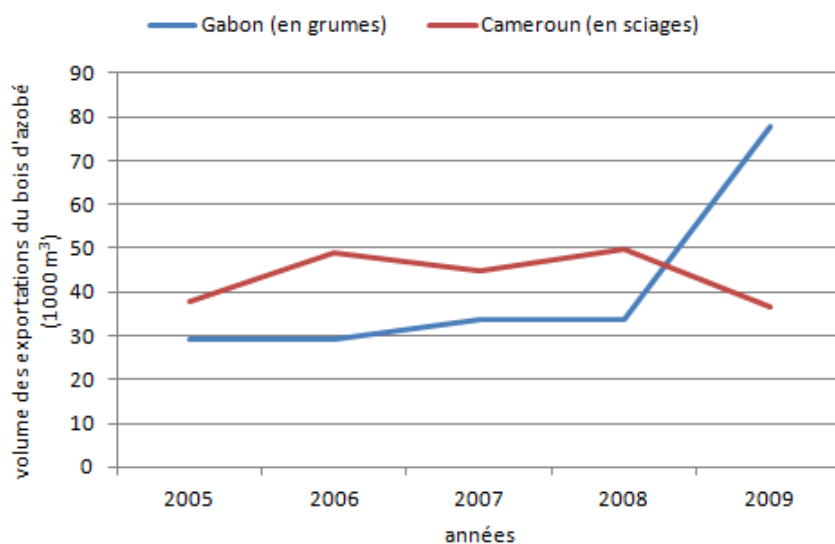


Fig. 2.3: Évolution de la production d'azobé en grumes du Gabon et en sciage du Cameroun entre 2005 et 2009. Source :ATIBT (2006, 2007, 2008, 2010)

- la caractérisation botanique de l'espèce paraît suffisante et fournit des éléments qui permettent de la différencier des taxons de la même famille ;
- la phénologie et les taux de croissance donnent des tendances générales sur la dynamique reproductive et populationnelle de l'espèce.

Toutefois, de nombreuses hypothèses restent à vérifier, notamment en ce qui concerne l'origine des populations d'azobé en forêt dense humide tropicale. Selon Letouzey (1968) et Satabié (1991), *L. alata* serait un écotype issu d'une adaptation écologique de *L. lanceolata*, espèce de savane botaniquement et génétiquement proche de *L. alata*. Si cette hypothèse était vérifiée, elle supposerait que des flux de gènes soient toujours possibles entre ces deux taxa. La caractérisation de l'importance de leurs relations phylogénétiques répondrait non seulement à une question fondamentale sur l'origine de certaines espèces de forêts tropicales humides, mais servirait aussi à reconsidérer la disponibilité et la distribution du genre *Lophira* en Afrique. Par ailleurs, l'azobé se serait répandu dans le massif forestier africain à la faveur des variations paléoclimatiques et des perturbations anthropiques passées, ces dernières ayant pu avoir un impact particulièrement prépondérant. Mais cela n'a encore jamais été rigoureusement confirmé. Un certain nombre d'autres informations clés sur ses caractéristiques écologiques et génétiques demeurent inconnues, alors qu'elles participeraient certainement à une meilleure gestion de l'espèce sur le long terme :

- les diamètres minimum et optimal de fructification,
- les facteurs climatiques initiant la floraison (sensibilité de l'espèce au changement climatique),
- la cartographie de la diversité génétique de ses populations, permettant de détecter entre autres des populations à risque.

Dans les zones où l'espèce affiche un déficit de régénération du fait de son tempérament héliophile, un des premiers points à éclaircir est sans doute la quantification de ses besoins réels en lumière. À l'instar d'autres espèces considérées jusqu'alors comme héliophiles strictes, il n'est pas impossible que l'azobé supporte en réalité une certaine pénombre durant les premières années de son développement, chose qui pourrait favoriser en définitive son établissement dans des chablis forestiers de dimensions moyennes. Seule une

caractérisation subséquente de la dynamique de sa régénération couplée à des tests sylvicoles permettront de définir les conditions abiotiques optimales pour son développement. Enfin, toujours dans un souci de gestion durable des peuplements d'azobé, les aménagistes forestiers manquent d'informations pragmatiques indispensables pour une modélisation de la dynamique de ses populations à long terme : taux de croissance dans différentes classes de diamètre, taux de mortalité et taux de recrutement des arbres d'avenir sont autant de paramètres à déterminer.

3 L'histoire récente des forêts à azobé (*Lophira alata*) du sud du Cameroun

La revue bibliographique sur l'écologie de *Lophira alata* (Chapitre 2) montre que de nombreuses informations clés sur les caractéristiques écologiques de l'espèce restent méconnues alors qu'elles sont indispensables à une meilleure gestion de ses populations sur le long terme. C'est le cas notamment des facteurs ayant historiquement influencé l'abondante reproduction de l'espèce dans la forêt littorale au Cameroun. Dans ce sens, une hypothèse attribue la dominance de *Lophira alata* dans ces forêts aux migrations humaines de ce dernier millénaire. Compte tenu des implications d'une telle hypothèse dans l'aménagement forestier, le Chapitre 3 se propose d'évaluer l'impact spatio-temporel de l'Homme sur la composition de la forêt littorale au sud du Cameroun et de vérifier son lien avec l'abondance de l'espèce dans cette région.



Illustrations : 1^{re} ligne, à gauche, mesure du diamètre d'un arbre lors de l'inventaire de la végétation, à droite, sondage à la tarière dans une parcelle d'étude. 2^e lignes, à gauche, fouille manuelle des charbons de bois dans le sol extrait d'une fosse anthracologique, à droite, remplissage des sacs avec la terre destinée au tamissage à l'eau. © Achille Biwolé.

New data on the recent history of the littoral forests of southern Cameroon: an insight into the role of historical human disturbances on the current forest composition.

Achille B. Biwolé, Julie Morin-Rivat, Adeline Fayolle, Dieudonné Bitondo, Laurent Dedry, Kasso Dainou, Olivier J. Hardy & Jean-Louis Doucet.

Publié dans *Plant Ecology and Evolution*.

Background and aims – Prior to European colonisation of Central Africa, human populations were dispersed through the forests, where they practiced slash-and-burn cultivation. From the 19th century they were progressively concentrated in villages along roads, leaving large areas of forest derelict. In south-western Cameroon, and elsewhere in Central Africa, forest canopy is dominated by long-lived light-demanding tree species, suggesting a possible role of human disturbance. The aim of this study was to bring new insights into the possible effect of historical human disturbances in terms of timing and spatial extent on the current forest composition.

Location – Wet evergreen littoral forest in south-western Cameroon.

Methods and key results – A combined vegetation sampling and archaeobotanical survey were conducted. Potsherds, oil-palm endocarps, and charcoal were found throughout the study area, suggesting generalised human occupation and anthropogenic fire. Human occupancy occurred in two periods: between 2 200 and 1 500 BP, and, more recently, beginning three centuries ago. High frequency of fire and the presence of *Elaeis guineensis* both dated recently (between 260 and 145 BP) suggest slash-and-burn shifting cultivation practices. These human-induced disturbances may coincide with the age of the current emergent light-demanding species, the age of which can be estimated around 200 years, or with the phases of drying climate recorded in the Central African forest in the early 18th century.

Conclusions – These results support the idea that historical human disturbances are one of the major factors that shaped the current forest composition in Central Africa.

Key words – Charcoal, forest composition, human disturbances, long-lived light-demanding tree species, oil-palm endocarps, potsherds, slash-and-burn cultivation, southern Cameroon.

3.1 Introduction

For several millennia, tropical forests were inhabited by groups of hunter-gatherers and farmers. Presently, archaeological and palaeoecological data suggest that these ecosystems, which have long been regarded as pristine, in fact underwent substantial historical human disturbances (Willis *et al.*, 2004; Barton *et al.*, 2012).

In Central Africa, the oldest evidence of human presence is dated to 40 000 BP and points to small groups of hunter-gatherers in Gabon (Clist, 1996). During the late Holocene, between 3 000 and 2 000 BP, a massive forest regression was recorded throughout Central Africa: at Ossa (Reynaud-Ferrera *et al.*, 1994), Barombi Mbo (Maley *et al.*, 1998), Nyabessan (Ngomanda *et al.*, 2009) and Mbalang (Vincens *et al.*, 2010) in Cameroon; Kamalété, Nguéné, and Maridor (Ngomanda *et al.*, 2007, 2009) in Gabon; and Sinnda, Kitina, and Songolo (Elenga *et al.*, 1996; Vincens *et al.*, 1999) in the Republic of Congo. The forest regression coincided with the arrival of Bantu populations from north-western Cameroon (Schwartz, 1992). Whether this event was due to human activities or climate-induced disturbance is still hotly debated, however. Some authors argue that past Central African forest regression have been due to human activities (Bayon *et al.*, 2012a,b), while others attribute this event to regional climate change caused by an increase of seasonality (Maley *et al.*, 2012; Neumann *et al.*, 2012b).

The expansion of Bantu populations into the rainforest happened in two phases – between 2 500 and 1 400 BP and between 1 000 and 100 BP – separated by a depopulation phase (Wotzka, 2006; Oslisly *et al.*, 2013a; Morin-Rivat *et al.*, 2014). These populations practised slash-and-burn agriculture and iron smelting, two activities that required the felling of trees and produced large amount of charcoal (Clist, 1997; Neumann *et al.*, 2012a; Oslisly *et al.*, 2013a). The discovery of banana phytoliths (*Musa sp.*) and pearl millet seeds (*Pennisetum glaucum* (L.) R.Br.) in southern Cameroon dated to 2 500 and to 2 200 BP, respectively (Mbida *et al.*, 2000; Kahlheber *et al.*, 2009), clearly attests to cultivation practices. Many remaining metallurgy slags have been found throughout Central Africa (Clist, 1990; Oslisly *et al.*, 1992; Lanfranchi *et al.*, 1997). The oldest, dated to 2 800 BP, are iron-working furnaces in southern Cameroon (Essomba, 1998). Bantu migrants also used fire for hunting (Oslisly *et al.*, 2013a) and practiced an arboriculture based on oil-palm trees (*Elaeis guineensis* Jacq.) (Maley, 1999). This latter aspect is frequently highlighted in archaeological sites through the presence of oil-palm endocarps (Clist, 1997; Mbida, 1998). More recently, in the 19th century, human populations movements due to European colonisation and inter-ethnic conflicts could have significantly impacted forest composition (Oslisly *et al.*, 2013a). These are probably still noticeable today because of the long life-span of some emergent trees (White *et al.*, 1999).

In general, tree species distribution is partially linked to climatic, geological, and edaphic factors (Swaine, 1996; Newbery *et al.*, 1998; Réjou-Méchain *et al.*, 2008; Fayolle *et al.*, 2012). Nevertheless, a major part of the variability observed remains unexplained. In south-western Cameroon, the wet evergreen littoral forest is characterised by two emergent light-demanding long-lived tree species: *Lophira alata* Banks ex Gaertn. and *Sacoglottis gabonensis* (Baill.) Urb. (Letouzey, 1985). Based on the lack of *L. alata* regeneration, Letouzey (1985) hypothesised that past human disturbances may have favoured the regeneration of this light-demanding tree species a few centuries ago (prior to the colonisation). Jones (1956) described similar trends in south-western Nigerian forests. Assessing human-induced disturbances in terms of timing and spatial extent is difficult to achieve in Central African forests because of the difficulties of prospecting in dense and

structurally complex ecosystem (Oslisly et White, 1998; Brncic *et al.*, 2007). Of all the archaeological sites studied in Central Africa, only one-third was located in the forest zone, with most investigations performed in open areas along roadsides, agricultural lands, villages, and mining and logging zones (Oslisly *et al.*, 2013a). There is therefore an urgent need to understand the impacts of historical human activities on current vegetation in the deepest forests.

The aim of this study was to bring new insights into the possible role of past human disturbances on the current forest composition in terms of timing and spatial extent. Focusing on south-western Cameroon, we specifically addressed the three following questions: (i) does forest composition reflect past disturbances? (ii) if so, are these disturbances linked to historical human populations? (iii) and what were the timing and spatial extent of these past human-induced disturbances?

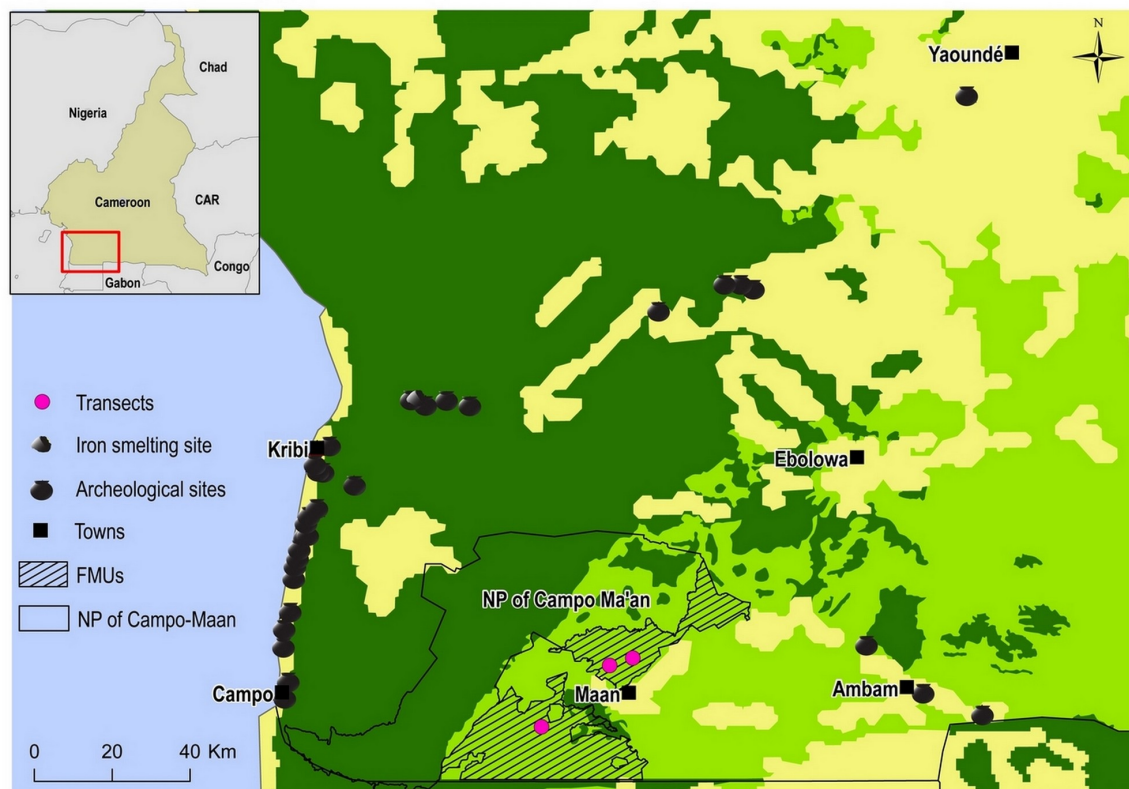


Fig. 3.1: Map of southern Cameroon with modern vegetation types and the mega-transect mentioned in text. The map is adapted of the Congo Basin vegetation map of Verhegghen *et al.* (2012) and the Cameroon phytogeographical map of Letouzey (1985). The dark green, light green and yellow colours shown in background correspond to the wet evergreen forests, the mixed evergreen and semi-deciduous forests and the rural area outside the forest, respectively.

3.2 Methods

3.2.1 Study site

The study site ($2^{\circ}10' - 2^{\circ}39' N$ ($10^{\circ}11' - 10^{\circ}53' E$)) is located in south-western Cameroon, east of the Campo-Ma'an National Park, in two forest management units (FMU) managed by the logging company Wijma (Figure 3.1). These FMU cover a total of 110 000 ha. The climate is equatorial, with two rainy seasons (March to

June and September to November) and two intermediate dry seasons. The mean annual temperature varies between 24 and 26°C. The annual rainfall ranges between 1 500 and 2 000 mm (Olivry, 1986). The geological substrate consists of old volcanic intrusions and Precambrian metamorphic rocks (Franqueville, 1973). The topography is dominated by hills reaching a maximum altitude of 600 m. Dominant soils are classified as Ferralsols and Acrisols (van Gemerden *et al.*, 2003). The vegetation belongs to the mixed forest including lowland wet evergreen littoral and semideciduous types (Letouzey, 1985). Population density is less than ten inhabitants per km² (Afripop, 2013). The Bantu ethnic groups Ntumu and Mvae are the main inhabitants of the region. Villages are located along roads (Carrière, 1999).

3.2.2 Experimental design

To explore the impact of historical human disturbances on current forest composition, we performed a combined vegetation and archeobotanical sampling along one mega-transect composed of three transects (T1 to T3) of 3 km each (9 km in total). The two most distant transects (T1 and T3) were spaced 26 km apart. These three transect lines ran southwest through the two FMU (Figure 3.1). To draw the topographic profile of each 3 km transect, the slope was measured every 20 m with a clinometer. Other elements, such as streams and swamps, were recorded. A total of 12, 11, and 12 plots (P1 to P11/P12) of 0.2 ha were established along transects T1, T2, and T3, respectively.

All trees with a diameter at breast height (dbh) \geq 20 cm in each plot were recorded. The dbh was also measured. The most common and readily identifiable species were directly named in the field and voucher specimens were collected for unidentified species for subsequent identification at the Gembloux Agro-Bio Tech (ULg) (J-L. Doucet, pers. com.). Information on species regeneration guild (Appendix 1) was compiled from Hawthorne (1995) and complemented by field observations (J.-L. Doucet, pers. obs.). Hawthorne (1995) defined four regeneration guilds (Pioneer, Cryptic Pioneer, Non-Pioneer Light-Demanders and Shade-Bearers) for forest tree species according to the exposure at seedling and older plant (sapling and tree) stages. Pioneer species are those whose seedlings require full light to develop ($n = 34$ species, 23 %); non-pioneer light-demanding species can tolerate some shade in the seedling stage but require canopy openings to attain their adult size ($n = 38$; 26 %); shade-bearers species can persist in the shade ($n = 68$; 47 %). We were able to assign 96 % of the taxa to one of these three categories.

In the centre of each plot, a pit of 0.5 \times 0.5 m wide and 0.6 m deep was excavated to investigate the presence of human artefacts, charcoal, and charred seeds. Human artefacts were extracted to quantify the extent of human occupation. In each pit, 6 liters of soil were collected in 10 cm layers (providing a total of 36 liters per pit) and water-sieved through a 2 mm mesh sieve. After sieving, the refusals were dried and thoroughly sorted. Charcoal was separated from charred seeds, and oil-palm endocarps were isolated. All materials were counted and weighed on a precision scale to the nearest 0.1 mg. To detect noticeable human settlements, six pits with abundant human artefacts were enlarged to 1.0 \times 1.5 m large and 2.0 m deep. These six large pits were established in plots n° 6 and 11 of transect 1; plots n° 4 and 7 of transect 2; and plots n° 3 and 7 of transect 3. The soil in these pits was extracted in layers of 20 cm and searched for the presence of artefacts.

3.2.3 Radiocarbon dating

To quantify the timing of human occupation, radiocarbon dating was performed for 10 organic pieces, including five oil-palm endocarps collected at different depths in plot nº 3 of transect 3, to establish a reference profile. One fragment of charcoal and four oil-palm endocarps, collected in plots located on hilltops to get reliable data from disturbed human sites (Oslisly et White, 2003), were additionally dated. We assumed that the age of a given piece of pottery was equal to ages of nearby charcoal and oil-palm endocarps. This dating was carried out using accelerator mass spectrometry by the Poznań Radiocarbon Laboratory (Poz). Date calibration was carried out with OxCal V4.2.3. (Bronk Ramsey, 2013) set with the atmospheric calibration curve IntCal13 (Reimer *et al.*, 2013).

3.2.4 Statistical analysis

To test whether regeneration guild distribution was influenced by tree size, a chi-square test of independence was conducted. The trees were assigned to 10 cm wide diameter classes, and large trees (≥ 100 cm) were grouped. Classes where expected frequencies were less than 5% were merged with the neighbouring classes in order to satisfy the application conditions of the chi-square test.

To determine whether the different transects and plots experienced similar human-induced disturbances, a linear mixed model with three factors (transects, plots within transects, and depths) was carried out respectively on abundance (grams per litre) of charcoal and oil-palm endocarps. Transect and plot were considered as random effects, while the soil depth was defined as a fixed effect. A logarithmic transformation was performed on the abundance of charcoal and oil-palm endocarps to meet the assumption of normality. Statistical analyses were performed using Minitab software (version 16, Minitab Inc., State College, Pennsylvania).

3.3 Results

3.3.1 Forest structure and composition

We recorded a total of 1322 trees ($\text{dbh} \geq 20$ cm) in the thirty five 0.2-ha plots. These trees were classified into 146 species, 122 genera, and 39 families (Appendix 1). The average and maximum (95th percentile) dbh of trees were 38.7 and 82 cm, respectively. The stem density (trees $\text{dbh} \geq 20$ cm) ranged from 115 to 250 ha^{-1} (average 189 ha^{-1}), and basal area ranged from 18.2 to 50.7 $\text{m}^2 \text{ha}^{-1}$ (average 29.2 $\text{m}^2 \cdot \text{ha}^{-1}$).

Mean diameter distribution across the whole study area showed the classical reversed-J shape of old-growth tropical forests. The distribution of species regeneration guild was highly dependent on tree size ($X^2 = 158.13$, $df = 14$, $p \leq 0.001$). Small trees (63% of total trees), with the diameter less than or equal to 50 cm dbh, had more shade-tolerant species while large trees had more light-demanding species (pioneers and non-pioneer light-demanding) (Figure 3.2).

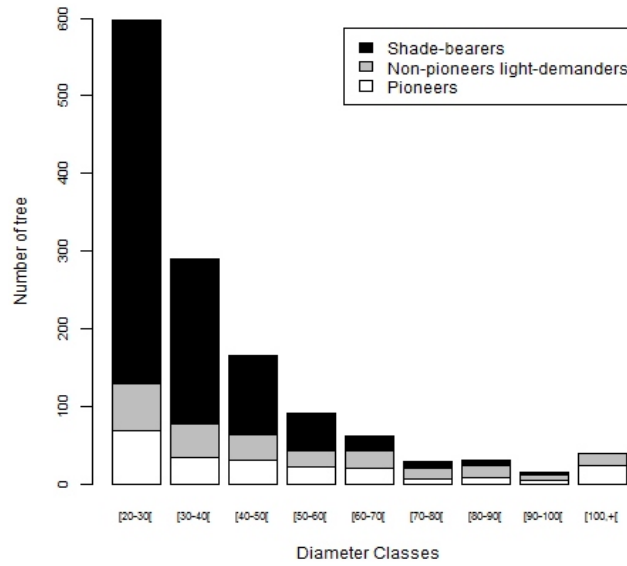


Fig. 3.2: Distribution of trees in the regeneration guild across the dbh classes.

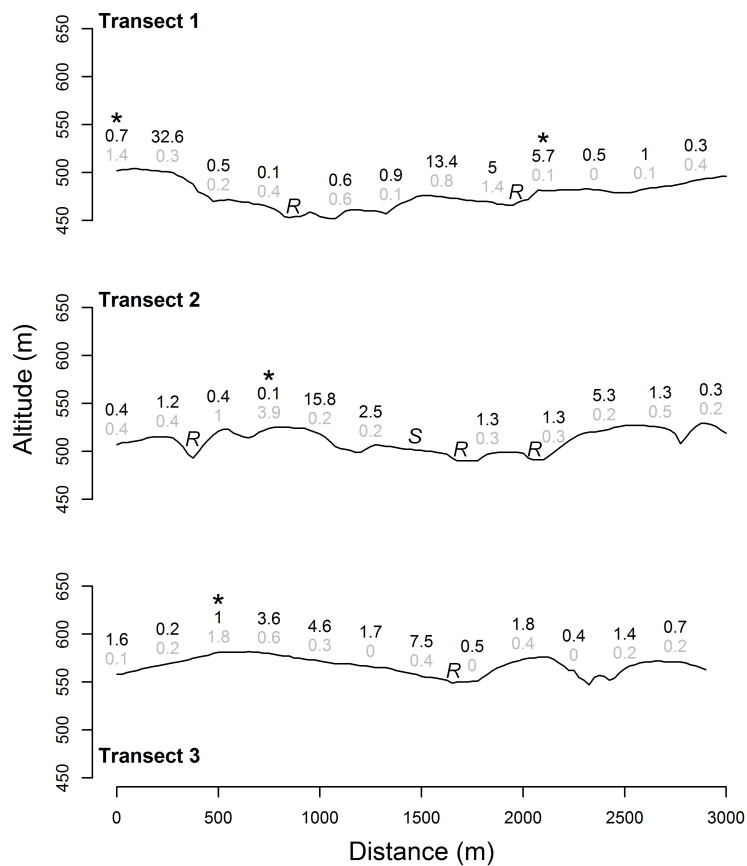


Fig. 3.3: Topographic profile with the distribution of evidence of human presence (potsherds, *) and activity (abundance in grams per litre of charcoal and oil-palm endocarps is indicated in black and grey, respectively) along the three line-transects. Rivers (R) and swamps (S) are indicated.

3.3.2 Abundance, distribution, and age of the potsherds

Potsherds were found in four pits scattered over the three transects on hilltops or at 250 – 500 m from streams (Figure 3.3). Potsherds were found in two pits on transect 1 at depths between 0 and 50 cm. On transect 2, potsherds were located at between 0 and 40 cm in depth. On transect 3, potsherds were found in one pit at between 0 and 80 cm. The potsherds showed no specific decoration and their small size (between 13 and 41 cm²) (Figure 3.4) did not allow establishment of a ceramic typo-chronology.

Potsherds were often associated with charcoal and almost always with oil-palm endocarps (Figure 3.3), indicating that these plots were likely to have known human settlements. The dating of oil-palm endocarps close to potsherds showed two time-periods for human occupancy in the area (Table 3.1). The most recent potsherds (extracted at between 0 and 20 cm deep) dated from two-three centuries ago, while the oldest (extracted at between 30 and 80 cm) dated to 1 810 and 2 160 BP.



Fig. 3.4: Potsherd found in the study area. The two fragments above were found between 0 and 40 cm depth in plot 4 on transect 2. The third fragment below was found between 10 and 20 cm depth in plot 9 on transect 9.

3.3.3 Abundance, distribution, and age of the oil-palm endocarps

Oil-palm endocarps were extremely frequent throughout the study area, in 32 pits out 35, and at all depths up to 60 cm (Figure 3.3), but with varying abundance (0.01 to 1.5 g·l⁻¹) (Appendix 2A). We detected a significant difference between plots ($F_{(32, 160)} = 3.39, p \leq 0.001$) but not between transects ($F_{(2, 160)} = 0.71, p = 0.50$). Abundance of oil-palm endocarps were also significantly different between depths ($F_{(5, 160)} = 3.93, p = 0.03$) (Table 3.2). Oil-palm endocarp abundance was highest between 20 and 30 cm depth (Figure 3.5). Radiocarbon ages indicated that these oil-palm endocarps were burnt between 1 810 and 1 540 BP (Table 3.1).

3.3.4 Abundance, distribution, and age of the charcoals

Charcoal was found in all pits and at all depths up to 60 cm deep (Figure 3.3) but with varying abundance (0.01 to 15.9 g·l⁻¹) (Appendix 2B). We found that charcoal abundance differed significantly between plots

Tab. 3.1: Raw dates BP with calibration. Dated material (DM): C = Charcoal; E.g. = *Elaeis guineensis*; Pot. = Potsherds. The reference profile is indicated in bold.

	Sample	Age (BP)	Calibration (BP) 95.4%	Depth (cm)	DM	Archeology	Plots	Transect
Decreasing order of age	Poz-49323	260 ± 30	-3/431	0-20	C	Pot.	3	3
	Poz-49324	1810 ± 30	1824/1628	20-40	E.g	Pot.	3	3
	Poz-49327	2160 ± 30	2356/2308	60-80	E.g	Pot.	3	3
	Poz-49328	2005 ± 30	2039/1881	80-100	E.g	-	3	3
	Poz-49329	2090 ± 35	2151/1951	140-160	E.g	-	3	3
	Poz-49334	150 ± 25	283/2	0-20	E.g	Pot.	4	3
	Poz-49330	145 ± 30	284/0	20-30	C	Pot.	9	3
	Poz-49335	1540 ± 30	1520/1360	20-40	E.g	-	7	3
	Poz-49331	1705 ± 35	1699/1538	30-40	E.g	-	10	3
	Poz-49333	1790 ± 30	1819/1619	30-40	E.g	-	9	3

Tab. 3.2: Summary of linear mixed model with three factors (transects, plots within transects and depths) performed on the abundances (grams per litre) of oil-palm endocarps and charcoal. Transect and plot were considered as random effects, while the soil depth was defined as a fixed effect.

Sources of variation	Effect	df	Oil-palm endocarps		Charcoal	
			<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
Depth	Fixed	5	3.93	0.031	2.29	0.124
Transect	Random	2	0.71	0.501	0.49	0.619
Plot (Transect)	Random	32	3.39	< 0.001	4.73	< 0.001
Depth × Transect	Random	10	0.51	0.882	0.95	0.488

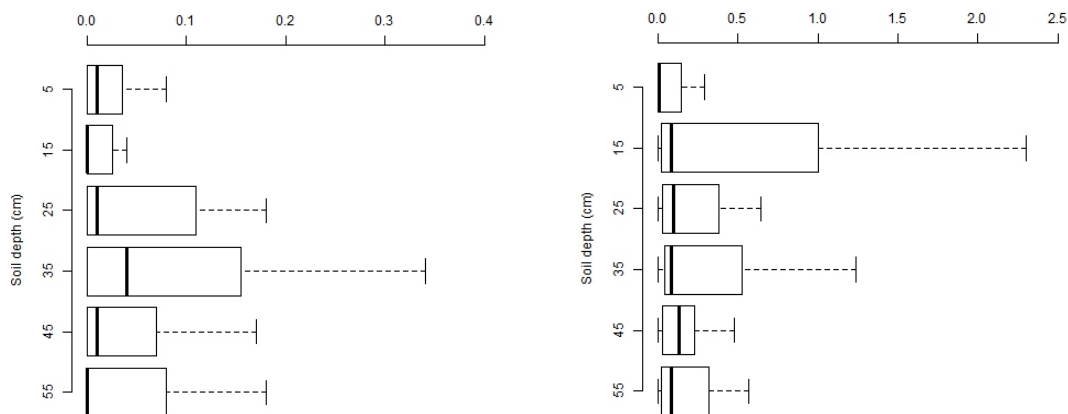


Fig. 3.5: Average abundance of oil-palm endocarps (grams per litre) in each soil layer (in left), and average abundance of charcoal (grams per litre) in each soil layer (in right). The depths correspond to the midpoints of the layers. Error bars represent standard deviation from the average (grams per litre).

($F_{(32,160)} = 4.73, p \leq 0.001$) but not between transects ($F_{(2,160)} = 0.49, p = 0.62$) (Table 3.2). Most of the charcoal (58 %, 67 g to 116.3 g) was found between 0 and 20 cm depth (Figure 3.5), although charcoal profiles varied between plots (Appendix 2B). According to radiocarbon ages (Table 3.1), charcoal found in the top soil layers, between 0 and 20 cm of the soil profile, were two or three centuries old, while charcoal found below 20 cm depth were generally much older (1 400 to 2 300 years old, with one exception).

3.4 Discussion

The aim of this study was to determine the timing and spatial extent of past human disturbances in the dense forests of southwestern Cameroon in relation with current forest composition. We found oil-palm endocarps in association with charcoal in almost all pits, indicating wide-spread human occupancy and anthropogenic fire. We also found potsherds attesting for human settlements in four sites across the area. Radiocarbon dating of selected material showed that human occupation occurred in two periods: between 2 200 and 1 500 BP, and from three centuries ago until now. This bimodal pattern has already been reported in the littoral and south-eastern forest of Cameroon (Oslisly, 2006; Oslisly *et al.*, 2013b; Morin-Rivat *et al.*, 2014) and elsewhere in Central Africa (Wotzka, 2006; Oslisly *et al.*, 2013b). The latter period of human occupancy may have favoured light-demanding tree species that now dominate the canopy.

3.4.1 Evidence of past human occupancy

Potsherds found on hilltops and near streams were always associated with a large amount of oil-palm endocarps. This pattern suggests that past human occupation was common in the study area, as reported for Lopé reserve in Gabon and the Banyang Mbo sanctuary in western Cameroon (Oslisly et White, 2003). Radiocarbon dates suggest that these populations were probably the first Bantu farmers (Neumann *et al.*, 2012a; Oslisly *et al.*, 2013a). In southern Cameroon, several sites containing pottery were found between Yaoundé, Kribi and Campo, on the Atlantic coast, and near Ambam (Lavachery *et al.*, 2005), close to the border between Cameroon–Gabon and Equatorial Guinea. Most of these sites were dated between 2 600 and 2 000 BP (Lavachery *et al.*, 2005). The populations were known to practice iron metallurgy (Essomba, 1998). We did not find any direct sign of metallurgy in this study but an iron furnace dated to 2 200 BP has been located at Makouré, approximately 90 km northwest of the study area (Lavachery *et al.*, 2005). The absence of dates between 1 540 and 260 BP confirmed the population “ crash ” previously reported by Oslisly *et al.* (2013b); Morin-Rivat *et al.* (2014). There is as yet no clear explanation for this demographic change, although Oslisly *et al.* (2013a) mention diseases or famines. A second period of human occupancy three centuries ago is consistent with the re-population phase by Bantu populations (Mohammadou, 1999).

3.4.2 Slash-and-burn agriculture

The abundance of charcoal across the study area at various soil depths suggests a mosaic of burnt areas at different times and at varying intensities. Natural fires can occur in tropical rain forests (Hart *et al.*, 1996) but rarely spread over large areas. Large fires require a particular combination of conditions – a long dry season, low relative humidity, dry litter, and high frequency of lightning (Tardy *et al.*, 1996) – that are unusual in the understory of dense forests (Cochrane, 2009). The high frequency of recent fires observed throughout the study area is most likely due to slash-and-burn shifting cultivation. In the littoral forests of Cameroon and Gabon, and south-western Nigerian forests Letouzey (1985); White et Oates (1999); Oslisly et White (2007) found charcoal and artefacts in many places in these forests, suggesting historical human clearing for agricultural use of a few centuries ago.

The presence of oil-palm endocarps throughout the study area, among which the most recent fragments, dated in between two and three centuries old, could be explained by intensive and widespread human activities, as suggested by Gillet et Doucet (2013). According to Maley (2002), Central Africa has been subject to forest expansion with a decline in oil-palm (*Eleais guineensis*) tree populations since the 13th century. The presence of this species until recently (145 BP) indicate that there were likely enough openings in the forest (Brncic, 2003). Indeed, *Eleais guineensis* is a pioneer species that grows in various types of disturbed forests and regenerates abundantly post-cropping (Hawthorne, 1995). Its seed dormancy is broken by fire (Swaine et Hall, 1986).

3.4.3 Effects of past human disturbances on current forest composition

We showed that the upper canopy of the study area is dominated by light-demanding tree species as suggested by Letouzey (1985). A similar forest composition was reported elsewhere in southern Nigeria (White et Oates, 1999), in Gabon (Brunck *et al.*, 1990), and in northern Congo (Gillet et Doucet, 2013), and the abundance of large light-demanding species probably results from historical human disturbances. Focusing on *Lophira alata*, one of the major light-demanding tree species of the wet evergreen littoral forest in southern Cameroon (Letouzey, 1985), management-inventory data for 110 000 ha revealed that the population has the highest number of individuals in the diameter class between 80 and 90 cm (Wijma, 2007, 2011). As the species annual diameter increment is estimated to be 4.5 mm·yr⁻¹ (Biwolé *et al.*, 2012), most of these trees should be aged between 178 and 200 years. The coincidence between the recent human disturbance that occurred two or three centuries ago and the age of this emergent light-demanding tree species support the hypothesis of past anthropogenic impacts on current forest composition. Indeed, the present lack of regeneration of the *L. alata* in mature forests (Letouzey, 1985) suggests that its recruitment may have been favoured in larger disturbed zones than those created by natural disturbances (van Gernerden *et al.*, 2003). In the second half of the 18th century and in the early 19th century, various ethnic groups from the Adamawa Plateau in Cameroon have invaded all lands in the south of their starting area, forcing savanna's Bantu populations of northern Sanaga to seek refuge in the southern forest (Mohammadou, 1999, 2004) until they occupied the whole southern Cameroon, Equatorial Guinea and northern Gabon (Alexandre, 1965). In the 19th century, after controlling this broad phenomenon, European colonisation would have led to human migrations from forest zones to along roadsides, leaving large areas derelict (Diaw, 1997). Today, non-selective and frequent disturbances, such as forest clearing for slash and burn agriculture, followed by a long period of recovery, are no longer observed in dense forests (van Gernerden *et al.*, 2003).

3.4.4 Possible role of past climate change

The current abundance of long-lived light-demanding species in the upper canopy may also reflect recent climate-induced disturbance. Pollen data from northern Gabon showed a drought period during the Little Ice Age, between the 15th and 17th centuries, and a return to a more humid period during the 18th century (Ngomanda *et al.*, 2007). Maley et Vernet (2013) reported a similar trend in northern Cameroon and in the Lake Chad, and specifically identified two main drought events in the early 18th century. The previously estimated age of the long-lived light-demanding species (*L. alata*) and the enduring presence of *E. guineensis*,

two to three centuries ago, coincide with this recent climate change (18th century) that may have induced also disturbances and favoured the regeneration of light-demanding species. Indeed, Ngomanda *et al.* (2007) showed in Gabon that climate variations recorded during the Little Ice Age affected the structure of mature forests allowing the formation and persistence of the canopy gaps. The return to a wet period in the late 18th century, marked by an evergreen rainforest expansion in the African forest, which would have continued until now (Maley, 2002), could explain the lack of current regeneration of the large long-lived light-demanding species in the study area (Letouzey, 1985).

Electronic appendix 1 to:

Achille B. Biwolé, Julie Morin-Rivat, Adeline Fayolle, Dieudonné Bitondo, Laurent Dedry, Kasso Dainou, Olivier J. Hardy & Jean-Louis Doucet (2015)

New data on the recent history of the littoral forests of southern Cameroon: an insight into the role of historical human disturbances on the current forest composition

Plant Ecology and Evolution 148(1)

Appendix 1 – List of tree species found in the study area and their guilds defined following Hawthorne (1995).

P = Pioneer, NPLD = Non-pioneer light-demanding, SB = Shade-bearer.

	Taxa	Family	Guild
1	<i>Afzelia bipindensis</i> Harms	Fabaceae	NPLD
2	<i>Afzelia pachyloba</i> Harms	Fabaceae	NPLD
3	<i>Albizia glaberrima</i> (Schumach. & Thonn.) Benth.	Fabaceae	P
4	<i>Allanblackia floribunda</i> Oliv.	Clusiaceae	SB
5	<i>Allanblackia</i> sp.	Clusiaceae	SB
6	<i>Allophylus</i> sp.	Sapindaceae	SB
7	<i>Alstonia boonei</i> De Wild.	Apocynaceae	P
8	<i>Amphimas pterocarpoides</i> Harms	Fabaceae	NPLD
9	<i>Annickia affinis</i> (Exell) Versteegh & Sosef	Annonaceae	SB
10	<i>Anonidium mannii</i> (Oliv.) Engl. & Diels	Annonaceae	SB
11	<i>Anopyxis klaineana</i> (Giresse et al.) Engl.	Rhizophoraceae	NPLD
12	<i>Anthonotha fragrans</i> (Baker f.) Exell & Hillc.	Fabaceae	SB
13	<i>Anthonotha macrophylla</i> P.Beauv.	Fabaceae	SB
14	<i>Antiaris welwitschii</i> Engl.	Moraceae	P
15	<i>Antidesma laciniatum</i> Müll.Arg.	Euphorbiaceae	SB
16	<i>Barteria fistulosa</i> Mast.	Passifloraceae	NPLD
17	<i>Beilschmiedia</i> sp.	Lauraceae	SB
18	<i>Berlinia congolensis</i> (Baker f.) Keay	Fabaceae	SB
19	<i>Blighia welwitschii</i> (Hiern) Radlk.	Sapindaceae	SB
20	<i>Bridelia</i> sp.	Phyllanthaceae	P
21	<i>Calpocalyx dinklagei</i> Harms	Fabaceae	SB
22	<i>Calpocalyx heitzii</i> Pellegr.	Fabaceae	NPLD
23	<i>Canarium schweinfurthii</i> Engl.	Burseraceae	P
24	<i>Carapa procera</i> DC.	Meliaceae	SB
25	<i>Casearia</i> sp.	Flacourtiaceae	NPLD
26	<i>Celtis tessmannii</i> Rendle	Ulmaceae	NPLD
27	<i>Chrysophyllum lacourtianum</i> De Wild.	Sapotaceae	SB
28	<i>Cleistopholis glauca</i> Pierre ex Engl. & Diels	Annonaceae	P
29	<i>Coelocaryon preussii</i> Warb.	Myristicaceae	NPLD
30	<i>Cola altissima</i> Engl.	Sterculiaceae	SB
31	<i>Cola cordifolia</i> (Cav.) R.Br.	Sterculiaceae	Undefined
32	<i>Cola nitida</i> (Vent.) Schott & Endl.	Sterculiaceae	SB
33	<i>Corynanthe pachyceras</i> K.Schum.	Rubiaceae	SB
34	<i>Coula edulis</i> Baill.	Olacaceae	SB

	Taxa	Family	Guild
35	<i>Cylicodiscus gabunensis</i> Harms	Fabaceae	P
36	<i>Cyrtogonone argentea</i> (Pax) Prain	Euphorbiaceae	SB
37	<i>Dacryodes edulis</i> (G. Don) H.J.Lam	Burseraceae	NPLD
38	<i>Dacryodes igaganga</i> Aubrév. & Pellegr.	Burseraceae	NPLD
39	<i>Dacryodes macrophylla</i> (Oliv.) H.J.Lam	Burseraceae	SB
40	<i>Desbordesia glaucescens</i> (Engl.) Tiegh.	Irvingiaceae	SB
41	<i>Desplatsia dewevrei</i> (De Wild. & T.Durand) Burret	Tiliaceae	NPLD
42	<i>Detarium macrocarpum</i> Harms	Fabaceae	P
43	<i>Dialium bipindense</i> Harms	Fabaceae	SB
44	<i>Dialium pachyphyllum</i> Harms	Fabaceae	SB
45	<i>Dichostemma glaucescens</i> Pierre	Euphorbiaceae	SB
46	<i>Diogoia zenkeri</i> (Engl.) Exell & Mendonça	Olacaceae	SB
47	<i>Diospyros crassiflora</i> H.Perrier	Ebenaceae	SB
48	<i>Diospyros simulans</i> F.White	Ebenaceae	SB
49	<i>Diospyros</i> sp.	Ebenaceae	SB
50	<i>Discoglypsemna caloneura</i> (Pax) Prain	Euphorbiaceae	P
51	<i>Distemonanthus benthamianus</i> Baill.	Fabaceae	P
52	<i>Duboscia macrocarpa</i> Bocq.	Tiliaceae	NPLD
53	<i>Duguetia staudtii</i> (Engl. & Diels) Chatrou	Annonaceae	NPLD
54	<i>Endodesmia calophylloides</i> Benth.	Hypericaceae	Undefined
55	<i>Entandrophragma utile</i> (Dawe & Sprague) Sprague	Meliaceae	NPLD
56	<i>Eribroma oblongum</i> (Mast.) Pierre ex A.Chev.	Sterculiaceae	SB
57	<i>Erythrophleum ivorense</i> A.Chev.	Fabaceae	P
58	<i>Fillaeopsis discophora</i> Harms	Fabaceae	NPLD
59	<i>Funtumia elastica</i> (P.Preuss) Stapf	Apocynaceae	NPLD
60	<i>Gilbertiodendron dewevrei</i> (De Wild.) J.Léonard	Fabaceae	SB
61	<i>Grewia coriacea</i> Mast.	Tiliaceae	SB
62	<i>Guarea cedrata</i> (A.Chev.) Pellegr.	Meliaceae	SB
63	<i>Guarea thompsonii</i> Sprague & Hutch.	Meliaceae	SB
64	<i>Hexalobus crispiflorus</i> A.Rich.	Annonaceae	SB
65	<i>Homalium letestui</i> Pellegr.	Flacourtiaceae	NPLD
66	<i>Hypodaphnis zenkeri</i> (Engl.) Stapf	Lauraceae	SB
67	<i>Irvingia gabonensis</i> (Aubry-LeComte ex O'Rorke) Baill.	Irvingiaceae	SB
68	<i>Irvingia grandifolia</i> (Engl.) Engl.	Irvingiaceae	NPLD
69	<i>Irvingia robur</i> Mildbr.	Irvingiaceae	SB
70	<i>Khaya ivorensis</i> A.Chev.	Meliaceae	NPLD
71	<i>Kigelia africana</i> (Lam.) Benth.	Bignoniaceae	NPLD
72	<i>Klainedoxa gabonensis</i> Pierre ex Engl.	Irvingiaceae	NPLD
73	<i>Lannea welwitschii</i> (Hiern) Engl.	Anacardiaceae	P
74	<i>Lasiodiscus fasciculiflorus</i> Engl.	Rhamnaceae	SB
75	<i>Lepidobotrys staudtii</i> Engl.	Lepidobotryaceae	SB
76	<i>Leplaea mayombensis</i> (Pellegr.) Staner	Meliaceae	Undefined
77	<i>Lophira alata</i> Banks ex C.F.Gaertn.	Ochnaceae	P
78	<i>Lovoa trichilioides</i> Harms	Meliaceae	NPLD
79	<i>Macaranga barteri</i> Müll.Arg.	Euphorbiaceae	P
80	<i>Macaranga</i> sp.	Euphorbiaceae	P
81	<i>Magnistipula tessmannii</i> (Engl.) Prance	Chrysobalanaceae	SB

	Taxa	Family	Guild
82	<i>Mammea africana</i> G.Don	Clusiaceae	SB
83	<i>Maprounea brideloides</i> Pierre ex Prain	Euphorbiaceae	P
84	<i>Maranthes glabra</i> (Oliv.) Prance	Chrysobalanaceae	SB
85	<i>Mareyopsis longifolia</i> (Pax) Pax & K.Hoffm.	Euphorbiaceae	SB
86	<i>Margaritaria discoidea</i> (Baill.) G.L.Webster	Euphorbiaceae	P
87	<i>Meiocarpidium lepidotum</i> (Oliv.) Engl. & Diels	Annonaceae	SB
88	<i>Memecylon</i> sp.	Melastomataceae	SB
89	<i>Microdesmis puberula</i> Hook.f.	Pandaceae	SB
90	<i>Milicia excelsa</i> (Welw.) C.C.Berg	Moraceae	P
91	<i>Millettia laurentii</i> De Wild.	Fabaceae	SB
92	<i>Millettia</i> sp.	Fabaceae	Undefined
93	<i>Monodora tenuifolia</i> Benth.	Annonaceae	SB
94	<i>Morinda lucida</i> Benth.	Rubiaceae	P
95	<i>Musanga cecropioides</i> R.Br.	Moraceae	P
96	<i>Myrianthus arboreus</i> P.Beauv.	Moraceae	NPLD
97	<i>Nesogordonia papaverifera</i> (A.Chev.) Capuron ex N.Hallé	Sterculiaceae	SB
98	<i>Oncoba glauca</i> (P.Beauv.) Planch.	Flacourtiaceae	P
99	<i>Ongokea gore</i> (Hua) Pierre	Olacaceae	SB
100	<i>Panda oleosa</i> Pierre	Pandaceae	SB
101	<i>Parkia bicolor</i> A.Chev.	Fabaceae	NPLD
102	<i>Pausinystalia macroceras</i> (K.Schum.) Pierre	Rubiaceae	SB
103	<i>Pentaclethra macrophylla</i> Benth.	Fabaceae	NPLD
104	<i>Petersianthus macrocarpus</i> (P.Beauv.) Liben	Lecythidaceae	NPLD
105	<i>Phyllanthus discoideus</i> (Baill.) Müll.Arg.	Phyllanthaceae	P
106	<i>Picralima nitida</i> (Stapf) T.Durand & H.Durand	Apocynaceae	SB
107	<i>Piptadeniastrum africanum</i> (Hook.f.) Brenan	Fabaceae	NPLD
108	<i>Plagiostyles africana</i> (Müll.Arg.) Prain	Euphorbiaceae	NPLD
109	<i>Polyalthia suaveolens</i> Engl. & Diels	Annonaceae	SB
110	<i>Pouteria aningeri</i> Baehni	Sapotaceae	NPLD
111	<i>Pseudospondias microcarpa</i> (A.Rich.) Engl.	Anacardiaceae	NPLD
112	<i>Pteleopsis hylo dendron</i> Mildbr.	Combretaceae	P
113	<i>Pterocarpus soyauxii</i> Taub.	Fabaceae	NPLD
114	<i>Pycnanthus angolensis</i> (Welw.) Warb.	Myristicaceae	NPLD
115	<i>Quassia gabonensis</i> Pierre	Simaroubaceae	NPLD
116	<i>Rauvolfia vomitoria</i> Afzel.	Apocynaceae	P
117	<i>Rinorea</i> sp.	Violaceae	SB
118	<i>Santiria trimera</i> (Oliv.) Aubrév.	Bursaceae	SB
119	<i>Sapium ellipticum</i> (Hochst.) Pax	Euphorbiaceae	P
120	<i>Sapium</i> sp.	Euphorbiaceae	P
121	<i>Scottellia klaineana</i> Pierre.	Flacourtiaceae	SB
122	<i>Sorindeia</i> sp.	Anacardiaceae	SB
123	<i>Staudtia kamerunensis</i> Warb.	Myristicaceae	SB
124	<i>Sterculia tragacantha</i> Lindl.	Sterculiaceae	P
125	<i>Strephonema</i> sp.	Combretaceae	SB
126	<i>Strombosia grandifolia</i> auct.	Olacaceae	SB
127	<i>Strombosia pustulata</i> Oliv.	Olacaceae	SB
128	<i>Strombosiopsis tetrandra</i> Engl.	Olacaceae	SB

	Taxa	Family	Guild
129	<i>Tabernaemontana crassa</i> Benth.	Apocynaceae	P
130	<i>Terminalia superba</i> Engl. & Diels	Combretaceae	P
131	<i>Tetraberlinia bifoliolata</i> (Hubbell et al.) Hauman	Fabaceae	SB
132	<i>Trichilia dregeana</i> Sond.	Meliaceae	Undefined
133	<i>Trichilia tessmannii</i> Harms	Meliaceae	SB
134	<i>Trichoscypha acuminata</i> Engl.	Anacardiaceae	NPLD
135	<i>Uapaca guineensis</i> Müll.Arg.	Euphorbiaceae	NPLD
136	<i>Uvariastrum pierreanum</i> Engl.	Annonaceae	SB
137	<i>Vepris soyauxii</i> (Engl.) Mziray.	Rutaceae	Undefined
138	<i>Vernonia conferta</i> Benth.	Asteraceae	P
139	<i>Vitex grandifolia</i> Gürke	Verbenaceae	SB
140	<i>Xylopia aethiopica</i> (Dunal) A.Rich.	Annonaceae	P
141	<i>Xylopia quintasii</i> Engl. & Diels	Annonaceae	SB
142	<i>Xylopia rubescens</i> Oliv.	Annonaceae	SB
143	<i>Zanthoxylum gillettii</i> (De Wild.) P.G.Waterman	Rutaceae	P
144	<i>Zanthoxylum heitzii</i> (Aubrév. & Pellegr.) P.G.Waterman	Rutaceae	P
145	<i>Zanthoxylum lemairei</i> (De Wild.) P.G.Waterman	Rutaceae	P
146	<i>Zanthoxylum tessmannii</i> (Engl.) Ayafor	Rutaceae	P

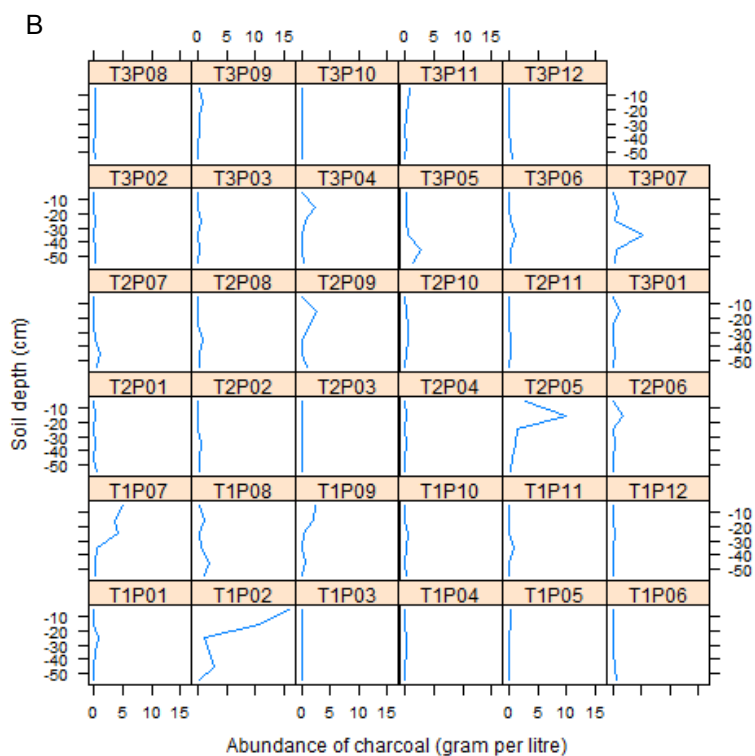
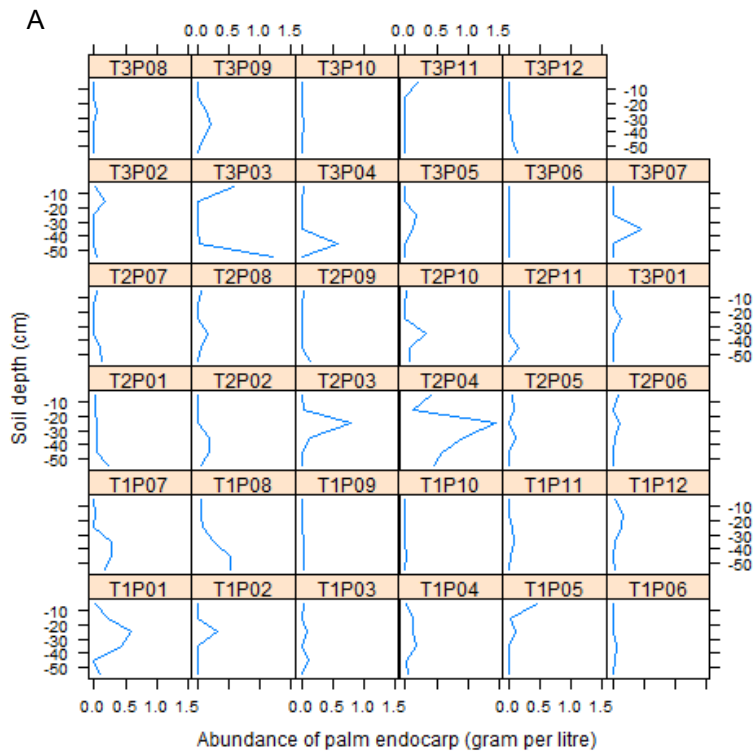
Electronic appendix 2 to:

Achille B. Biwolé, Julie Morin-Rivat, Adeline Fayolle, Dieudonné Bitondo, Laurent Dedry, Kasso Dainou, Olivier J. Hardy & Jean-Louis Doucet (2015)

New data on the recent history of the littoral forests of southern Cameroon: an insight into the role of historical human disturbances on the current forest composition

Plant Ecology and Evolution 148(1)

Appendix 2 – Abundance of oil-palm endocarps (A) and of charcoals (B) at various soil depths in each plot (grams per litre).



4 Réponse à la lumière des semis d'azobé (*Lophira alata*)

Dans le Chapitre 3, nous avons montré que l'homme a pu jouer un rôle moteur dans la propagation de *L. alata* au sud du Cameroun, à travers notamment les pratiques d'agriculture itinérante sur brûlis réalisées il y a trois siècles, au début de la colonisation européenne. Aujourd'hui, suite à sa sédentarisation, l'agriculture est moins mobile qu'autrefois et *L. alata* semble moins bien se régénérer. Pour palier à cette situation, il paraît possible de maintenir voir d'augmenter les densités de *L. alata* dans les forêts de production par des interventions sylvicoles simulant ces anciennes perturbations. Toutefois, une telle approche doit reposer sur une évaluation précise des besoins en lumière de l'espèce, ce qui constitue l'objectif de ce Chapitre 4.



Illustrations : 1^{re} ligne gauche à droite, six ombrières utilisées dans l'étude, une ombrière vue de près, et enregistreur de données d'éclairement. 2^e et 3^e lignes, plants âgés de 7 mois dans l'ombrière à 1 (A), 4 (B), 10 (C), 24 (D), 33 (E), et 100 % (F) d'éclairement relatif. © *Achille Biwolé*.

Light Response of Seedlings of a Central African Timber Tree Species, *Lophira alata* (Ochnaceae), and the Definition of Light Requirements

Achille Bernard Biwolé, Kasso Dainou, Adeline Fayolle, Yves Brostaux, Sabrina Coste, Sebastien Delion, Jean Lagarde Betti and Jean-Louis Doucet.

Accepté dans *Biotropica*.



4.1 Abstract

Light is of primary importance in structuring tropical tree communities. Light exposure at seedling and adult stages has been used to characterize the ecological profile of tropical trees, with many implications in forest management and restoration ecology. Most shade-tolerance classification systems have been proposed based on empirical observations in a specific area and thus result in contradictions among categories assigned to a given species.

In this study, we aimed to quantify the light requirements for seedling growth of a Central African timber tree, *Lophira alata* (Ochnaceae), taking into account effects of population origin. In two controlled experiments: a light response experiment and a comparative population experiment, conducted in south-western Cameroon, using seeds collected from four populations (three from Cameroon and one from Gabon), we examined the quantitative responses to irradiance of seedlings.

After two years, mortality was very low (< 3%), even in extremely low irradiance. Growth and biomass allocation patterns varied in response to light, with intermediate irradiance (24-43%) providing optimal conditions. Light response differed between populations. The Boumba population in the north-eastern edge of the species' distribution exhibited the highest light requirements, suggesting a local adaptation.

As a result of positive growth at low irradiance and maximum growth at intermediate irradiance, we concluded that *L. alata* exhibits characteristics of both non-pioneer and pioneer species. Implications of our results to propose an objective way to assign the light requirement for tropical tree species are discussed.

Keywords: Biomass allocation, Central Africa, light requirement, *Lophira alata*, population, relative growth rate, timber species, seedling growth.

4.2 Introduction

Light is of primary importance in structuring tropical tree communities (Denslow, 1987). Light exposure at seedling and adult stages has been used to characterize the ecological profile of tropical tree species, the light requirement, with considerable implications in forestry (Swaine et Whitmore, 1988; Oldeman et Van Dijk, 1991; Hawthorne, 1995). This is especially true for sustainable logging since irradiance can be correlated with canopy opening size (Agyeman *et al.*, 2010) and forest enrichment may be adapted to species' light requirements (Zimmerman et Kormos, 2012; Schwartz *et al.*, 2013). In addition, knowledge of tree species light requirement is also important to improve the success of reforestation and restoration programs, especially in the tropics where there is a critical need to restore large areas of degraded forests in order to mitigate climate change (Chazdon, 2008; Thomas *et al.*, 2014).

Tropical species are often classified into two main groups, non-pioneer and pioneer, based on their required conditions for seed germination and seedling growth (Swaine et Whitmore, 1988). Unlike non-pioneer species, pioneer species cannot germinate or fail to establish in deep shade. However, due to the existence of species that do not strictly behave as either pioneers or non-pioneers, more complex light requirement or shade-tolerance classification systems have been proposed. The classification system proposed by Hawthorne (1995) in Ghana is very popular in Africa (Veenendaal *et al.*, 1996; Poorter, 2004; Sheil *et al.*, 2006; Fauset *et al.*, 2012; Duah-Gyamfi *et al.*, 2014). Based on variation in the exposure of the crown to light over a species' life span, Hawthorne (1995) classified forest tree species into four regeneration guilds: (1) pioneer species (P) are exposed to light from seedlings to adult trees, (2) non-pioneer light-demanders (NPLD) are shaded at seedling and sapling stages but later are exposed to light, (3) cryptic pioneers (CP) have the opposite pattern to NPLD, and (4) shade-bearers (SB) tolerate shade at any life stage. For Oldeman et Van Dijk (1991) such a classification is too narrow to account for the complexity of species' responses. As a consequence, they defined six different guilds based on morphological traits and reproductive patterns of species at different life stages (Figure 4.1): (1) hard strugglers live and reproduce in the shade, (2) gambling strugglers live and reproduce in the shade but are likely to react to an opening, (3) gamblers can only be established in the gap as juveniles but are overtaken at maturity, (4) strugglers can germinate and grow in the shade but reproduce in gaps, (5) struggling gamblers seedlings can survive for a while in the shade but need gaps to grow, and (6) hard gamblers differ from gambling strugglers by the fact that they need more light to establish themselves.

Although all classification systems are based on the light requirements of species, contradictions can arise among the categories assigned to a given species. Several explanations can be given. Firstly, most assignments of species to a particular group are based on personal observations in a specific area. Indeed, light requirements can substantially shift with habitat (Baraloto *et al.*, 2005) and climatic conditions (Agyeman *et al.*, 2010). Secondly, ontogeny is a crucial issue (Poorter *et al.*, 2005) due to the fact that different developmental stages have been used to define species' light requirements, germination (Swaine et Whitmore, 1988) vs. seedlings growth/survival (Hawthorne, 1995). Most importantly, ordination techniques showed a continuity of light requirements thus highlighting the difficulty of assigning species to a particular group (Osunkoya *et al.*, 1994).

In this context, quantitative assessment of the light requirements of species is definitely needed. According to Agyeman *et al.* (1999), standardisation of conditions simulating deep shade defined as 2% relative irradiance

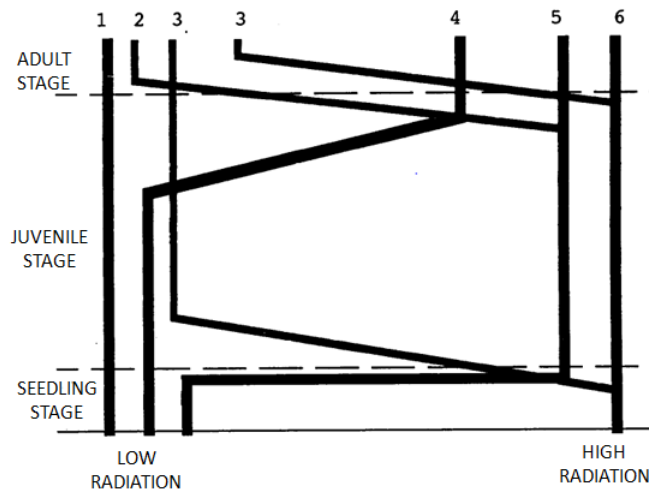


Fig. 4.1: The six different guilds defined by Oldeman et Van Dijk (1991). The six groups are : 1. hard strugglers, 2. gambling strugglers, 3. gamblers, 4. strugglers, 5. struggling gamblers, 6. hard gamblers. The thickness of the line corresponds to the relative frequency of guild. Each guild can remain constant from seedling to adults (hard strugglers or hard gamblers) or the species can change its tolerance in relation to shade at a given stage of its development.

(RI) would allow diameter growth to be used as a measure of a species' position on the gradient of light response. They recommended using this methodology for tropical forest species, but since their experiment very few studies have subsequently been conducted to confirm the feasibility of such an approach.

Our aim was to quantify the light requirements of an African timber species, *Lophira alata* Banks ex Gaertn, which is extensively logged in Central Africa (Biwolé *et al.*, 2012). *L. alata* is considered to be a pioneer species (Letouzey, 1985; Swaine et Whitmore, 1988; Hawthorne, 1995), but it has been classed a moderate light-demanding species (Doucet, 2003). This species paradoxically combines extremely dense wood with a high maximum diameter grow rate (Fayolle *et al.*, 2012). Based on the results of two controlled experiments, we addressed the following questions: (1) In seedlings, is the growth rate at low irradiance, as defined by Agyeman *et al.* (1999), a good indicator of the response to irradiance of *L. alata*? (2) Are the results affected by the origin of the populations as suggested by Baraloto *et al.* (2005) and Agyeman *et al.* (2010)?

4.3 Methods

4.3.1 Study area

The two-year experiment (started in May 2012) was conducted at Ma'an (2°15' N, 11°20' E) in south-western Cameroon (Figure 4.2). The climate is tropical, with two distinct rainy seasons (March to June and September to November) alternating with two dry seasons. The monthly average temperature varied between 22.9 to 27.5°C and the annual rainfall was 2000 mm (Olivry, 1986). The parent geological material consists of Precambrian metamorphic rocks and old volcanic intrusions (Franqueville, 1973). Elevation varies from 400 and 1100 m above sea level, and around 600 m above sea level in the study site. Soils were classified as Ferrasols (Jones *et al.*, 2013). Intact forests are evergreen rainforests with a canopy dominated by *Lophira alata* (Ochnaceae) and *Sacoglottis gabonensis* (Humiriaceae). These forest types have been classified by Letouzey (1985) as the Atlantic Biafran forest, rich in *Caesalpinioideae* and other coastal indicators.

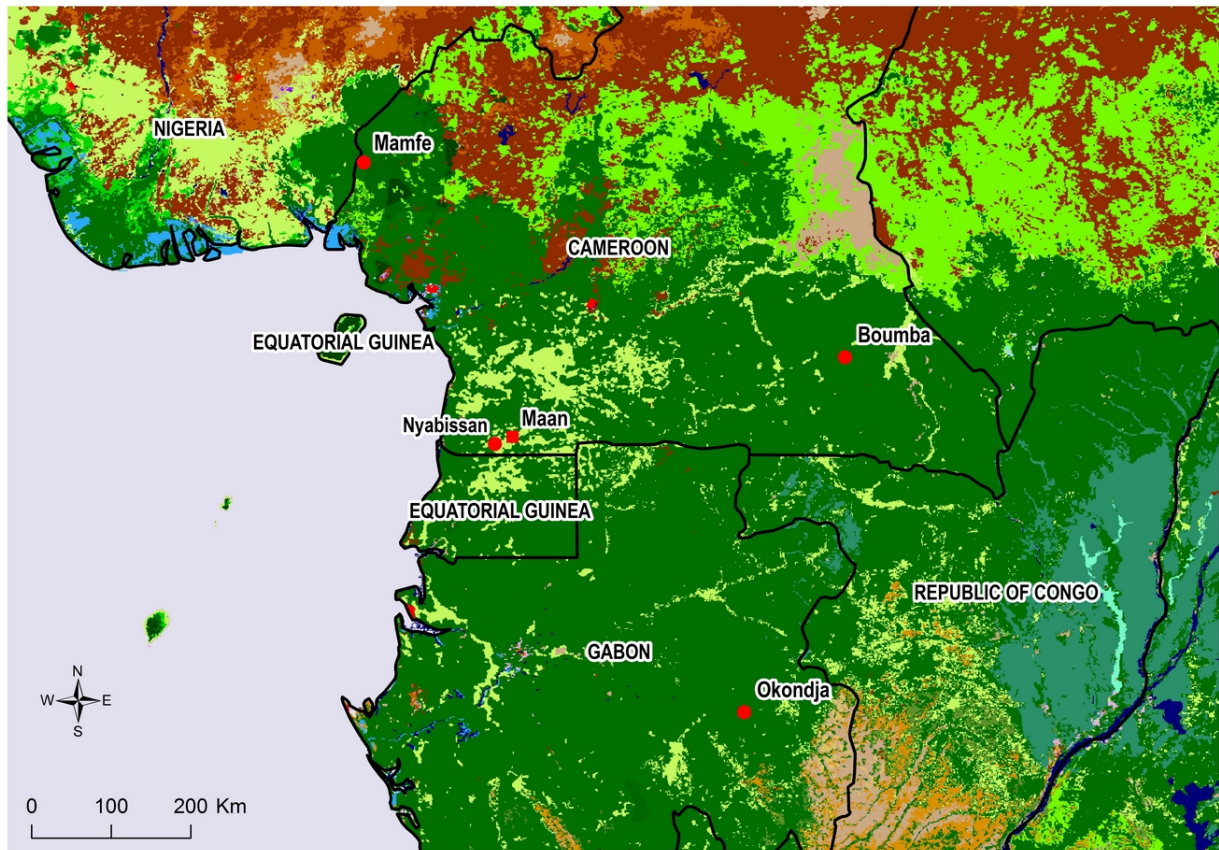


Fig. 4.2: Location of the four studied populations of *Lophira alata* and Ma'an experimental site in southwestern Cameroon, with the current vegetation types (map of vegetation corresponds to the African land cover map of Mayaux *et al.* (2004)).

4.3.2 Study species

Lophira alata (Ochnaceae) is one of the largest tree species in West and Central African forests. It is an important timber species, with a harvest volume close to 200 000 m³ in 2008 in Cameroon and Gabon (de Wasseige *et al.*, 2009). *L. alata* is associated with wet evergreen forests and also can occur in moist semi-deciduous forests in valleys and along rivers, and is common in secondary forests (Biwolé *et al.*, 2012). It is rarely found above 800 m altitude. *L. alata* has been shown to be extremely drought-sensitive and tolerant of infertile soils (Veenendaal *et al.*, 1996). It has been classified as a pioneer (Hawthorne, 1995) and as a moderate light-demanding species (Doucet, 2003). *L. alata* is a wind dispersed species. This species paradoxically combines extremely dense wood, wood density of 1.09 g·cm³ (Poorter, 2004), and a high maximum diameter grow rate, 0.64 cm/yr (Fayolle *et al.*, 2012).

4.3.3 Shadehouse construction

A total of six shadehouses (2×2×1.8 m) spaced 3-m apart were constructed at the Ma'an experimental site using small slats of *Raphia sp.* Specific relative irradiance levels (1, 4, 10, 24, 33, and 43 % RI) were obtained by fixing variable numbers of slats on the sides and roof of the shadehouses. A seventh condition was achieved using a platform completely exposed to full irradiance (100 % RI). To correct for any deviation from the relative irradiance, photosynthetic photon flux density (PPFD) was measured six times over a period of

seven days in the months of June and October 2012, and March, May, July and November 2013 (Table 4.1). *Raphia* slats were adjusted when needed. Measurements were made with photosynthetically-active radiation (PAR) light sensors (Solems PAR/CBE 80 S.A., Palaiseau, France). As the effect of light quality (red : far-red ratio) on seedling growth has been shown to be slight (Kitajima, 1994; Swaine *et al.*, 1997; Agyeman *et al.*, 1999), in this experiment we solely examined the response of seedlings to irradiance.

Tab. 4.1: Mean total daily photosynthetic photon flux density (PPFD, $\text{mmol/m}^2/\text{day}^1$, $n = 7$ days) and its standard deviation measured in six periods (June and October 2012, and March, May, July and November 2013) in six shadehouses and a platform exposed to full irradiance (No shade).

Shadehouse	Date						Mean	Standard deviation	% of unshaded
	June 2012	October 2012	March 2013	May 2013	July 2013	November 2013			
A	0.96	2.13	5.23	12.44	4.99	7.92	5.61	4.15	1.4
B	5.56	11.67	27.30	17.89	6.48	14.30	13.87	8.06	3.5
C	14.54	38.87	46.90	65.44	26.37	54.26	41.06	18.58	10.4
D	32.03	102.16	126.78	126.20	54.88	114.17	92.71	39.86	23.6
E	41.62	126.47	132.50	210.02	96.86	176.13	130.60	59.09	33.2
F	79.56	186.49	218.87	236.86	92.09	210.04	170.65	67.79	43.4
No shade	173.29	452.77	519.51	497.84	201.95	515.78	393.52	161.50	100.0

4.3.4 Seedlings preparation

Seeds from three Cameroonian populations (Nyabissan, Mamfé and Boumba) and one Gabonese population (Okondja) were collected from 3 to 4 mother trees per population (Figure 4.2, Table 4.2). Fresh seeds were planted in polythene pots, 12 cm diameter by 30 cm height, filled with Nyabissan forest topsoil and germinated under 30 % RI in a tree nursery. The seedlings were raised in 30 % RI in the tree nursery until the appearance of two to three leaves (approximately 1.5 months). To identify the light requirements of *L. alata* and to test for significant differences between populations, two controlled experiments were conducted: a light response experiment (all irradiance levels) and a comparative population experiment (at 1, 43, and 100 % RI). As the effect of maximum temperature and minimum humidity could affect seedling growth, seedlings were watered daily in both experiments as suggested by Agyeman *et al.* (1999).

4.3.5 Light response experiment

The light response experiment was conducted with seedlings raised from seeds collected from the Nyabissan population (Figure 4.2), which is located in the species' optimum environmental conditions, monthly average temperature varies between 22.8 to 25.1°C and annual rainfall is 1708 mm (Table 4.2) (Biwolé *et al.*, 2012). A total of 210 seedlings of similar size were randomly distributed in the shadehouses (30 seedlings per

Tab. 4.2: Characteristics of the four study populations of *Lophira alata*. Average insolation, annual rainfall and maximum and minimum annual temperatures were extracted from Suchel (1988) and Climatology Resource for Agroclimatology of NASA (<http://power.larc.nasa.gov/>; accessed 04/29/2015).

Site	Country	Altitude (m)	Latitude (decimal degree)	Longitude (decimal degree)	Insolation (MJ/m ² /day)	Precipitation (mm/yr)	Temperatures (°C)	
							Min	Max
Boumba	Cameroon	562	3.27° N	14.22° E	17.78	1 629	18.8	29.5
Mamfé	Cameroon	212	5.49° N	8.95° E	16.90	3 373	21.8	31.3
Nyabissan	Cameroon	470	2.29° N	10.43° E	15.74	1 708	22.8	25.1
Okondja	Gabon	550	0.75° S	13.34° E	16.45	1 850	21.0	28.0

irradiance levels). Height (vertical distance to the apical meristem), root collar diameter, and mortality were recorded every three weeks during this one-year experiment. The light response experiment started in May 2012 and finished in April 2013. At the end of the experiment, a total of 10 seedlings were randomly selected in each shadehouse and harvested for the measurement of biomass allocation. Dry mass of leaves, stems and roots were individually determined after oven-drying at 70°C for 72 hours. The total area of all leaves on each plant was determined following Cornelissen *et al.* (2003) using the program ImageJ 1.43 (Wayne Rasband, National Institutes of Health, USA, <http://rsb.info.nih.gov/ij/>).

4.3.6 Comparative populations experiment

This experiment was conducted on seedlings raised from seeds collected from four populations (Table 4.2), among which three populations can be assigned to the species' optimum environment (Nyabissan and Mamfé in Cameroon and Okondja in Gabon) and one located at the north-eastern edge of the species range (Boumba in Cameroon). Under each of three irradiance levels (1, 43 and 100 % RI), between seven and eight seedlings per population were randomly selected and randomly distributed. In total, 30 seedlings were placed in each shadehouse. This experiment started in May 2013 and finished in February 2014. Height, root collar diameter, and mortality rate were recorded every three weeks for one year until the end of the experiment.

4.3.7 Data analysis

The relative growth rate (RGR) for height and diameter was calculated every three weeks in both experiments as follows:

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

where X_1 and X_2 represent height or diameter of a seedling at time t_1 and t_2 , respectively (Hunt, 1982). At the end of the light response experiment, total seedling biomass (TDM, in g) and biomass allocation to leaves, stems and roots (LMR, SMR, RMR, respectively, in g/g) were determined for each of the 10 seedlings collected per shadehouse. We also calculated, using the same subsample, leaf functional and allocation traits: specific leaf area (leaf area divided by leaf biomass, SLA, in m²/kg), and leaf area ratio (leaf area divided by total

Tab. 4.3: Response to irradiance of Nyabissan population seedlings used in the light response experiment. Mean (\pm standard error) of growth rate (RGR of diameter and height, biomass (TDM) and biomass allocation to leaf ratios (LMR), stems (SMR) and root (RMR), and functional and allocation traits (specific leaf area SLA, leaf area by total seedling biomass LAR) are given for the seven relative irradiance levels tested. Letters beside the value of each parameter indicate similar (same letters) or significantly different means (different letters) (1-way ANOVA followed by Tukey's test)

Parameters measurements		Relative irradiance						
		1 %	4 %	10 %	24 %	33 %	43 %	100 %
Growth	RGR diameter	0.08 (\pm 0.06) ^e	0.24 (\pm 0.07) ^d	0.53 (\pm 0.07) ^c	0.68 (\pm 0.08) ^a	0.69 (\pm 0.07) ^a	0.68 (\pm 0.08) ^a	0.61 (\pm 0.10) ^b
	RGR height	0.08 (\pm 0.06) ^e	0.24 (\pm 0.09) ^d	0.60 (\pm 0.09) ^{b, c}	0.65 (\pm 0.11) ^{a, b}	0.61 (\pm 0.13) ^{b, c}	0.70 (\pm 0.13) ^a	0.55 (\pm 0.15) ^c
Leaf traits	SLA (m ² /kg)	24.7 (\pm 4.3) ^a	23.8 (\pm 2.1) ^a	18.0 (\pm 1.7) ^b	15.0 (\pm 9.3) ^{b, c}	13.2 (\pm 1.1) ^{c, d}	13.0 (\pm 1.4) ^{c, d}	11.1 (\pm 2.3) ^d
	LAR (m ² /kg)	10.4 (\pm 3.3) ^b	13.9 (\pm 2.0) ^a	8.3 (\pm 2.1) ^b	4.7 (\pm 0.7) ^c	3.7 (\pm 0.8) ^c	3.9 (\pm 0.8) ^c	3.3 (\pm 0.6) ^c
Biomass	TDM (g)	1.1 (\pm 0.4) ^c	6.4 (\pm 1.3) ^c	29.5 (\pm 8.1) ^b	62.8 (\pm 13.9) ^a	58.7 (\pm 14.6) ^a	57.2 (\pm 19.5) ^a	36.6 (\pm 15.2) ^b
	LMR (g/g)	0.44 (\pm 0.16) ^b	0.58 (\pm 0.05) ^a	0.46 (\pm 0.05) ^b	0.31 (\pm 0.04) ^c	0.29 (\pm 0.06) ^c	0.30 (\pm 0.04) ^c	0.30 (\pm 0.05) ^c
Biomass allocation	SMR (g/g)	0.34 (\pm 0.1) ^{a, b}	0.26 (\pm 0.03) ^b	0.29 (\pm 0.05) ^{a, b}	0.35 (\pm 0.07) ^a	0.32 (\pm 0.04) ^{a, b}	0.29 (\pm 0.05) ^{a, b}	0.32 (\pm 0.04) ^{a, b}
	RMR (g/g)	0.23 (\pm 0.06) ^{c, d}	0.16 (\pm 0.03) ^d	0.26 (\pm 0.05) ^{b, c}	0.34 (\pm 0.09) ^{a, b}	0.39 (\pm 0.06) ^a	0.42 (\pm 0.04) ^a	0.38 (\pm 0.07) ^a

seedling biomass, LAR, in m^2/kg). To test for significant differences between irradiances in the light response experiment and to identify the irradiance for maximum growth, a one-way ANOVA was performed on seedling total biomass, biomass allocation, and leaf traits.

We used a four-factor partially-nested linear model to separate the effects of irradiance, population and time on seedling growth trajectory in the comparative populations experiment. Irradiance and population were considered as fixed effects, time was included as a covariate, and seedlings were considered as a random effect (to account for repeated measurements of the same seedling). Then, we performed a two-way ANOVA (with interaction) considering irradiance and population as fixed effects on seedling growth rates at the end of the comparative populations experiment. This allowed us to identify the irradiance optimum for each population and to test (with a Tukey multiple range test) whether the growth optimum is significantly different from other conditions for the same population, and from growth optimum of other populations.

All the statistics analyses were computed using Minitab 16 (State College, Pennsylvania, USA).

4.4 Results

4.4.1 Growth response and biomass allocation

Growth response and biomass allocation of *L. alata* varied with light availability with the maximum rates occurring at intermediate irradiance (Figure 4.3 Table 4.3). Diameter and height relative growth rates (RGR_d and RGR_h , respectively) significantly varied with irradiance ($F_{(6, 199)} = 296.36$, $p < 0.001$ for RGR_d and, $F_{(6, 199)} = 126.76$, $p < 0.001$ for RGR_h). Both showed a unimodal pattern, with a peak at intermediate irradiances, and above which RGR slightly decreased (Figure 4.3). Similar results were obtained for the total biomass of seedlings at the end of the light experiment (ANOVA, $F_{(6, 63)} = 40.99$, $p < 0.001$; Table 4.3).

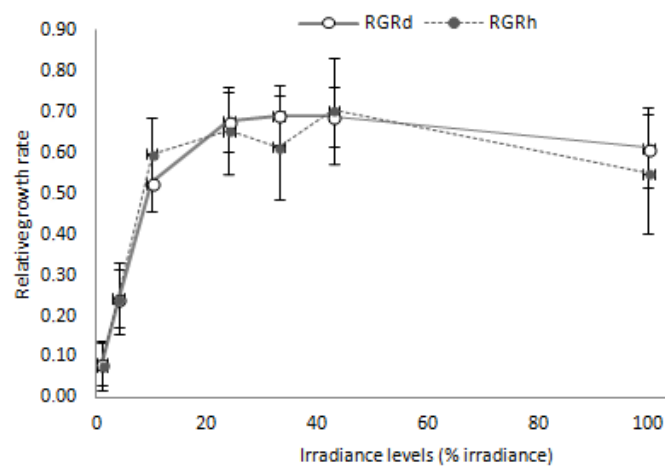


Fig. 4.3: Change in relative growth rate of diameter (RGR_d ; mm/mm/yr; solid line) and height (RGR_h ; cm/cm/yr; dashed line) in relation to the seven irradiances levels tested in the light response experiment.

Allocation of biomass to the different plant organs varied with irradiance (Table 4.3). Leaf biomass, and leaf and allocation traits (LAR and SLA) tended to be significantly higher at low irradiance, especially at 4% RI,

than at intermediate (10 – 43 % RI) and high (100 % RI) irradiance. In contrast, root biomass (RMR) was higher at intermediate and high irradiance (> 24 % RI) than at low irradiance (\leq 10 % RI) (Table 4.3).

Mortality rate was very low in both experiments (< 3 % of all seedlings). In the light response experiment, four seedlings died under 1 % RI (survival rate = 86.7 %), while in the comparative populations experiment, two individuals from the Nyabissan population died under 100 % RI (survival rate = 93.3 %).

Tab. 4.4: Results of the four-factor partially nested linear model on seedling relative growth rate in diameter and height. Irradiance and population were considered as fixed effects, time included as a covariate and identity of seedling as a random effect. Degree of freedom (*df*), *F*- and *P*-values are given for each dependent variable namely diameter relative growth rate (RGR_d) and height relative growth rate (RGR_h).

Source of variation	<i>df</i>	RGR_d		RGR_h	
		<i>F</i>	<i>P</i> – value	<i>F</i>	<i>P</i> – value
Time	1	288.25	< 0.001	2.82	0.093
Irradiance	2	148.93	< 0.001	22.30	< 0.001
Population	3	75.68	< 0.001	0.23	0.876
Seedling (Irradiance Population)	78	6.80	< 0.001	7.91	< 0.001
Irradiance \times Population	6	10.72	< 0.001	4.40	< 0.001
Irradiance \times Time	2	51.54	< 0.001	151.78	0.093
Population \times Time	3	55.19	< 0.001	1.15	0.326
Residual error	1309				
Total	1404				

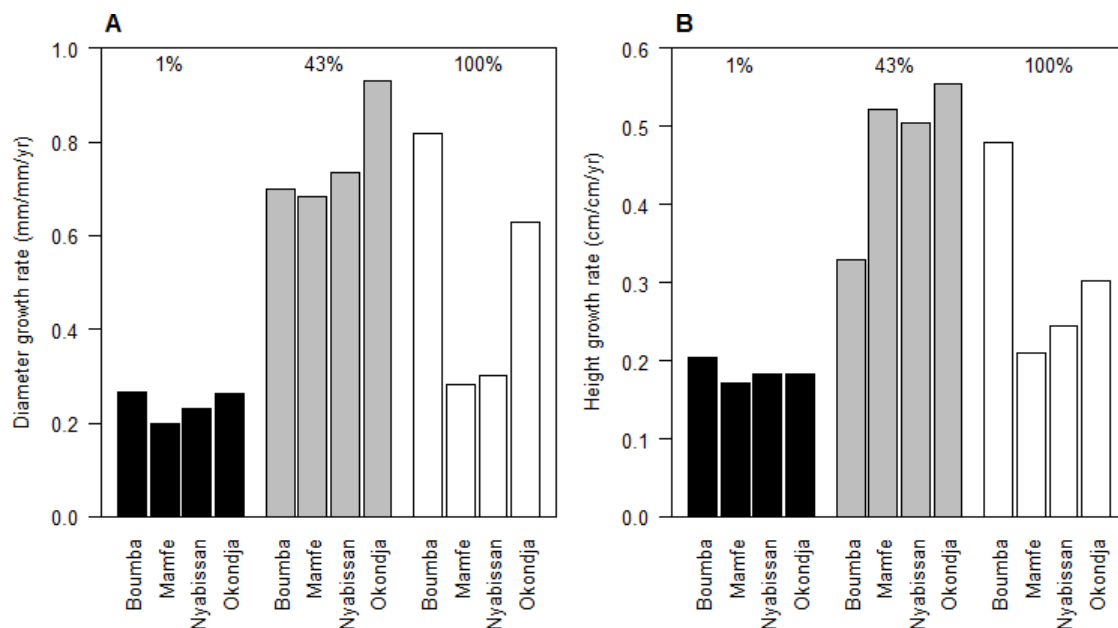


Fig. 4.4: Change in relative growth rate of diameter (A) and height (B) in relation to relative irradiances for the four studied populations of *Lophira alata* seedlings.

Tab. 4.5: Response to irradiance of Nyabissan population seedlings used in the light response experiment. Mean (\pm standard error) of growth rate (RGR) of diameter and height, biomass (TDM) and biomass allocation to leaf (LMR), stem (SMR) and root (RMR) ratios, and functional and allocation traits (specific leaf area SLA, leaf area by total seedling biomass LAR) are given for the seven relative irradiance levels tested. Letters beside the value of each parameter indicate similar (same letters) or significantly different means (different letters) between populations at a given irradiance level (latin letters) or between irradiance levels (greek letters) (1-way ANOVA followed by Tukey's test)

Diameter			
Populations	Relative irradiance		
	1 %	43 %	100 %
Boumba	0.23 (\pm 0.03) ^{b, c}	0.67 (\pm 0.07) ^a	0.56 (\pm 0.14) ^a
Mamfé	0.19 (\pm 0.04) ^a	0.65 (\pm 0.06) ^a	0.22 (\pm 0.15) ^{b, c}
Nyabissan	0.21 (\pm 0.04) ^{b, c}	0.65 (\pm 0.08) ^a	0.23 (\pm 0.13) ^{b, c}
Okondja	0.23 (\pm 0.06) ^{b, c}	0.76 (\pm 0.07) ^a	0.34 (\pm 0.12) ^b
All populations	0.21 (\pm 0.05) ^{γ}	0.68 (\pm 0.08) ^{α}	0.30 (\pm 0.17) ^{β}
Height			
Boumba	0.17 (\pm 0.05) ^{c, d}	0.37 (\pm 0.25) ^{b, c}	0.43 (\pm 0.13) ^{a, b}
Mamfé	0.17 (\pm 0.03) ^{c, d}	0.56 (\pm 0.06) ^{a, b}	0.14 (\pm 0.09) ^d
Nyabissan	0.17 (\pm 0.06) ^d	0.56 (\pm 0.06) ^{a, b}	0.14 (\pm 0.09) ^d
Okondja	0.17 (\pm 0.06) ^d	0.62 (\pm 0.07) ^a	0.19 (\pm 0.13) ^{c, d}
All populations	0.17 (\pm 0.05) ^{β}	0.56 (\pm 0.11) ^{α}	0.19 (\pm 0.14) ^{β}

4.4.2 Differences among populations

Diameter and height growth dynamics of seedlings were significantly influenced by irradiance, time and population (Table 4.4). At the end of the comparative populations experiment, the interaction between irradiance and population on seedling relative growth rates was significant for both diameter ($F_{(6, 75)} = 3.79$, $p = 0.0023$) and height ($F_{(6, 75)} = 6.75$, $p < 0.001$), which showed similar patterns among irradiances and populations (Table 4.5). The growth of seedlings from the Nyabissan, Mamfe and Okondja populations peaked in intermediate irradiance (43 % RI) with 0.65, 0.65, and 0.76 mm/mm/yr for RGR_d and 0.56, 0.57, and 0.62 cm/cm/yr for RGR_h , respectively. In contrast, the growth of seedlings from the Boumba population maintained maximum growth from intermediate (43 % RI) to high (100 % RI) irradiances, with 0.67 mm/mm/yr and 0.43 cm/cm/yr, respectively for RGR_d and RGR_h (Figure 4.4). When considering each irradiance level separately, there was no significant difference among populations in low (1 % RI) and intermediate (43 % RI) irradiances, while the Boumba population showed a significantly higher growth rate than the three other populations in high irradiance (100 % RI).

4.5 Discussion

The aim of this study was to quantify the light requirements of a Central African timber tree species, *L. alata*, extensively logged in Central Africa, by taking into account population effects. The light response experiment showed that growth was optimum at intermediate irradiance (24 – 43 % RI). The population origin experiment showed significantly different responses to irradiance between populations. In both experiments, mortality was very low, even in extremely low irradiance (< 1 % RI).

4.5.1 Performance in low irradiance

The behaviour of pioneer species in low irradiance has often been debated. Agyeman *et al.* (1999) presumed that the pioneers have a negative growth rate in low irradiance (2 % RI) whereas shade tolerant species show a positive growth. In contrast, Veneklaas et Poorter (1998) stated that pioneer species have higher growth rates than shade-tolerant species even in low irradiance (< 5 % RI). The advantage of pioneer species in deep shade is temporary, as the seedlings have an initial burst of growth, consistent with the initially high SLA. Then SLA diminishes with seedling development and ceases to be the main determinant of RGR (Sack et Grubb, 2001). A typical feature of pioneer species is that they are unable to survive for long periods of time in low irradiance (Kyereh *et al.*, 1999). Our one-year light response experiment showed that *L. alata* had a very low mortality rate and no sign of biomass decline in low irradiance. According to Agyeman *et al.* (1999), *L. alata* should thus be classified as a non-pioneer species. However, the responses of leaf and allocation traits, and of biomass allocation patterns to irradiance were typical of light-demanding species (Poorter, 1999), with more biomass allocated to leaf and higher LAR and SLA in low irradiance than in high irradiance (Osunkoya *et al.*, 1994; Veenendaal *et al.*, 1996). Thus, optimal irradiance conditions for development also should be considered when classifying the species.

4.5.2 Optimal irradiance conditions

There is now evidence that tropical pioneer species do not exhibit the best performances in high irradiance (Agyeman *et al.*, 1999). Well-known pioneer species such as *Milicia excelsa* and *Ceiba pentandra* have optimal growth rate if there is some shade at the seedling stage (Agyeman *et al.*, 1999; Makana et Thomas, 2005). In general, and in agreement with our results, growth rates of species studied by Agyeman *et al.* (1999) showed a unimodal response to light, which peaked between 28 and 44 % RI for pioneer species and between 6 and 28 % RI for non-pioneer and shade-tolerant species (Agyeman *et al.*, 1999). The growth of *L. alata* was at its maximum between 24 and 43 % RI, which is a similar optimum light requirement as that of the pioneer species studied by Agyeman *et al.* (1999).

4.5.3 Classifying the species

The assignment of a species to a particular light-response group remains questionable since species' responses to irradiance fall on a continuum (Swaine et Whitmore, 1988). Two criteria seem appropriate to quantify the light requirements of tropical tree species: RGR in low irradiance (RGRL) and irradiance for maximum growth (IMG). Concurring with the classification of (Oldeman et Van Dijk, 1991), using RGRL and IMG,

could be the best way to classify tropical species. A negative RGRL may be the main difference between hard gamblers and the other groups, while IMG between 28 % and 44 % RI may be a common feature of hard gamblers, gamblers and struggling gamblers. Considering that *L. alata* is a dominant tree at the mature stage, it should thus be classified among struggling gamblers.

The extension of an objective classification to light response by other species poses many practical problems. First, a robust and simple low-technology protocol reproducing exactly the same low irradiance conditions is not a simple matter (Agyeman *et al.*, 1999). Second, a proper classification should take into account light requirements at different stages of development, which is a very difficult task in the case of trees. Nevertheless, this approach should be pursued, as it is the only way to remove subjectivity in determining growth level response to irradiance.

4.5.4 Performances according to population of origin

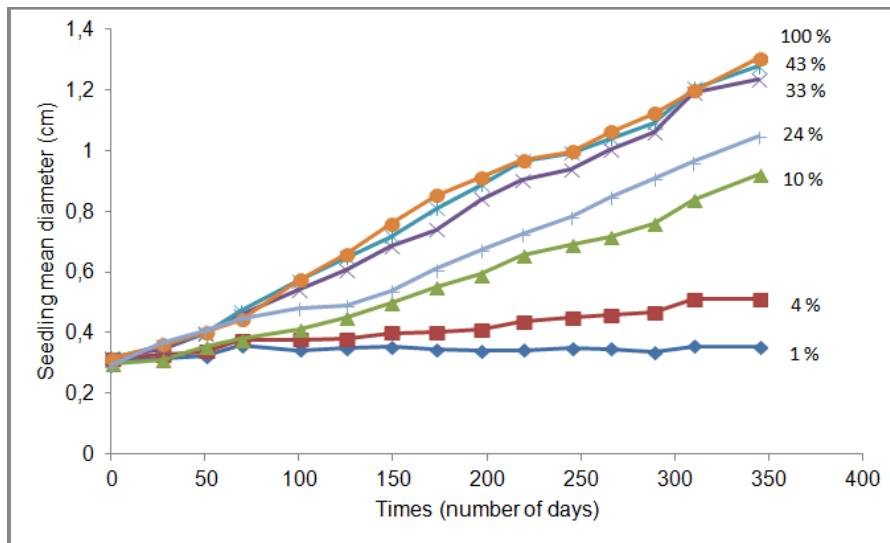
In this study, we showed that seedling responses to light differed among populations confirming that light requirements can shift substantially with different habitat (Baraloto *et al.*, 2005) and climatic conditions (Agyeman *et al.*, 1999). The seedlings of the Boumba population displayed a better diameter and height growth rate in full sunlight (at 100 % RI) than those of the other populations, suggesting a possible local adaptation to high irradiance environments. The Boumba population is indeed located at the north-eastern edge of the species' distribution where the semi-evergreen forests prevail while the other populations are from mainly evergreen forests. A higher insolation of the seedlings at the Boumba site could be due to : (1) the contrasting structure of semi-evergreen, which contain more trees that lose their leaves seasonally, compared to evergreen forests, which have more trees that keep their leaves throughout the year (Gond *et al.*, 2013), (2) the location of the species on the banks of the Boumba river (Biwolé *et al.*, 2012), where there is a potentially high level of insolation, or (3) the differences in the insolation levels between the four sites of the study populations (Table 4.2). Identifying the populations with the best performance within a specific area is a key issue for large-scale planting activities since seedlings derived from external populations sometimes perform better than those from local populations (Ofori *et al.*, 2001; Savolainen *et al.*, 2007).

4.6 Conclusion

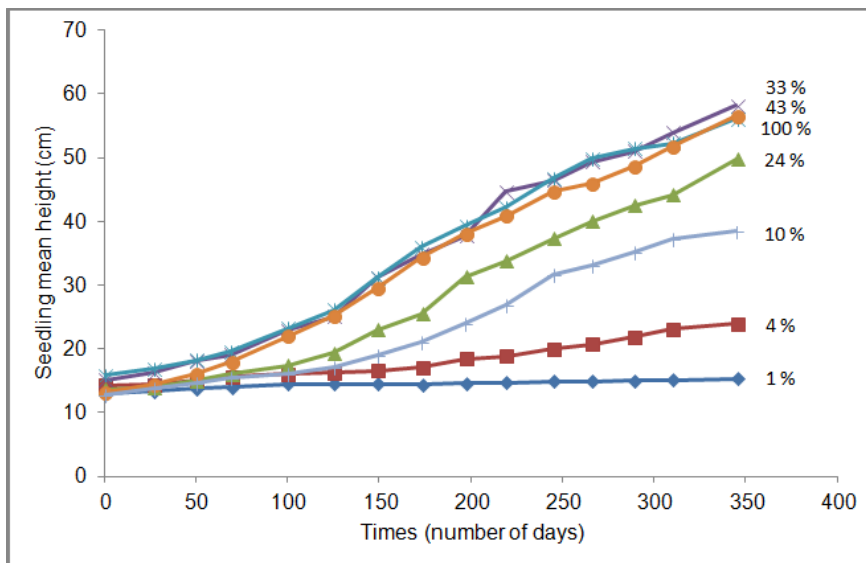
Many African timber species face a lack of regeneration (Doucet, 2003). Planting native timber tree species in logging gaps or restoring degraded forest areas are effective techniques that have the potential to maintain ecosystem diversity and resilience (Ouédraogo *et al.*, 2014; Fayolle *et al.*, 2015). Matching species and provenances to restoration sites based on current and future site conditions is a crucial issue (Thomas *et al.*, 2014). Species with high intraspecific variability in traits survive and grow better across different microhabitats of early-successional environments than those with low intraspecific variability (Martínez-Garza *et al.*, 2005). The intraspecific variability emphasised in this study, which could be linked to differences in annual rainfall and irradiance between the four sites of the study populations, combined with a better performance on less fertile soils (Veenendaal *et al.*, 1996), advocates *Lophira alata* as a good candidate for restoration in African moist forests.

4.7 Annexes

Annexe 1a. Change in seedling diameter (cm) with times for the seven irradiances levels tested in the light response experiment.



Annexe 1b. Change in seedling height (cm) with times for the seven irradiances levels tested in the light response experiment.



5 Dynamique des populations d'azobé et impact de l'exploitation

En Afrique centrale, et en particulier au Cameroun, l'aménagement des forêts denses humides est confronté à un manque de connaissances sur la dynamique des peuplements des espèces d'intérêt commercial. Cette situation est souvent évoquée pour expliquer le manque de durabilité de l'exploitation forestière, du moins pour certaines essences. En adoptant une approche qui va plus loin que la formule de reconstitution du stock utilisée en Afrique centrale, le présent Chapitre 5 analyse, à partir des données spécifiques à *L. alata*, l'évolution de ses populations et la durabilité de son exploitation industrielle dans le contexte de l'aménagement forestier qui prévaut au Cameroun.



Illustrations : 1^{re} ligne, à gauche, parcelle de suivi du recrutement de l'azobé à Maan, à droite, pose d'un dendromètre pour le suivi de la croissance. 2^e lignes, de la gauche vers la droite, comptage d'une tige d'azobé dans une parcelle de recrutement à Mamfé, mesure de la croissance en diamètre d'une tige à Maan, fût d'un azobé. © A. Biwolé, J-L. Doucet.

Dynamique des populations d'azobé (*Lophira alata* Banks ex Gaertn) dans les forêts denses humides du Cameroun et impact de l'exploitation forestière

Achille B. Biwolé, Nicolas Picard, Vivien Rossi, Dakis-Yaoba Ouédraogo, Foussemi Fétéké, Jean Lagarde Betti, Jean-Louis Doucet.

En préparation pour *Bois et Forêt des Tropiques*.

5.1 Résumé

Contexte/constat : ces dernières décennies, les pays d'Afrique centrale ont adopté des législations favorables à la gestion durable. Un plan d'aménagement est requis dans les concessions forestières pour assurer la durabilité de l'exploitation tout en préservant les fonctions écologiques et sociales des forêts. Cependant, la méconnaissance de l'écologie des espèces d'arbres d'intérêt commercial limite toute évaluation à long terme de l'impact de l'exploitation sur la dynamique de leurs populations, pourtant indispensable pour définir des modes de gestion raisonnée.

Objectif : le modèle matriciel de Usher a été utilisé pour évaluer l'impact de l'exploitation sur la dynamique de *L. alata* au Cameroun. Ce modèle a été calibré à partir des données de croissance, de mortalité et de recrutement mesurées pendant trois ans dans deux zones situées en forêts non exploitée (Maan 1) et exploitée (Maan 2) au sud du Cameroun. En outre, l'influence des conditions environnementales sur la croissance des arbres a été testée sur des données de croissance obtenues dans trois sites (Mamfé, Maan 1, Boumba) en forêts naturelles non exploitées.

Méthode et principaux résultats : le modèle matriciel de Usher intègre un effet additif de l'exploitation et un turnover commun à la mortalité et au recrutement. Plusieurs scénarii d'exploitation ont été simulés en faisant varier le diamètre minimum légal d'exploitation (DME : 60, 70, 80 cm) et l'intensité de prélèvements (40, 60, 80, 100 %). Il s'avère que la croissance de *L. alata* est affectée à la fois par le diamètre moyen de l'arbre, les conditions environnementales du site et l'effet « exploitation ». Nos simulations indiquent que, malgré le respect de la législation, l'exploitation de *L. alata* n'est pas soutenable sur le long terme.

Implications : pour garantir la durabilité de *Lophira alata* au sud du Cameroun, où une faible régénération naturelle est souvent évoquée, une sylviculture spécifique capable de dynamiser les taux de croissance des futurs arbres exploitables et leur régénération paraît indispensable.

5.2 Introduction

Les forêts denses humides tropicales d'Afrique centrale forment le deuxième plus grand bloc continu de forêts tropicales au monde après l'Amazonie (Mayaux *et al.*, 2013). Une grande proportion de ces forêts (26.3 %) est dédiée à la production du bois d'œuvre (de Wasseige *et al.*, 2014). Cette activité est certainement amenée à s'étendre au regard de son importance économique et de son rôle dans le développement des pays d'Afrique centrale (de Wasseige *et al.*, 2009).

Au cours des deux dernières décennies, la plupart des pays du Bassin du Congo ont adopté des législations favorables à la gestion durable (Nasi *et al.*, 2012). Un plan d'aménagement des concessions forestières est notamment requis afin d'assurer l'exploitation soutenue des espèces commerciales tout en préservant les fonctions écologiques et sociales des forêts (Nasi *et al.*, 2012). Près de 19 millions d'hectares de forêts sont actuellement gérés sur cette base, dont 8.2 millions sont certifiés sous un label indépendant (Bayol *et al.*, 2014). Malgré cela, la capacité de ce mode de gestion à préserver les forêts tropicales continue d'être débattue (Sist *et al.*, 2012; Zimmerman et Kormos, 2012). En effet, bien que l'exploitation soit sélective, et qu'en conséquence ses effets sur les stocks de carbone et la biodiversité soient réduits, le renouvellement des stocks de bois d'œuvre est généralement compromis (Putz *et al.*, 2012). Karsenty et Gourlet-Fleury (2006) ont montré que, pour certaines essences commerciales, les capacités de production diminuent au fil des rotations. Dans ce contexte, respecter des règles strictes fondées sur les connaissances actuelles de la dynamique des forêts est crucial (Pearce *et al.*, 2003).

Mieux connaître les paramètres de la dynamique des populations de chaque essence commerciale s'avère essentiel pour élaborer des scénarii de gestion raisonnée (Favrichon *et al.*, 1998). En effet, les différentes espèces d'arbres des forêts denses humides tropicales montrent des caractéristiques propres en termes de régénération, de croissance et de mortalité (Dauber *et al.*, 2005; Rozendaal *et al.*, 2010). En outre, certains de ces paramètres (mortalité et recrutement) varient avec les types de forêts (Phillips *et al.*, 2004) et le stade de succession de la forêt (Sheil *et al.*, 2000).

Malheureusement les informations sur la dynamique des populations d'arbres demeurent lacunaires (Putz *et al.*, 2012). Malgré l'imprécision des données actuelles (Sépulchre *et al.*, 2014), des modèles sont utilisés pour prédire l'évolution des populations d'arbres exploitées. Ainsi, l'indice (taux) de reconstitution du stock proposé par Durrieu de Madron *et al.* (1998) est utilisé de manière généralisée en Afrique centrale. Il correspond au rapport entre le stock exploitable à la fin d'un cycle de coupe et le stock initial avant exploitation. Ce taux est calculé en supposant que les conditions environnementales, la croissance et la mortalité sont constantes pour une espèce donnée (Durrieu de Madron *et al.*, 1998). Un taux de reconstitution minimal de 50 à 75 % à l'issue du premier cycle de coupe est actuellement exigé dans tous les pays (Sépulchre *et al.*, 2014). Toutefois, plusieurs auteurs considèrent qu'utiliser de telles données, tout en ignorant le recrutement, limite toute évaluation de l'impact de l'exploitation sur le long terme (Picard *et al.*, 2008, 2012).

Picard *et al.* (2012) ont montré que le calcul du taux de reconstitution du stock pouvait être amélioré par l'utilisation des modèles de dynamique forestière plus détaillés, tel que le modèle matriciel de Usher (1966). Ce modèle a l'avantage de tenir compte de la variabilité des paramètres démographiques permettant ainsi une projection plus réaliste de l'évolution des populations d'arbres (Picard *et al.*, 2012). Le modèle matriciel

de Usher décrit l'évolution temporelle des populations d'arbres structurées en classes de diamètre. Il peut en outre être adapté pour tenir compte des impacts de l'exploitation forestière. Ce modèle permet de s'affranchir de l'hypothèse d'une croissance constante en prenant en compte la relation qui lie la croissance au diamètre de l'arbre (Picard *et al.*, 2008). La matrice de transition du modèle est construite à partir des mesures spécifiques et répétées de la croissance, de la mortalité et du recrutement. La valeur propre dominante de la matrice de transition correspond au taux de croissance asymptotique de la population (λ). Ce taux peut être interprété comme un indice de la durabilité de l'exploitation, car il indique ce qui pourrait se passer sur le long terme si les conditions actuelles (croissance, mortalité et recrutement) étaient maintenues : si $\lambda \geq 1$, le stock exploitable augmente ; si $\lambda = 1$, le stock tend vers un effectif constant et la population est en équilibre ; si $\lambda \leq 1$, le stock diminue et la population décline indéfiniment (Picard *et al.*, 2008).

Très peu d'études ont jusqu'à présent eu recours à de tels modèles pour prédire la dynamique des espèces de bois d'œuvre (Putz *et al.*, 2012). Il y a donc un besoin réel d'évaluer si les pratiques actuelles basées sur les règles légales d'aménagement garantissent une exploitation soutenue des essences commerciales dans le cadre d'une gestion durable des forêts d'Afrique centrale.

La présente étude vise à déterminer si l'exploitation de *Lophira alata* (Ochnaceae), une espèce fournissant un important bois d'œuvre en Afrique centrale, est durable. Spécifiquement, il s'agit de modéliser l'évolution du stock exploitable et du taux de reconstitution de l'espèce dans des forêts de production au Cameroun. Nous avons en outre testé si la croissance des arbres diffère en fonction des conditions locales des sites étudiés (Phillips *et al.*, 2004) et leur historique d'exploitation (Rozendaal *et al.*, 2010).

5.3 Matériels et méthodes

5.3.1 Sites d'études

L'étude a été réalisée dans quatre sites au Cameroun (Figure 5.1). Le site de Mamfé est localisé dans le département de la Manyu ($5^{\circ}18' - 5^{\circ}49' \text{ N}$ et $8^{\circ}49' - 9^{\circ}7' \text{ E}$), les sites de Maan 1 et Maan 2 sont localisés dans le département de la Vallée du Ntem ($2^{\circ}10' - 2^{\circ}29' \text{ N}$ et $10^{\circ}11' - 10^{\circ}53' \text{ E}$) et le site de Boumba est situé dans le département du Haut Nyong ($3^{\circ}1' - 3^{\circ}23' \text{ N}$ et $14^{\circ}5' - 14^{\circ}31' \text{ E}$). Ces quatre sites font partie des concessions forestières sous aménagement durable gérées par les sociétés Wijma (les trois premiers) et Pallisco (le dernier). Chacune d'elle a fait l'objet d'un inventaire d'aménagement. Leurs caractéristiques sont présentées dans la Table 5.1. Au cours des trente dernières années, seul le site de Maan 2 a fait l'objet d'une exploitation en 2010.

Tab. 5.1: Caractéristiques des sites d'étude : type de dispositif, effectifs étudiés et données environnementales. Les données environnementales sont issues de : Letouzey (1985), Suchel (1988), Jones et al. (2013), WorldClim (2015).

Site	UFA ¹ (superficie en ha)	Taux d'inventaire d'aménagement (année d'exploitation)	Dispositifs d'études		Précipitation (mm/an)	Climat	Sol	Forêt
			Croissance et mortalité (effectif)	Recrutement (superficie parcelle en ha)				
Mamfé (Sud-ouest)	UFA 11 005 (81 549,60)	0.97 %	200	*	2 477	Equatorial avec mousson	Nitisols (rouge foncé)	Sempervirente guinéo-congolaise
Maan 1 (Sud)	UFA 09 021 (36 439,8)	1.11 %	214	9	1 705	Equatorial guinéen	Ferralsols (jaune)	Mixte sempervirente et semi-caducifoliée
Maan 2 (Sud)	UFA 09 024 (73 318,00)	0.61 %	150	9	1 705	Equatorial guinéen	Ferralsols (jaune)	Mixte sempervirente et semi-caducifoliée
Boumba (Est)	UFA 10 030 - 031 (118 052)	1.3 %	111	*	1 550	Equatorial guinéen	Ferralsols (rouge)	Semi-caducifoliée

¹ Unité Forestière d'Aménagement

5.3.2 Espèce cible

La présente étude est focalisée sur *Lophira alata*, un grand arbre des forêts denses humides africaines exploité en Afrique centrale. En 2008, environ 200 000 m³ de grumes ont été produits par le Cameroun et le Gabon (de Wasseige *et al.*, 2009). En Afrique centrale, l'espèce est légalement exploitée à partir d'un diamètre minimum d'exploitation (DME) variant de 60 à 80 cm, avec un cycle d'exploitation (rotation) allant de 20 à 30 ans selon les pays (Sépulchre *et al.*, 2014). Elle est souvent associée aux forêts sempervirentes, mais peut se retrouver en forêt semi-décidue, notamment le long des vallées et des grands cours d'eau (Biwolé *et al.*, 2012). Elle est rarement présente à plus de 800 m d'altitude. L'espèce tolère les sols pauvres (Veenendaal *et al.*, 1996). Les arbres fructifient dès 34 cm de diamètre et produisent régulièrement les fruits à partir de 45 cm (Doucet, 2003). Les fruits sont dispersés par le vent, certains pouvant être transportés jusqu'à 200 m du semencier. *L. alata* montre à la fois les caractéristiques d'une espèce pionnière (croissance maximale dans les éclaircissements intermédiaires, 24–43 % pleine lumière) et celles d'une espèce non pionnière (croissance positive dans les faibles éclaircissements, 1 % pleine lumière) (Biwolé *et al.*, accepté).

5.3.3 Dispositif expérimental

Le dispositif expérimental est composé de deux types de dispositifs destinés à optimiser la qualité de l'information récoltée (Picard et Gourlet-Fleury, 2008) : quatre sentiers et deux parcelles de 9 ha chacune (300 × 300 m) ont été installés entre 2008 et 2011. La vocation des sentiers est de fournir les données relatives à la croissance et à la mortalité. Les parcelles sont destinées à estimer le recrutement.

Un sentier a été installé dans chacun des quatre sites (Figure 5.1). Deux parcelles ont été localisées dans les deux sites Maan 1 et Maan 2. En raison des similitudes dans les conditions environnementales entre Maan 1 et Maan 2, les données de ces sites ont été utilisées pour évaluer l'impact de l'exploitation. La structure diamétrique de *L. alata* issue de l'inventaire d'aménagement de la société Wjima dans les deux sites Maan 1 et Maan 2 (109 757,8 ha ; au taux de sondage de 1.72 %) est donnée par la Figure 5.2.

Les données collectées dans les trois sentiers Mamfé, Maan 1 et Boumba ont quant à elles été utilisées pour tester si le patron de croissance en diamètre différait entre les sites. Au total, 676 arbres de diamètre à hauteur de poitrine (dhp) où à 30 cm au dessus des déformations ≥ 10 cm ont été suivis dans les sentiers. Ces arbres étaient répartis sur toute la gamme de diamètres (Table 5.2) conformément aux recommandations de Picard et Gourlet-Fleury (2008). Le diamètre moyen des arbres dans ces sites varie peu, de 61 à 63 cm. De 2011 à 2014, le diamètre de chaque arbre a annuellement été mesuré et la mortalité relevée. En outre, tous les nouveaux individus (dhp ≥ 5 cm) étaient recensés dans les parcelles (Figure 5.3). Enfin, en vue de quantifier l'impact de l'exploitation forestière, la surface terrière a été calculée en inventoriant en 2011 à Maan 1 et Maan 2 tous les individus, avec un diamètre à hauteur de poitrine (dhp) où à 30 cm au dessus des déformations ≥ 20 cm, de toutes les espèces dans les parcelles de recrutement.

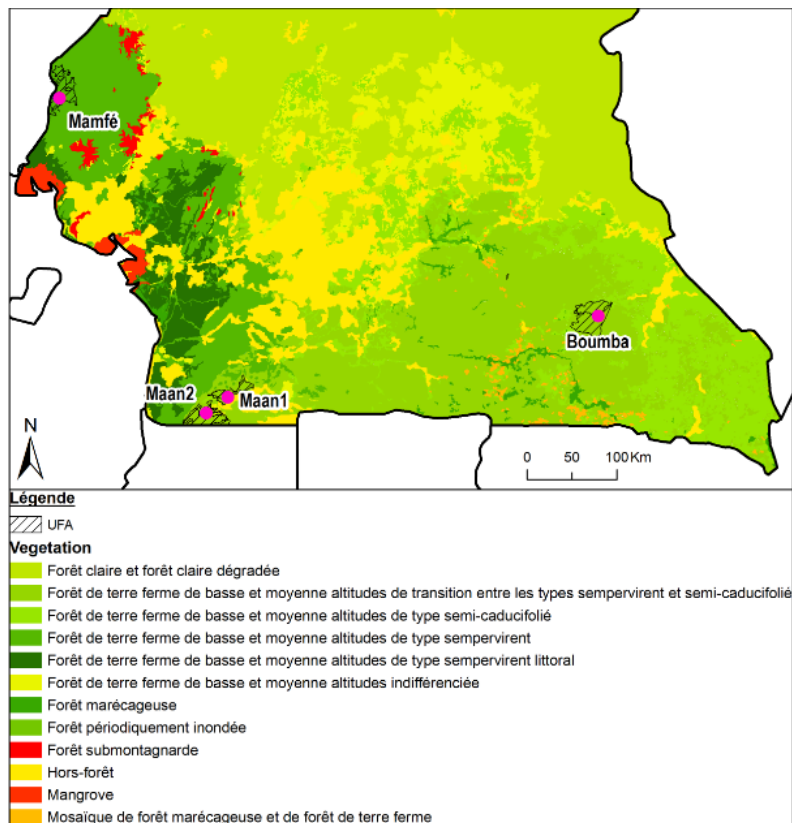


Fig. 5.1: Localisation des quatre sites d'études au sud du Cameroun et types de formations forestières

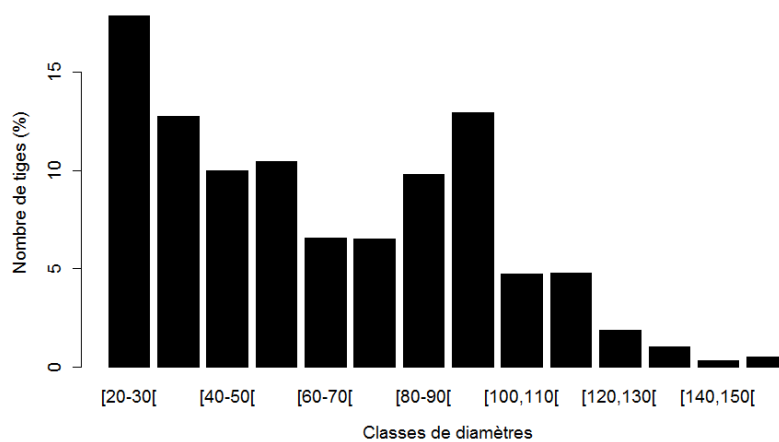


Fig. 5.2: Structure diamétrique de *L. alata* dans les concessions forestières abritant les dispositifs Maan 1 et Maan 2.

5.3.4 Analyse de l'effet du site sur la croissance

Pour vérifier si la relation qui lie la croissance au diamètre de l'arbre était influencée par les caractéristiques environnementales du site, trois types de modèle de croissance (puissance, log-normal, Korf) ont été ajustés pour chacun des trois sites situés en zone non exploitée (Figure 5.1). La formulation générale de ces modèles, exprimant l'accroissement individuel en fonction du diamètre de l'arbre, est dérivée de la fonction

log-normale (Equation 5.1) souvent utilisée pour ce type de modélisation (Obiang Engone *et al.*, 2012).

$$Acc_i = K_1 \exp \left\{ - \left[K_2 \ln \left(\frac{K_3}{D_i} \right) \right]^2 \right\} \quad (5.1)$$

où Acc_i est l'accroissement annuel moyen de l'arbre i entre 2011 et 2014, D_i le diamètre moyen de l'arbre i calculé entre 2011 et 2014, et K_1 , K_2 , K_3 sont les paramètres à estimer. K_1 correspond à l'accroissement maximal (en cm/an) des arbres, K_2 le paramètre de forme de la courbe de croissance et K_3 est le diamètre moyen (en cm) des arbres présentant cet accroissement maximal.

Nous avons sélectionné le modèle le mieux ajusté aux données de chaque site en comparant l'ajustement des trois modèles sur la base du coefficient de détermination (R^2) et du critère d'information Akaike (AIC).

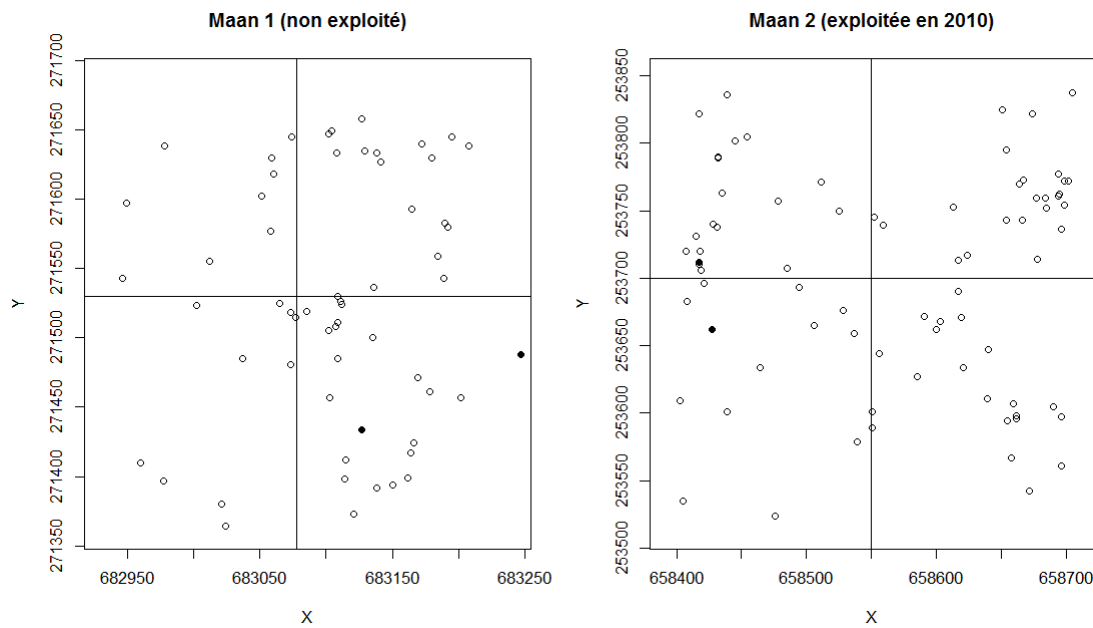


Fig. 5.3: Cartographie des arbres suivis et recrutés dans les parcelles à Maan 1 et Maan 2 au sud du Cameroun. Les points blancs correspondent aux arbres inventoriés en 2011. Les points noirs représentent les arbres recrutés ($dhp \geq 5$ cm) entre 2011 et 2014.

5.3.5 Analyse de l'effet exploitation sur la croissance

Pour tester si la croissance individuelle des arbres était affectée par l'exploitation, nous avons d'abord réalisé un test t de Student de comparaison des moyennes d'accroissement annuel des arbres entre Maan 1 et Maan 2. En outre, nous avons vérifié à l'aide d'une analyse de la variance sur le modèle log-normal de régression (Equation 5.2) si la variabilité de la croissance en fonction du diamètre différait avec l'historique d'exploitation. L'effet « exploitation » a été intégré dans le modèle en considérant la surface terrière en 2011 de la parcelle de recrutement du site où était localisé l'arbre. Le choix du modèle de régression a été orienté par les mêmes raisons que celles évoquées précédemment. L'équation de régression pour ce modèle est :

$$\ln(Acc_i) = dG_{plot} + a + b \ln(D_i) + c [\ln(D_i)]^2 \quad (5.2)$$

Tab. 5.2: Répartition des effectifs d'arbres étudiés dans les quatre sentiers d'études.

Classe de diamètre (cm)	Boumba	Maan1	Maan2	Mamfe	Total
10 - 20	20	20	28	20	88
20 - 30	10	19	28	20	76
30 - 40	10	21	19	19	69
40 - 50	10	22	24	20	76
50 - 60	10	22	17	20	69
60 - 70	10	19	22	21	72
70 - 80	10	29	7	19	66
80 - 90	10	21	1	20	51
90 - 100	10	17	2	20	49
100 - 110	10	9	2	12	33
110 - 120	1	8	1	6	16
120 - 130	0	5	1	3	8
≥ 130	0	2	0	1	3
Total	111	214	151	200	676

où Acc_i est l'accroissement annuel moyen de l'arbre i entre 2011 et 2014, D_i est le diamètre moyen de l'arbre i entre 2011 et 2014, G_{plot} est la surface terrière en 2011 de la parcelle où est localisé l'arbre i , et a , b , c et d sont les paramètres à estimer.

5.3.6 Construction du modèle matriciel de Usher

Dans cette étude, le modèle matriciel de Usher (1966) a été retenu pour modéliser l'évolution de la population d'arbres exploités après une rotation dans le site de Maan. Les propriétés du modèle de Usher sont décrites en détail dans Favrichon (1996). La population est caractérisée au temps t par un vecteur N_t correspondant au nombre d'arbres dans chaque classe de diamètre. Entre les temps t et $t + 1$, l'arbre peut soit rester vivant dans la même classe de diamètre, soit rester vivant et passer dans la classe de diamètre directement supérieure, soit mourir. Les probabilités de transition entre les états sont représentées dans la matrice de transition qui permet de prédire l'évolution temporelle de la population. La probabilité pour un arbre de passer dans la classe directement supérieure sachant qu'il est vivant a été estimée à l'aide de l'Equation 5.2 de régression (Picard *et al.*, 2008), intégrant l'effet additif de l'exploitation. Parce qu'aucune différence significative n'a été trouvée entre la mortalité et le recrutement et que chacun de ces processus n'a pas non plus révélé de différence significative entre les sites Maan 1 et Maan 2, un taux commun (turnover) de mortalité et de recrutement a été utilisé comme estimateur des taux de mortalité et de recrutement. Il correspond au ratio des moyennes de ces taux de mortalité et recrutement : $(R + M) / (N' + N)$, où R est le nombre d'arbres recrutés et M est le nombre d'arbres morts pendant la durée de suivi, N' est l'effectif d'arbres inventoriés dans les parcelles en 2014 et N le nombre d'arbres intégrés dans les sentiers en 2011. En fait, considérer un taux de turnover commun à la mortalité et au recrutement est une hypothèse neutre qui assure que la dynamique du peuplement à long terme ne sera déterminée ni par le recrutement ni par la mortalité (Picard, *comm. pers.*). L'exploitation de *L. alata* a été simulée en retirant périodiquement de l'effectif total d'arbres des

deux forêts Maan 1 et Maan 2, une proportion d'arbres à exploiter \geq DME suivant les scénarii d'exploitation explicités ci-après.

5.3.7 Scénarii d'exploitation

La législation camerounaise en matière de gestion forestière n'autorise l'exploitation de *L. alata* qu'à partir d'un DME de 60 cm. Selon la législation (Arrêté n° 222/A/MINEF/25 mai 2001 fixant les procédures d'élaboration, d'approbation, de suivi et de contrôle de la mise en oeuvre des plans d'aménagement des forêts de production du domaine forestier permanent au Cameroun), le taux de reconstitution de la population d'arbres aménagés, effectif compris entre DME et DME + 40 cm, doit être d'au moins 50 % en utilisant un accroissement de 0.35 cm au terme de la première rotation de 30 ans. Les arbres plus gros (> DME + 40 cm) étant jugés trop âgés pour pouvoir être reconstitués en une seule rotation. Dans cette étude, nous avons comparé les taux de reconstitution conformément aux normes légales avec les taux obtenus en considérant la population d'arbres à aménager égale à l'effectif \geq DME afin d'être en cohérence avec les exigences de durabilité.

Sous ces conditions, nous avons simulé l'évolution de l'effectif exploitable sur trois rotations (30, 60, 90 ans), en considérant l'accroissement prédit à l'aide de l'Equation 5.2. Le taux de reconstitution a été calculé pour la première rotation. Comme l'effet d'exploitation est supposé se maintenir sur une période de 10 ans (Bedel *et al.*, 1998), nous avons reparti cet effet potentiel sur 30 ans en ne retenant qu'un tiers. Nous avons ensuite ajusté les paramètres d'exploitation pour voir si un relèvement du DME de 60 à 70 ou 80 cm ou une diminution de l'intensité des prélèvements de 100, à 80, ou 60, ou 40 % augmentait le stock exploitable et le taux de reconstitution. Enfin, nous avons calculé le taux de croissance asymptotique de la population pour les scénarii permettant une exploitation légalement satisfaisante en vue de vérifier la durabilité de l'exploitation. Chaque scénario a été simulé 500 fois par la méthode bootstrap pour estimer un taux de reconstitution moyen et l'intervalle de confiance à 95 % associé à cette prédiction (Picard *et al.*, 2008).

Les analyses ont été réalisées avec le logiciel R (R Development Core Team 2013) à l'aide du package Nlme.

5.4 Résultats

5.4.1 Effet des conditions environnementales sur la croissance

Le modèle avec le plus faible AIC et le R^2 le plus élevé pour chaque site est le modèle log-normal (Table 5.3). Ce modèle est bien ajusté aux données (Annexe 1), c-à-d explique entre 16 et 35 % de la variabilité totale de la croissance annuelle en diamètre des arbres. Le meilleur ajustement est obtenu à Mamfé ($R^2 = 34.86\%$), suivi de Boumba (27.53 %) et de Maan 1 (16.03 %). L'écart-type résiduel du modèle est de 0,29, 0,24, 0,21 cm/an, respectivement pour le site Mamfé, Maan 1 et Boumba. La croissance annuelle prédite à Mamfé est relativement faible jusqu'à 50 cm de diamètre, comparativement aux deux autres sites (Figure 5.4). Toutefois,

ce site (Mamfé) montre la vitesse de croissance la plus élevée, elle atteint un maximum de 0,71 cm/an à 111 cm de diamètre contre 0,49 cm/an à 59 et 43 cm de diamètre respectivement à Maan et Boumba (Annexe 2).

5.4.2 Effet du diamètre et de l'exploitation sur la croissance

La surface terrière du peuplement dans les parcelles de recrutement est respectivement de 26,54 (Maan 1) et 22,26 m²/ha (Maan 2). On peut en conséquence estimer que l'exploitation s'est traduite par une réduction de la surface terrière de 4,28 m²/ha, soit 16%. Le modèle log-normal avec un effet additif de l'exploitation est bien ajusté aux données (Annexe 3), c-à-d explique 32,6% (R²) de la variabilité totale de la croissance des arbres. L'écart-type résiduel du modèle est de 0,19 cm/an. La contribution relative du diamètre et de l'exploitation à cette variation est respectivement de 21,2 et 11,6%. Le modèle sous-estime la croissance des arbres de petit diamètre (dhp ≤ 20 cm) et prédit un effet positif significatif de l'exploitation sur l'ordonnée à l'origine : pour un même diamètre, la croissance des arbres en zone exploitée est plus élevée que celle des arbres en zone non exploitée (Annexe 4). De même, l'accroissement annuel moyen des arbres varie significativement avec l'historique de l'exploitation ($t = 5,43, p < 0,001$) : les arbres situés en zone exploitée ont une meilleure croissance ($0,58 \pm 0,07$ cm) que les arbres situés en zone non exploitée ($0,38 \pm 0,03$ cm) au cours des trois années suivant l'exploitation.

Tab. 5.3: Coefficients de détermination (R²) et critères d'information Akaike (AIC) pour les trois types de modèle de régression ajustés pour *L. alata* en forêt non exploitée.

Site	Modèle log-normal		Modèle puissance		Modèle de Korf	
	R ²	AIC	R ²	AIC	R ²	AIC
Mamfé (Sud-ouest)	34,86 %	76,07	32,25 %	82,83	32,27 %	83,7
Maan 1 (Sud)	16,03 %	7,85	4,55 %	34,15	12,02 %	17,78
Boumba (Est)	27,53 %	-22,55	4,76 %	5,51	19,79 %	-11,38

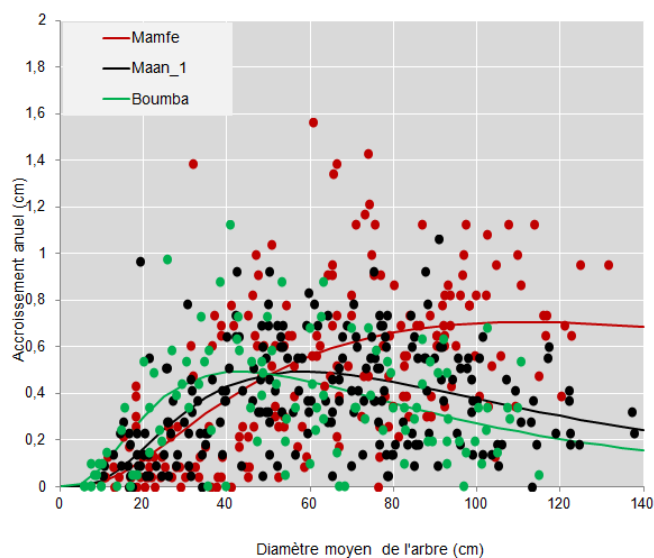


Fig. 5.4: Croissance observée (points) et prédite (lignes) de *L. alata* en fonction du diamètre des arbres dans les sites de Mamfé, Maan 1 et Boumba situés en forêt naturelle non exploitée.

Tab. 5.4: Evolution du stock exploitable sur trois rotations (30, 60, 90 ans) et du taux de reconstitution sur une rotation pour *L. alata* dans le site Maan au sud du Cameroun.
ET = écart-type, IC = Intervalle de confiance.

DME-Intensité	Année :	Stock exploitable (tiges/ha)				Taux de reconstitution (%) après une rotation selon les normes légales (DME + 40 cm)		Taux de reconstitution (%) après une rotation en considérant toutes les tiges \geq DME	
		0	30	60	90	Moyen	ET	Moyen	ET
60 – 40 %		0.569	0.369	0.191	0.147	-	-	64.92	0.82
60 – 60 %		0.569	0.298	0.141	0.102	-	-	52.58	0.79
60 – 80 %		0.569	0.228	0.108	0.073	-	-	40.16	0.76
60 – 100 %		0.569	0.157	0.087	0.054	52.05	0.72	27.79	0.82
70 – 40 %		0.444	0.296	0.158	0.123	-	-	66.75	0.86
70 – 60 %		0.444	0.241	0.119	0.091	-	-	54.36	0.86
70 – 80 %		0.444	0.186	0.093	0.070	-	-	42.06	0.83
70 – 100 %		0.444	0.131	0.076	0.055	46.18	0.74	29.63	0.81
80 – 40 %		0.330	0.238	0.136	0.097	-	-	72.30	1.07
80 – 60 %		0.330	0.197	0.104	0.075	-	-	59.86	1.01
80 – 80 %		0.330	0.156	0.083	0.061	-	-	47.43	1.07
80 – 100 %		0.330	0.116	0.069	0.050	34.88	0.52	35.10	1.08

5.4.3 Evolution de la dynamique de *L. alata* suivant différents scénarii

Une population de 504 arbres ($d_{hp} \geq 10$ cm), incluant 360 arbres vivants dans les sentiers en 2014, 136 arbres inventoriés dans les parcelles en 2011, 4 arbres morts et 4 arbres recrutés entre 2011 et 2014, a été utilisée pour calibrer le modèle de Usher. La densité initiale des tiges exploitables (tiges \geq DME) dans ces sites est de 0.57, 0.44 et 0.33 tiges/ha respectivement pour un DME de 60, 70 et 80 cm. Un taux de turnover de 0.016 a été obtenu à partir de ces données de sentiers et parcelles collectées entre 2011 et 2014.

Les simulations prédisent une diminution rapide de la densité de tiges exploitables après trois rotations, où celle-ci ne représente plus que 9 (0.05) à 26 % (0.15 tiges/ha) de la densité initiale (Table 5.4). Le relèvement du DME et la diminution de l'intensité de prélèvements entraînent une augmentation significative de la reconstitution du stock à la première rotation.

5.4.4 Simulation de l'impact à long terme de l'exploitation

L'impact à long terme de l'exploitation sur la dynamique de *L. alata* a été simulé pour les scénarii permettant de rencontrer les normes légales (Table 5.4). Les prédictions du modèle indiquent que le stock exploitable va continuer de diminuer au fil du temps (Figure 5.5). Les valeurs prédites pour le taux de croissance asymptotique de 0.895 à 0.961 (Annexe 5) sont inférieures à la valeur (1.0) attendue pour une population en équilibre et suggèrent une reconstitution insuffisante de la population pour les scénarii les plus favorables.

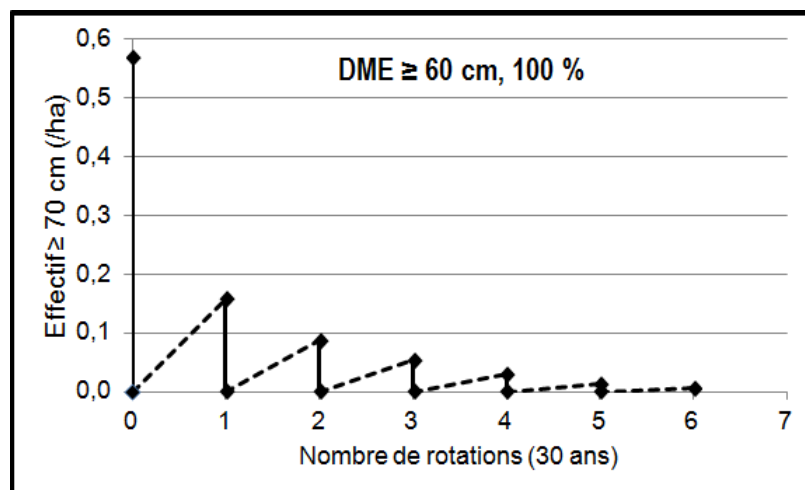


Fig. 5.5: Evolution du stock exploitable sur six rotations pour le scénario le plus favorable : DME \geq 60 cm et intensité de prélèvement = 100%.

5.5 Discussion

Dans cette étude, nous avons montré que la croissance en diamètre des arbres est influencée à la fois par les conditions locales du site et l'exploitation. Ce résultat confirme l'importance des données spécifiques et

locales dans l'aménagement forestier (Therrell *et al.*, 2007). En outre, nos simulations indiquent que, malgré le respect de la législation, l'exploitation de *L. alata* n'est pas soutenable sur le moyen et long terme.

5.5.1 Un patron de croissance reflétant une adaptation locale

Nous avons trouvé que les arbres de forêt sempervirente (Mamfé) ont un patron de croissance en fonction du diamètre qui diffère significativement de celui des arbres de forêts mixte (Maan 1) et semi-décidue (Boumba). Les arbres avec un dhp ≤ 50 cm ont montré une plus faible croissance à Mamfé comparativement aux autres sites, tandis que le taux de croissance maximum prédit (0.71 cm/an) dans ce site était le plus élevé et le plus soutenu. Ces différences peuvent s'expliquer par les conditions environnementales des sites (Dauber *et al.*, 2005). La répartition de *Lophira alata* est en effet déterminée par la pluviométrie et la capacité de rétention en eau du sol (Veenendaal *et al.*, 1996; Dupuy, 1998). Il est reporté que les plus fortes densités sont rencontrées dans les sites où la pluviométrie est supérieure à 2600 mm par an, et que cette abondance diminue avec l'augmentation de la capacité de rétention en eau du sol (Poorter, 2004). La meilleure croissance observée à Mamfé pourrait ainsi être due aux précipitations annuelles (Maharjan *et al.*, 2011), plus élevées dans cette région (3000 mm) que dans les deux autres sites : 1700 mm à Maan 1 et 1500 mm à Boumba (Gillet et Doucet, 2013). Toutefois, ces pluviométries totales pourraient cacher l'influence d'autres facteurs climatiques tels que la saisonnalité et la durée et l'intensité de la saison sèche (Bongers *et al.*, 1999). *L. alata* est connu comme une espèce qui manifeste une forte sensibilité à la sécheresse saisonnière (Veenendaal *et al.*, 1996), ce qui expliquerait sa présence dans le site Boumba uniquement aux bords des grands cours d'eau (Biwolé *et al.*, 2012). La croissance de *L. alata* pouvant également être corrélée avec les conditions édaphiques à l'instar des observations réalisées à Korup au Cameroun (Gartlan *et al.*, 1986) et à Mbaiki en RCA (Gourlet-Fleury *et al.*, 2011; Fayolle *et al.*, 2012), les meilleures performances étant étonnement reportées sur des sols peu fertiles (Veenendaal *et al.*, 1996). Dans le site Mamfé, le sol est dominé par des nitisols riches en éléments nutritifs tandis que les deux autres sites sont marqués par des ferralsols avec une faible proportion des éléments altérables (Jones *et al.*, 2013). Il est donc possible que la disponibilité en eau aurait un rôle plus prépondérant sur la croissance de *L. alata* entre nos trois sites (Gourlet-Fleury *et al.*, 2011). En outre, il n'est pas impossible que les exigences édaphiques de l'espèce diffèrent en fonction du stade de développement.

5.5.2 Une durabilité compromise à long terme

Nous avons montré que la croissance en diamètre des arbres est positivement affectée par l'exploitation. Si l'accroissement en zone non exploitée (0.38 ± 0.03 cm) est conforme à celui préconisé par la législation (0.35 cm), celui observé en zone exploitée est supérieur (0.58 ± 0.07 cm), ce qui confirme l'effet stimulant de l'exploitation sur la croissance résiduelle des arbres (Bedel *et al.*, 1998; Peña-Claros *et al.*, 2008). En outre, nos simulations montrent que l'exploitation de *Lophira alata* telle qu'elle est réalisée au Cameroun n'est pas soutenable sur le long terme. En effet, bien que le stock reconstitué durant la première rotation soit légale-

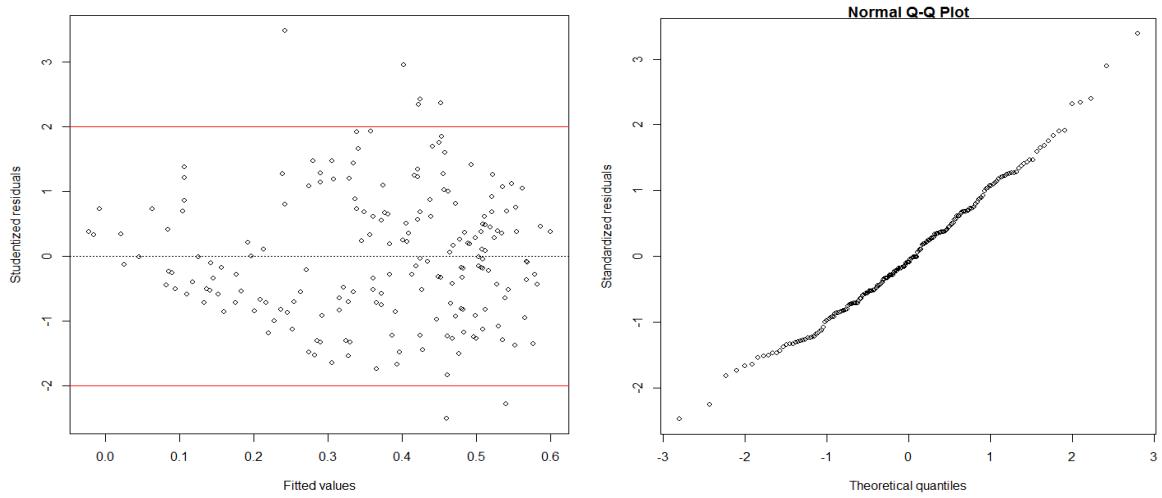
ment satisfaisant, la densité des tiges exploitables ne représente plus que 9 % de la densité initiale disponible au terme de la troisième rotation. Le relèvement du diamètre minimum d'exploitation et la diminution de l'intensité de prélèvements ont significativement amélioré la reconstitution du stock à l'issue la première rotation. L'analyse des taux de croissance asymptotique indique que cette absence de durabilité se maintient au fil du temps, confirmant ainsi les valeurs préoccupantes reportées pour d'autres bois d'œuvre (*Entandrophragma cylindricum*, *Triplochiton scleroxylon*) en Afrique centrale (Karsenty et Gourlet-Fleury, 2006).

5.6 Conclusion

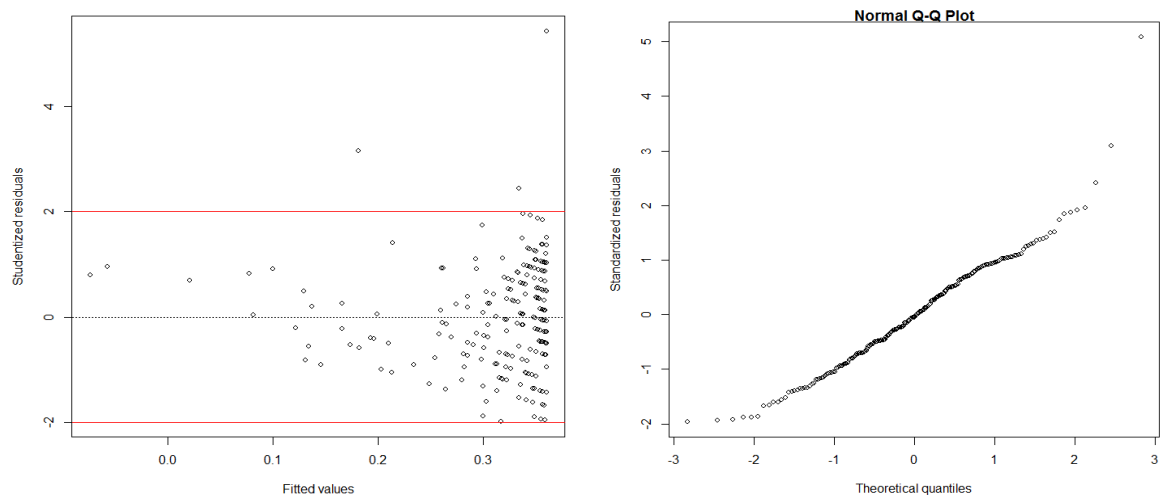
Bien que les résultats obtenus puissent être améliorés en analysant la variabilité temporelle des autres paramètres démographiques, notamment la mortalité et le recrutement, deux enseignements majeurs peuvent être tirés. Premièrement, l'effet du site sur la croissance des arbres met en évidence le rôle décisif des conditions environnementales en particulier la disponibilité en eau sur la dynamique de *L. alata*, et l'importance des données locales dans l'aménagement forestier. Deuxièmement, comme la plupart des espèces héliophiles (Delcamp, 2007), *L. alata* réagit positivement à l'exploitation forestière, ce qui indique que son déclin peut être atténué par une sylviculture dynamique. Une telle sylviculture pourrait reposer sur deux piliers : (i) l'éclaircie et (ii) la stimulation de la régénération. En terme d'éclaircies, Gourlet-Fleury *et al.* (2013) ont montré dans une forêt dense humide en RCA qu'elle peut accélérer la croissance et la survie des futures arbres exploitables et aurait un impact positif après deux rotations. L'appui à la régénération pourrait reposer sur le recrutement des semis préexistants ou de la régénération établie durant l'exploitation (Doucet, 2003), ou encore par des enrichissements forestiers (Grogan *et al.*, 2014). Cette dernière approche, implémentée depuis quelques années dans les concessions forestières au Cameroun, commence à donner des résultats encourageants (Doucet *et al.*, 2009; Ouédraogo *et al.*, 2014; Fayolle *et al.*, 2015) et méritent d'être testée pour *L. alata*, espèce phare de l'exploitation des forêts sempervirentes d'Afrique centrale.

5.7 Annexes

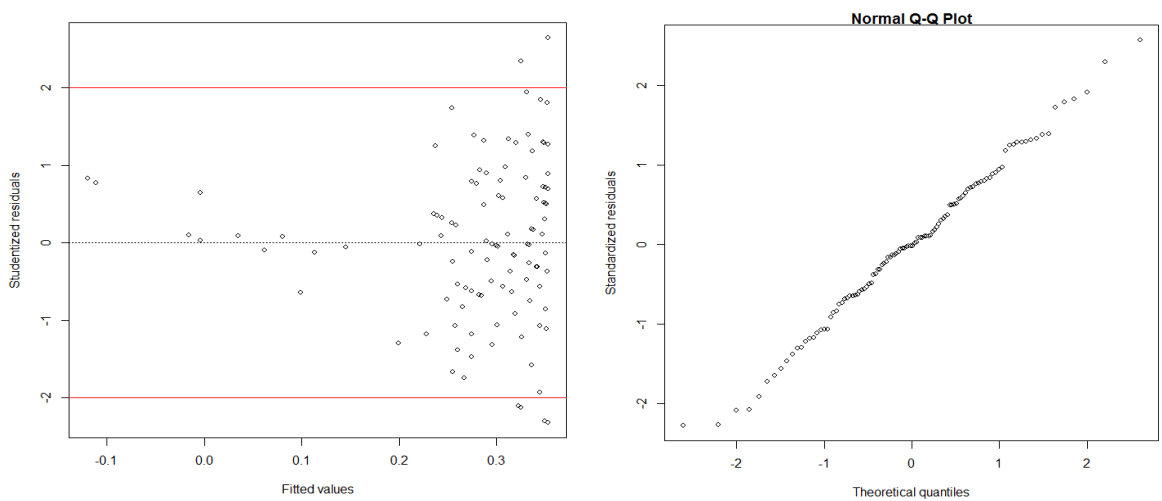
Annexe 1a. Résultats de l'analyse des résidus du modèle log-normal pour *L. alata* dans le site Mamfé.



Annexe 1b. Résultats de l'analyse des résidus du modèle log-normal pour *L. alata* dans le site Maan 1.



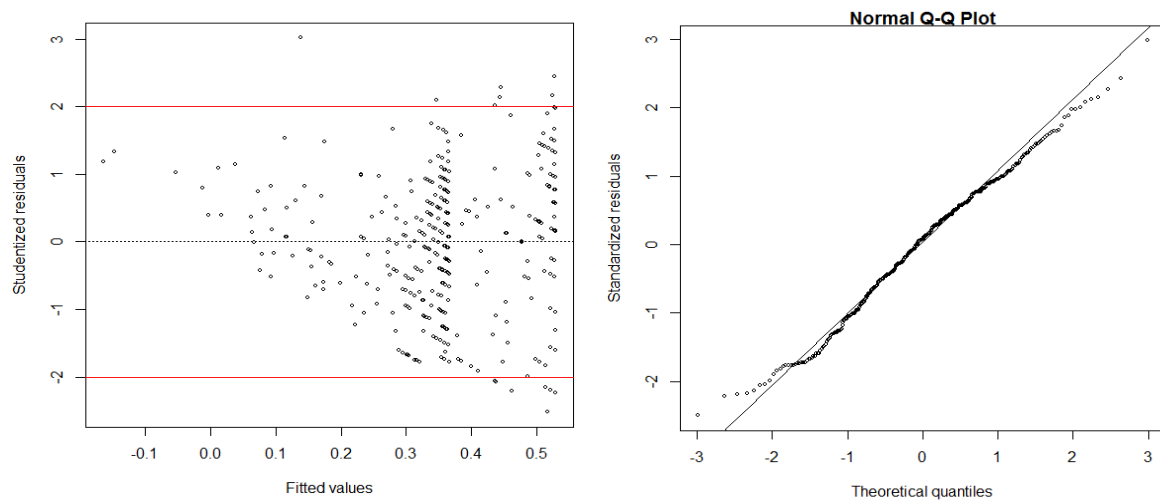
Annexe 1c. Résultats de l'analyse des résidus du modèle log-normal pour *L. alata* dans le site Boumba.



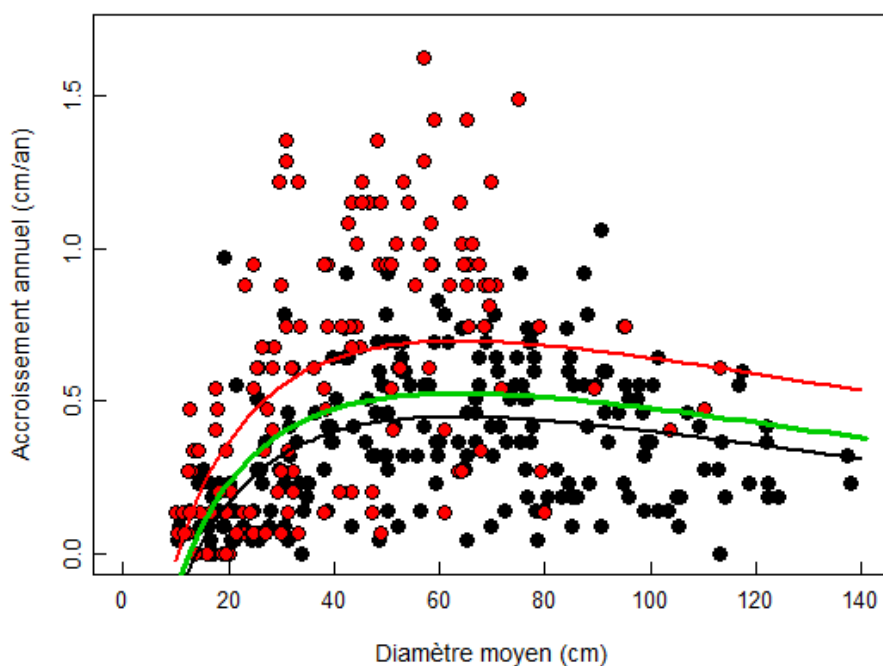
Annexe 2. Valeurs des paramètres du modèle log-normal de régression pour *L. alata* dans les trois sites Mamfé, Maan 1 et Boumba, exprimé selon la formulation générale présentée dans l'Equation 5.1. K_1 , K_2 , K_3 , sont les coefficient du modèle.

Paramètres	Estimation	Erreur standard	<i>t</i> value	Pr (> <i>t</i>)
Mamfe				
K_1	0.70687	0.04954	14.268	< 0.001
K_2	0.77833	0.15284	5.093	< 0.001
K_3	111.40397	26.25066	4.244	< 0.001
Maan 1				
K_1	0.49315	0.02624	18.797	< 0.001
K_2	0.97317	0.10867	8.955	< 0.001
K_3	58.69170	3.52022	16.673	< 0.001
Boumba				
K_1	0.49389	0.03678	13.428	< 0.001
K_2	0.91393	0.11322	8.072	< 0.001
K_3	43.13873	3.25541	13.251	< 0.001

Annexe 3. Résultats de l'analyse des résidus du modèle log-normal de régression avec un effet additif de l'exploitation pour *L. alata*.



Annexe 4. Variation de la croissance observée (points) et prédite (lignes) de *L. alata* en fonction du diamètre respectivement en zone exploitée (couleur rouge) et non exploitée (couleur noire) dans le site de Maan.



Annexe 5 Taux de reconstitution à 30 ans (% N0) pour les scénarii conformant à la législation et Taux de croissance asymptotique correspondant (%).

DME-Intensité	Taux de reconstitution à 30 ans (% N0)			Taux de croissance asymptotique (%)		
	Moyenne	ET	IC à 95 %	Moyenne	ET	IC à 95 %
60 – 40 %	64,92	0,82	63,38 - 66,54	92,24	0,32	91,67 - 92,90
60 – 60 %	52,58	0,79	51,08 - 54,06	89,51	0,46	88,56 - 90,37
70 – 40 %	66,75	0,86	65,06 - 68,49	94,49	0,24	94,01 - 94,91
70 – 60 %	54,36	0,86	52,67 - 56,07	92,67	0,32	92,05 - 93,27
80 – 40 %	72,30	1,07	70,18 - 74,49	96,10	0,18	95,72 - 96,41
80 – 60 %	59,86	1,01	58,05 - 61,74	94,86	0,24	94,41 - 95,29

6 Synthèse générale et perspectives



L'étude de l'écologie de *L. alata*, un bois d'oeuvre de grande valeur commerciale en Afrique centrale a été le sujet central de cette thèse. L'approche développée se voulait innovante et pluridisciplinaire en combinant anthracologie, archéologie, écologie et modélisation. De telles études demeurent malheureusement rares dans le Bassin du Congo, où pourtant l'exploitation du bois d'oeuvre représente un enjeu économique considérable. En effet, cette activité contribue entre 4 et 6 % au produit intérieur brut des pays et représente parfois jusqu'à 21 % des recettes d'exportation. Ce dernier chapitre dresse le bilan des principaux résultats et propose des perspectives pour des futures recherches en vue de définir des stratégies de gestion durable.

6.1 Retour sur les quatre questions de recherche

Existe-il une littérature suffisante sur l'autécologie de *L. alata* permettant de développer une stratégie de gestion spécifique pour cette importante ressource ?

Le chapitre 2 a été consacré à cette problématique. A travers une synthèse bibliographique, nous avons établi un profil écologique détaillé de *L. alata* et dégagé les aspects qui méritent davantage d'investigations. Selon l'IUCN, le devenir de *L. alata* serait préoccupant en raison de la diminution drastique de ses populations due à une exploitation excessive de son bois. Toutefois les connaissances se sont avérées être lacunaires tant en termes d'écologie fondamentale, notamment dans les domaines de la biologie de reproduction et de la diversité génétique des populations, que dans le rôle des facteurs environnementaux (climat et sol) et historiques sur la distribution et la dynamique de l'espèce. Des déficits locaux de régénération, dus probablement au tempérament héliophile de l'espèce et aux passés anthropiques différents des zones d'études sont fréquemment évoqués. Il en résulte que des informations clés pour l'aménagement forestier font cruellement défaut, notamment : les diamètres minimum et régulier de fructification, les besoins en lumière aux différents

stades de développement et plus généralement la dynamique des populations (croissance, mortalité, recrutement). Alors que *L. alata* fait partie des bois d'oeuvre les plus exploités en Afrique centrale, cette synthèse débouche sur un questionnement quant à la durabilité de son exploitation et à sa sylviculture. En effet, avec une connaissance écologique partielle, il paraît illusoire de proposer un mode de gestion assurant à la fois la rentabilité économique et la durabilité écologique de ses populations.

Quel a été l'impact des perturbations humaines passées sur la dynamique de L. alata dans les forêts denses humides sempervirentes du littoral atlantique au sud du Cameroun ?

Comme nous l'avons souligné dans le chapitre 1, la canopée des forêts denses humides d'Afrique centrale se caractérise par l'abondance d'arbres héliophiles appartenant à plusieurs espèces, ce qui indiquerait que des conditions favorables pour leur régénération ont jadis prévalu. Aujourd'hui, ce ne serait plus le cas au regard de la structure démographique de leurs populations, laquelle témoigne des déficits de régénération. L'installation de ces espèces en forêt dense humide suggère des ouvertures importantes et durables du couvert forestier. De tels événements auraient pu survenir lors des changements climatiques et/ou des perturbations anthropiques d'ampleur. Actuellement, le risque de diminution des populations de ces arbres est accru par le fait qu'elles constituent la majorité des bois d'oeuvre exploités. C'est typiquement le cas de *L. alata* un des plus importants bois d'oeuvre d'Afrique centrale, jugé vulnérable par l'IUCN. Bien que particulièrement abondant dans la forêt littorale atlantique au Cameroun, un ralentissement de sa régénération est perceptible (Chapitre 2). Parmi les hypothèses émises pour expliquer cette observation, le rôle crucial de l'homme a été évoqué (Letouzey, 1985). Nous avons vérifié cette hypothèse en quantifiant l'impact anthropique passé sur la composition de ces forêts. Il s'avère que le sol forestier regorge d'un faisceau d'indices (fragments de poterie, noix de palme et charbons de bois) qui témoigne d'une occupation humaine et des feux généralisés entre 2200 et 1500 ans BP, et plus récemment, il y a trois siècles. L'âge des événements les plus récents semble coïncider avec l'âge probable des grands spécimens de *L. alata*. Bien que Vleminckx *et al.* (2014) n'ont trouvé aucune relation entre l'abondance des charbons de bois, reflétant ces anciennes activités d'agriculture, et la composition floristique des forêts, probablement à cause de l'uniformité de l'impact de ces perturbations, des processus de pédo-perturbation ou de la prévalence d'autres facteurs environnementaux, un tel résultat a néanmoins une implication certaine dans la gestion forestière dans la mesure où il tend à soutenir le rôle moteur des perturbations anthropiques sur la dynamique de *L. alata*. Il est intéressant de noter que les deux périodes d'occupation humaine mises en évidence dans cette étude coïncident avec les deux dernières vagues migratoires des agriculteurs Bantous dans la forêt dense humide d'Afrique centrale (Morin-Rivat *et al.*, 2014; Oslisly *et al.*, 2013b). Leur sédentarisation il y a trois siècles (Oslisly *et al.*, 2013b) aurait mis un terme à la possibilité de l'espèce de profiter des anciennes défriches pour se régénérer. En effet, en raison de son caractère supposé héliophile, *L. alata* est considéré comme une espèce colonisatrice (White et Abernethy, 1996), dont le recrutement exigerait des ouvertures plus larges que les trouées naturelles (van Gemerden *et al.*, 2003). Selon Reynaud-Ferrera et Maley (1994), de telles ouvertures pourraient également résulter des variations du climat, dont la dernière phase d'assèchement importante du climat serait survenue au début du 18^e siècle (Ngomanda *et al.*, 2007; Maley et Vernet, 2013). Il paraît donc possible de maintenir voir d'augmenter les densités de *L. alata* dans les forêts de production par des interventions sylvicoles simulant ces anciennes perturbations. Toutefois, une telle approche doit reposer sur une évaluation précise de ses besoins en lumière. La réponse à notre troisième question s'est donc avérée essentielle.

Quel est la réponse de la croissance des semis de *L. alata* à la variation des conditions environnementales, en particulier de l'éclairement ?

Le chapitre 4 a donc été consacré à l'évaluation des besoins en lumière de *L. alata* afin de préciser son tempérament et mieux définir sa stratégie de régénération. Nous avons étudié pendant deux ans en conditions contrôlées la réponse de la croissance des semis à plusieurs conditions d'éclairement. Il s'avère que *L. alata* présente à la fois les caractéristiques d'une espèce pionnière et celles d'une espèce non pionnière. En effet, à de faibles éclaircissements (1 % de pleine lumière), la mortalité des plants était très faible et la biomasse n'a montré aucun signe de diminution, un comportement davantage observé chez les espèces non pionnières, pouvant se maintenir dans le sous-bois. Par contre, la réponse des traits foliaires et des patrons d'allocation de la biomasse, ainsi que la croissance maximale des plants dans les éclaircissements intermédiaires (23 – 43 % de pleine lumière) et élevés (100 %) étaient caractéristiques des espèces pionnières. A la lumière de ces résultats, deux paramètres : le taux de croissance dans les faibles éclaircissements et l'éclaircissement permettant une croissance maximale, nous paraissent être les plus pertinents pour objectiver tant notre compréhension des besoins en lumière des espèces d'arbres tropicaux que des systèmes de classification de leur tolérance à l'ombrage. Il s'agit là d'un sujet de préoccupation majeure en écologie tropicale (Swaine et Whitmore, 1988). En plus, la connaissance des éclaircissements permettant une croissance maximale lève un pan du voile sur les exigences écologiques de l'espèce. Nous avons également trouvé que *L. alata* montre une certaine adaptation locale dans ses habitats. Combinée à un avantage compétitif sur les sols pauvres (Veenendaal *et al.*, 1996), cette espèce pourrait ainsi être un bon candidat pour la restauration des sites dégradés.

Comment évolue la dynamique de *L. alata* au sud du Cameroun et quel est l'impact de l'exploitation ?

Le Chapitre 5 s'est d'abord attelé à tester l'effet des conditions environnementales sur le patron de croissance des arbres, puis à modéliser et à prédire la dynamique de *L. alata* après exploitation. Nous avons trouvé que la croissance des arbres est affectée à la fois par les conditions du site et l'effet de l'exploitation. Les arbres de forêt sempervirente ont un patron de croissance qui diffère significativement de celui des arbres de forêts mixte et semi-décidue. Ces différences de croissance pourraient résulter de l'influence de divers facteurs tant édaphiques que climatiques, en particulier la capacité de rétention en eau du sol et la pluviométrie (Bongers *et al.*, 1999; Dauber *et al.*, 2005; Therrell *et al.*, 2007). En outre, malgré l'effet simulant de l'exploitation, il s'avère que l'exploitation de *L. alata* n'est pas soutenable à long terme. Le stock reconstitué ne représentait plus que 18 à 26 % de la densité initiale de tiges exploitables après trois rotations. L'analyse des taux de croissance asymptotique indique que cette absence de durabilité se maintient sur le long terme. Des résultats aussi préoccupants ont été reportés pour d'autres bois d'oeuvre en Afrique centrale (Karsenty et Gourlet-Fleury, 2006) et sont souvent expliqués par une faible régénération (Picard *et al.*, 2008).

Bien que ces résultats puissent être améliorés en analysant la variabilité temporelle des autres paramètres démographiques (mortalité et recrutement), deux enseignements majeurs méritent d'être soulignés. Premièrement, l'effet du site sur la croissance en diamètre des arbres met en évidence l'importance des conditions environnementales sur la dynamique de l'espèce et confirme le besoin des données spécifiques et locales dans l'aménagement forestier (Groenendijk *et al.*, 2014). Les changements climatiques pourraient négativement influencer la dynamique des populations de *L. alata*. En effet, les hypothèses actuelles (Lewis *et al.*, 2004) semblent prédire une plus grande saisonnalité du climat, laquelle serait favorable à l'extension des

forêts semi-décidues, moins propices au développement de l'espèce. Deuxièmement, le fait que *L. alata* ait réagi positivement à l'exploitation indique que son déclin peut être atténué par une sylviculture dynamique. Une telle sylviculture pourrait reposer sur deux piliers : (i) l'éclaircie et, (ii) la stimulation de la régénération. La dernière approche, implémentée depuis quelques années dans les concessions forestières au Cameroun, commence à donner des résultats encourageants (Doucet *et al.*, 2009; Ouédraogo *et al.*, 2014; Fayolle *et al.*, 2015).

6.2 Conclusions et perspectives

Cette thèse nous a permis d'avoir une meilleure compréhension des conditions de régénération et de croissance, ainsi que de la dynamique de *L. alata* après exploitation, deux aspects qui nous paraissent capitales pour améliorer les stratégies de gestion durable de ses populations. Ce résultat est encourageant et conforte les conclusions de Debroux (1998) qui a montré l'intérêt des études ciblées sur une espèce pour mieux comprendre son fonctionnement et en déduire des règles spécifiques de sylviculture. Toutefois, une seule thèse sur ce sujet ne saurait apporter toutes les réponses aux divers aspects méconnus de l'écologie de *L. alata*.

Plusieurs études nous paraissent donc indispensables pour affiner nos conclusions. Il s'agit premièrement de la phénologie de la reproduction. Divers auteurs ont souligné l'influence des variations climatiques (température, pluviométrie, humidité, etc.) sur le cycle de floraison et de fructification des espèces d'arbres des forêts denses humides d'Afrique centrale (Hecketsweiler, 1992; Mapongmetsem *et al.*, 1998). Concernant *L. alata*, il faudrait vérifier (i) si la floraison conduit systématiquement à la production de fruits matures avec la même intensité suivant les années, ou au contraire, à des fructifications abondantes et espacées dans le temps, (iii) si le déclenchement de cet éventuel épisode de reproduction en masse est lié à la perception d'un signal climatique, et (iv) si l'exploitation permet le maintien d'un nombre suffisant de semenciers assurant le remplacement préalable des arbres exploités. Les dispositifs que nous avons mis en place en 2011, et qui font l'objet d'un suivi régulier, permettraient de répondre à ces questions et clarifier ainsi l'adéquation entre l'autécologie de l'espèce et son exploitation dans les forêts de production du sud du Cameroun.

Par ailleurs, bien que l'étude sur le tempérament des semis ait permis de mieux comprendre le rôle essentiel de la lumière sur le succès de la régénération, nous n'avons pu étudier l'influence d'autres facteurs biotiques et abiotiques structurant la survie des plantules, notamment la prédation des graines par des agents tels que des rongeurs et larves de coléoptère, l'efficacité de la dispersion anémochore des fruits et l'influence de la compétition locale de la végétation concurrente sur le succès d'installation de semis.

Notre étude relative à la réponse à la lumière des semis a mis en exergue des comportements différents entre provenances, qui suggèrent une adaptation locale de l'espèce aux conditions environnementales des sites étudiés. Cette observation pourrait traduire l'existence de taxons (sous-espèces, variétés) distincts. Aussi, il serait intéressant, pour clarifier cette hypothèse, de caractériser l'importance des relations phylogénétiques et phylogéographiques chez *L. alata* afin de mieux comprendre sa diversification, aussi bien en termes d'intensité que d'organisation spatiale. Une telle étude a récemment été initiée par Staquet (2013) qui a observé l'absence de différenciation génétique entre les populations que nous avons testées dans le présent essai de provenances d'azobé. Rappelons toutefois que l'étude génétique a été effectuée à l'aide de marqueurs

neutres qui ne reflètent pas automatiquement les évolutions physiologiques locales. De façon plus surprenante, l'étude de Staquet (2013) permet de suspecter l'existence d'une seconde espèce forestière de *Lophira* restreinte à l'Ouest du Gabon. Ce résultat est inattendu dans la mesure où la littérature ne fait cas d'aucune différenciation morphologique des populations dans la zone concernée. Si cela venait à être confirmé par des investigations supplémentaires (génétique, caractérisation du bois), les *Lophira* dans la zone forestière constitueraient des espèces cryptiques, et cela remettrait en cause les politiques d'aménagement et d'exploitation de ces espèces. En particulier, la durabilité d'un tel taxon Ouest-Gabonais sous l'effet de l'exploitation forestière devra être révisée car il pourrait présenter nombre des critères de vulnérabilité de l'IUCN.

En outre, les conclusions sur l'analyse de l'effet des conditions des sites sur la croissance des arbres pourraient être affinées en étudiant par exemple plus précisément l'effet de la variabilité des facteurs climatiques sur cet important paramètre démographique. A cet effet, nous pourrions mettre à profit les données de croissance mensuelle issues du suivi des bandes dendrométriques installées depuis trois ans dans les deux principaux sites d'études (Maan et Mamfé) présentant des climats contrastés. Par ailleurs, comme l'ont montré Obiang Engone *et al.* (2012) au Gabon, il serait également intéressant d'intégrer l'influence de la compétition locale et de l'accès à la lumière des individus pour mieux caractériser la réponse de la croissance des arbres.

Comme nous l'avons souligné précédemment, l'analyse de l'impact de l'exploitation forestière sur la dynamique de renouvellement de *L. alata* au sud du Cameroun pourrait être affinée avec des données mesurées sur une période plus longue pour mieux cerner l'ensemble des réactions de croissance, de mortalité et de recrutement de l'espèce, qui varient généralement pour une espèce donnée avec le temps (Delcamp, 2007). Les prédictions du modèle matriciel développé pourraient également être améliorées en considérant l'effet de densité-dépendance, car la croissance de *L. alata* peut être affectée par les caractéristiques du peuplement, notamment la densité et la surface terrière (Obiang Engone *et al.*, 2012).

A terme, des tests sylvicoles spécifiques dans les forêts de production s'avèrent indispensables pour favoriser la croissance et la régénération, permettant ainsi de remédier au déficit de reconstitution et de régénération fréquemment évoqué pour *L. alata* dans les forêts sempervirentes du Cameroun. Des éclaircies au profit des tiges d'avenir pourraient être réalisés au sein de parcelles expérimentales à l'instar des ceux réalisés par le CIRAD à Mbaiki en République Centrafricaine (Gourlet-Fleury *et al.*, 2013; Ouédraogo *et al.*, 2011). En termes de régénération, Doucet *et al.* (2009) ont montré, au sud du Cameroun, qu'une solution efficace pouvait consister au regarnissage des trouées d'abattage dans les forêts de production avec des plants des espèces héliophiles issus de pépinière. Bourland (2013) mentionne également des essais de réhabilitation de larges pans de forêt dégradée avec des plants des espèces héliophiles dans ces mêmes forêts. Nous avons par ailleurs relevé dans ce travail que ces démarches commencent à montrer des résultats encourageants (Ouédraogo *et al.*, 2014; Fayolle *et al.*, 2015). Au regard de nos conclusions sur les besoins en lumière de *L. alata*, de tels essais pourraient être appliqués à l'espèce dans nos sites d'études avec un suivi sur le long terme permettant de valider les interventions sylvicoles les plus adaptées à son maintien.

Bibliographie

- ACHARD, F., EVA, H. D., STIBIG, H.-J., MAYAUX, P., GALLEGGO, J., RICHARDS, T. et MALINGREAU, J.-P. (2002). Determination of deforestation rates of the world's humid tropical forests. *Science*, 297(5583):999–1002.
- AFRIPOP (2013). AFRIPOP project [online]. Available from <http://www.worldpop.org.uk/data/summary/?-contselect=Africa & countselect=Cameroon & typeselect=Population> [accessed 1 Oct. 2013].
- AGYEMAN, V., SWAINE, M. et THOMPSON, J. (1999). Responses of tropical forest tree seedlings to irradiance and the derivation of a light response index. *Journal of Ecology*, 87(5):815–827.
- AGYEMAN, V., SWAINE, M., THOMPSON, J., KYEREH, B., DUAH-GYAMFI, A., FOLI, E. et ADU-BREDU, S. (2010). A comparison of tree seedling growth in artificial gaps of different sizes in two contrasting forest types. *Ghana J. Forestry*, 26:14–40.
- AKINDELE, S. et LEMAY, V. (2006). Development of tree volume equations for common timber species in the tropical rain forest area of Nigeria. *Forest Ecology and Management*, 226(1):41–48.
- ALEXANDRE, P. (1965). Proto-histoire du groupe beti-bulu-fang : essai de synthèse provisoire. *Cahiers d'études africaines*, 5(20):503–560.
- ANHUF, D., LEDRU, M.-P., BEHLING, H., DA CRUZ, F., CORDEIRO, R., Van der HAMMEN, T., KARMANN, I., MARENGO, J., DE OLIVEIRA, P. et PESSEDA, L. (2006). Paleo-environmental change in Amazonian and African rainforest during the LGM. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 239(3):510–527.
- ANONYME (1954). *Monographie de Azobé, Lophira procera A.Chev.* Centre Technique Forestier Tropical.
- ANONYME (1976). Azobé. *Bois Forêts Trop.*, 170:35–50.
- ANONYME (2005). Évaluation des ressources forestières nationales du Cameroun, 2003-2004. Report, Ministère des Forêts et de la Faune du Cameroun ; FAO.
- ATIBT (2006). *La lettre de l'ATIBT N° 24 : statistiques 2005.* Association Technique Internationale des Bois Tropicaux (ATIBT).
- ATIBT (2007). Etude sur le plan pratique d'aménagement des forêts naturelles de production tropicales africaines : application au cas de l'Afrique centrale : premier volet 1 : production forestière. Report, ATIBT.
- ATIBT (2008). *La lettre de l'ATIBT N° 28 : statistiques 2007.* Association Technique Internationale des Bois Tropicaux (ATIBT).
- ATIBT (2010). *La lettre de l'ATIBT N° 32 : statistiques 2009.* Association Technique Internationale des Bois Tropicaux (ATIBT).

- AUBRÉVILLE, A. (1959). *La flore forestière de la Côte d'Ivoire*, volume 2^{éd.}. Centre Technique Forestier Tropical.
- BAKER, T. R., SWAINE, M. D. et BURSLEM, D. F. (2003). Variation in tropical forest growth rates : combined effects of functional group composition and resource availability. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 6(1):21–36.
- BAKER, W. J. et COUVREUR, T. L. (2013). Global biogeography and diversification of palms sheds light on the evolution of tropical lineages. ii. Diversification history and origin of regional assemblages. *Journal of Biogeography*, 40(2):286–298.
- BAMPS, P. (1967). *Flore du Congo, du Rwanda et du Burundi : Spermatophytes, Ochnaceae*. Jardin Botanique National de Belgique.
- BAMPS, P. (1970). Répartition géographique du genre *Lophira* Banks ex Gaertn.(Ochnaceae). *Bulletin du Jardin botanique national de Belgique*, pages 291–294.
- BARALOTO, C., GOLDBERG, D. E. et BONAL, D. (2005). Performance trade-offs among tropical tree seedlings in contrasting microhabitats. *Ecology*, 86(9):2461–2472.
- BARTON, H., DENHAM, T., NEUMANN, K. et MANUEL, A.-K. (2012). Long-term perspectives on human occupation of tropical rainforests : An introductory overview. *Quaternary International*, 249:1–3.
- BAYOL, N., ANQUETIL, F., BILE, C., BOLLEN, A., BOUSQUET, M., CASTADOT, B., CERRUTI, P., KONGAPE, J. A., LEBLANC, M. et LESCUYER, G. (2014). Les forêts du Bassin du Congo. Etat des forêts 2013. In de WASSEIGE, C., FLYNN, J., LOUPPE, D., HIOL HIOL, F. et MAYAUX, P., éditeurs : *Les forêts du Bassin du Congo. Etat des forêts 2013*, chapitre Filière bois d'œuvre et gestion des forêts naturelles : les bois tropicaux et les forêts d'Afrique centrale face aux évolutions des marchés. Weyrich, Belgique.
- BAYOL, N. et BORIE, J.-M. (2004). Itinéraires techniques d'aménagement des forêts de production en Afrique centrale. *Bois et forêts des tropiques*, 281(3):35–49.
- BAYON, G., DENNIELOU, B., ETOUBLEAU, J., PONZEVERA, E., TOUCANNE, S. et BERMELL, S. (2012a). Intensifying Weathering and Land Use in Iron Age Central Africa. *Science*, 335:5.
- BAYON, G., DENNIELOU, B., ETOUBLEAU, J., PONZEVERA, E., TOUCANNE, S. et BERMELL, S. (2012b). Response to Comments on "Intensifying Weathering and Land Use in Iron Age Central Africa". *Science*, 337:4.
- BEDÉL, F., Durrieu de MADRON, L., DUPUY, B., FAVRICHON, V., MAÎTRE, H. F., BAR-HEN, A. et NARBONI, P. (1998). *Dynamique de croissance dans des peuplements exploités et éclaircis de forêt dense africaine : le dispositif de M'Baïki en République Centrafricaine (1982-1995)*. CIRAD-foret.
- BEER, C., REICHSTEIN, M., TOMELLERI, E., CIAIS, P., JUNG, M., CARVALHAIS, N., RÖDENBECK, C., ARAIN, M. A., BALDOCCHI, D. et BONAN, G. B. (2010). Terrestrial gross carbon dioxide uptake : global distribution and covariation with climate. *Science*, 329(5993):834–838.
- BIRAUD, J. (1959). Reconstitution naturelle et amélioration des peuplements d'okoumé du gabon. *Bois et Forêts des Tropiques*, 66:3–28.

- BIWOLÉ, A., BOURLAND, N., DAÏNOU, K. et DOUCET, J.-L. (2012). Définition du profil écologique de l'azobé, *Lophira alata*, une espèce ligneuse africaine de grande importance : synthèse bibliographique et perspectives pour des recherches futures. *Biotechnol., Agron., Soc., Environ.*, 16(2).
- BLASER, J., SARRE, A., POORE, D. et JOHNSON, S. (2011). *Situation de la gestion des forêts tropicales 2011*, volume 38. OIBT.
- BONAN, G. B. (2008). Forests and climate change : forcings, feedbacks, and the climate benefits of forests. *science*, 320(5882):1444–1449.
- BONGERS, F., POORTER, L., ROMPAEY, R. et PARREN, M. (1999). Distribution of twelve moist forest canopy tree species in Liberia and Cote d'Ivoire : response curves to a climatic gradient. *Journal of Vegetation Science*, 10(3):371–382.
- BONGJOH, C. et NSANGOU, M. (2001). Gap disturbance regimes and regeneration dynamics of commercial timber tree species in a Southern Cameroon forest. In JONKERS, W., FOAHOM, B. et SCHMIDT, P., éditeurs : *Seminar Proceedings "Sustainable Forest Management of African Rain Forest", Part II*, pages 112–124. The Tropenbos Foundation.
- BORN, C., ALVAREZ, N., MCKEY, D., OSSARI, S., WICKINGS, E. J., HOSSAERT-MCKEY, M. et CHEVALLIER, M.-H. (2011). Insights into the biogeographical history of the Lower Guinea Forest Domain : evidence for the role of refugia in the intraspecific differentiation of *Aucoumea klaineana*. *Molecular Ecology*, 20(1):131–142.
- BOUQUET, A. (1969). *Féticheurs et médecines traditionnelles du Congo (Brazzaville)*. Mémoires ORSTOM. ORSTOM.
- BOURLAND, N. (2013). *Dynamique d'une espèce ligneuse héliophile longévive dans un monde changeant : le cas de Pericopsis elata (Harms) Meeuwen (Fabaceae) au sud est du Cameroun*. Thesis, Universitaire de Liège, Gembloux Agro Bio Tech.
- BRNCIC, T. M. (2003). *Ecology and patch dynamics of Megaphrynium macrostachyum (Marantaceae) in the rain forest of Central African Republic*. Thesis, Oxford Forestry Institute and Linacre College.
- BRNCIC, T. M., WILLIS, K. J., HARRIS, D. J. et WASHINGTON, R. (2007). Culture or climate ? The relative influences of past processes on the composition of the lowland Congo rainforest. *Philosophical Transactions of the Royal Society Biological sciences*, 362:229–242.
- BRODIE, J., POST, E. et LAURANCE, W. F. (2012). Climate change and tropical biodiversity : a new focus. *Trends in ecology and evolution*, 27(3):145–150.
- BROKAW, N. (1987). Gap-phase regeneration of three pioneer tree species in a tropical forest. *The Journal of Ecology*, pages 9–19.
- BRONK RAMSEY, C. (2013). OxCal 4.2 Manual. <https://c14.arch.ox.ac.uk/oxcal/OxCal.html>. Accessed October 2013.

- BRUNCK, F., GRISON, F. et MAITRE, H. F. (1990). *L'okoumé*. Centre Technique Forestier Tropical., Nogent-Sur-Marne, France.
- BUSH, M. B., FLENLEY, J. et GOSLING, W. D. (2007). *Tropical rainforest responses to climatic change*, volume 396. Springer.
- CARRIÈRE, S. (1999). *Les orphelins de la forêt. Influence de l'agriculture itinérante sur brûlis des Ntumu et des pratiques agricoles associées sur la dynamique forestière du sud Cameroun*. Thesis, Université de Montpellier II, France.
- CATINOT, R. (1965). Sylviculture en forêt dense africaine. *Bois et forêts des tropiques*, 100:5–18.
- CHAZDON, R. L. (1988). Sunflecks and their importance to forest understorey plants. *Advances in ecological research*, 18:1–63.
- CHAZDON, R. L. (2008). Beyond deforestation : restoring forests and ecosystem services on degraded lands. *science*, 320(5882):1458–1460.
- CHEVALIER, A. (1909). *Les végétaux utiles de l'Afrique tropicale française. Première étude sur les bois de la Côte d'Ivoire*, volume V. Challamel.
- CHEVILLOTTE, H. (2009). Les essences forestières commercialisées de l'Afrique tropicale humide.
- CLARK, C., POULSEN, J., MALONGA, R. et ELKAN JR, P. (2009). Logging concessions can extend the conservation estate for central african tropical forests. *Conservation Biology*, 23(5):1281–1293.
- CLIST, B. (1990). Des derniers chasseurs aux premiers métallurgistes : sédentarisation et débuts de la métallurgie du fer (Cameroun, Gabon, Guinée équatoriale). In LANFRANCHI, R. et SCHWARTZ, D., éditeurs : *Paysages quaternaires de l'Afrique centrale Atlantique*, pages 458–478. Orstom.
- CLIST, B. (1996). Traces de très anciennes occupations humaines de la forêt tropicale au Gabon. In BIESBROUCK, K., ELDERS, S. et ROSSEL, G., éditeurs : *Colloquium on hunter-gatherers of equatorial Africa*. CNWS.
- CLIST, B. (1997). Le site d'Okala, Province de l'Estuaire, Gabon, et son importance pour la compréhension du passage à la sédentarisation en Afrique centrale. *C.R. Acad. sci. Paris, Sciences de la terre et des planètes*, 325:151–156.
- COCHRANE, M. A. (2009). *Tropical fire ecology. Climate change, land use, and ecosystem dynamics*. Springer-Praxis, Chichester, UK.
- CONDIT, R., AGUILAR, S., HERNANDEZ, A., PEREZ, R., LAO, S., ANGEHR, G., HUBBELL, S. P. et FOSTER, R. B. (2004). Tropical forest dynamics across a rainfall gradient and the impact of an el nino dry season. *Journal of Tropical Ecology*, 20(01):51–72.
- CONDIT, R., PITMAN, N., LEIGH, E. G., CHAVE, J., TERBORGH, J., FOSTER, R. B., NÚÑEZ, P., AGUILAR, S., VALENCIA, R. et VILLA, G. (2002). Beta-diversity in tropical forest trees. *Science*, 295(5555):666–669.

- CORNELISSEN, J., LAVOREL, S., GARNIER, E., DIAZ, S., BUCHMANN, N., GURVICH, D., REICH, P., TER STEEGE, H., MORGAN, H. et VAN DER HEIJDEN, M. (2003). A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 51(4):335–380.
- COUVREUR, T. L. et BAKER, W. J. (2013). Tropical rain forest evolution : palms as a model group. *BMC biology*, 11(1):48.
- CRAME, J. A. (2001). Taxonomic diversity gradients through geological time. *Diversity and Distributions*, 7(4):175–189.
- CRUTZEN, P. J. (2002). Geology of mankind. *Nature*, 415(6867):23–23.
- DAÏNOU, K., BIZOUX, J.-P., DOUCET, J.-L., MAHY, G., HARDY, O. J. et HEUERTZ, M. (2010). Forest refugia revisited : nSSRs and cpDNA sequences support historical isolation in a wide-spread African tree with high colonization capacity, *Milicia excelsa* (Moraceae). *Molecular Ecology*, 19(20):4462–4477.
- DAUBER, E., FREDERICKSEN, T. S. et PEÑA, M. (2005). Sustainability of timber harvesting in Bolivian tropical forests. *Forest Ecology and Management*, 214(1):294–304.
- de la MENSBRUGE, G. (1966). *La germination et les plantules des essences arborées de la forêt dense humide de la Côte d'Ivoire*. Centre technique forestier tropical.
- de WASSEIGE, C., de MARCKEN, P., BAYOL, N., HIOL HIOL, F., MAYAUX, P., DESCLÉE, B., NASI, R., BILLAND, A., DEFOURNY, P. et EBA'A ATYI, R. (2012). *Les forêts du Bassin du Congo-Etat des Forêts 2010*. Office des publications de l'Union Européenne.
- de WASSEIGE, C., FLYNN, J., LOUPPE, D., HIOL HIOL, F. et MAYAUX, P. (2009). *Les Forêts du Bassin du Congo-Etat des Forêts 2008*. Office des publications de l'Union européenne.
- de WASSEIGE, C., FLYNN, J., LOUPPE, D., HIOL HIOL, F. et MAYAUX, P. (2014). *Les forêts du Bassin du Congo-Etat des Forêts 2013*. Weyrich.
- DEBOUT, G. D. G., DOUCET, J. L. et HARDY, O. J. (2011). Population history and gene dispersal inferred from spatial genetic structure of a central african timber tree, *distemonanthus benthamianus* (caesalpinioideae). *Heredity*, 106(1):88–99.
- DEBROUX, L. (1998). *L'aménagement des forêts tropicales fondé sur la gestion des populations d'arbres : l'exemple du moabi dans la forêt du Dja (Cameroun)*. Thesis, Thèse doct. Fac. univ. des Sc. Agronomiques de Gembloux, 279 p.
- DEFRIES, R., HEROLD, M., VERCHOT, L., MACEDO, M. N. et SHIMABUKURO, Y. (2013). Export-oriented deforestation in mato grosso : harbinger or exception for other tropical forests ? *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences*, 368(1619):20120173.
- DELCAMP, M. (2007). *Groupes «fonctionnels» d'espèces et prédiction de la dynamique des peuplements d'arbres après perturbation en forêt dense tropicale humide : exemple en Guyane française*. Thesis, Montpellier 2.

- DENSLOW, J. S. (1987). Tropical rainforest gaps and tree species diversity. *Annual review of ecology and systematics*, pages 431–451.
- DENSLOW, J. S., SCHULTZ, J. C., VITOUSEK, P. M. et STRAIN, B. R. (1990). Growth responses of tropical shrubs to treefall gap environments. *Ecology*, 71(1):165–179.
- DIAW, M. C. (1997). Si, Nda bot and Ayong. Shifting Cultivation, Land Uses and Property Rights in Southern Cameroon. *Rural Development Forestry Network Paper*, 21.
- DIRZO, R. et RAVEN, P. H. (2003). Global state of biodiversity and loss. *Annual Review of Environment and Resources*, 28(1):137–167.
- DOUCET, J.-L. (2003). *L'alliance délicate de la gestion forestière et de la biodiversité dans les forêts du centre du Gabon*. Thesis, Faculté Universitaire des Sciences agronomiques de Gembloux.
- DOUCET, J.-L., KOUADIO, Y. L., MONTICELLI, D. et LEJEUNE, P. (2009). Enrichment of logging gaps with moabi (*Baillonella toxisperma* pierre) in a Central African rain forest. *Forest Ecology and Management*, 258(11):2407–2415.
- DUAH-GYAMFI, A., SWAINE, E., ADAM, K., PINARD, M. et SWAINE, M. (2014). Can harvesting for timber in tropical forest enhance timber tree regeneration? *Forest Ecology and Management*, 314:26–37.
- DUMINIL, J., HEUERTZ, M., DOUCET, J. L., BOURLAND, N., CRUAUD, C., GAVORY, F., DOUMENGE, C., NAVASCUÉS, M. et HARDY, O. J. (2010). CpDNA-based species identification and phylogeography : application to African tropical tree species. *Molecular Ecology*, 19(24):5469–5483.
- DUPUY, B. (1992). Les plantations à vocation de bois d'œuvre en forêt dense humide africaine. *Bois et forêts des tropiques*, 231:5–15.
- DUPUY, B. (1998). *Bases pour une sylviculture en forêt dense tropicale humide africaine*, volume Document 4. CIRAD-Forêt, Montpellier, France.
- Durrieu de MADRON, L., FORNI, E., KARSENTY, A., LOFFEIER, E. et PIERRE, J. (1998). Le projet d'aménagement pilote intégré de Dimako, Cameroun, 1992-1996. *CIRAD-Forêt, Montpellier, France*, 32.
- ELENGA, H., SCHWARTZ, D. et VINCENS, A. (1992). Changements climatiques et action anthropique sur le littoral congolais au cours de l'Holocène. *Bull. Soc. Géol. Fr*, 163(1):83–90.
- ELENGA, H., SCHWARTZ, D., VINCENS, A., BERTAUX, J., de NAMUR, C., MARTIN, L., WIRRMANN, D. et SERVANT, M. (1996). Diagramme pollinique holocène du lac Kitina (Congo) : mise en évidence de changements paléobotaniques et paléoclimatiques dans le massif forestier du Mayombe. *C.R. Acad. Sci. Paris*, Tome. 323(Série II a):pp. 403 – 410.
- ESSOMBA, J.-M. (1998). Paléo-anthropologie en Afrique centrale : un bilan de l'archéologie au Cameroun. In DELNEUF, M., ESSOMBA, J. et FROMENT, A., éditeurs : *Paléo-anthropologie en Afrique centrale : un bilan de l'archéologie au Cameroun*, Etudes Africaines, chapitre L'archéologie de l'âge du fer au Cameroun méridional, page 368. L'Harmattan.

- FAIRHEAD, J. et LEACH, M. (1998). *Reframing deforestation : global analyses and local realities with studies in West Africa*. Psychology Press.
- FAO (2009). Situation des forêts du monde 2009. Report, FAO.
- FAO (2011a). Evaluation des ressources forestières mondiales 2010 : Rapport principal. Report, FAO,.
- FAO (2011b). La situation des forêts dans le bassin amazonien, le bassin du Congo et l'Asie du Sud-Est. Un rapport préparé pour le sommet des trois bassins forestiers tropicaux Brazzaville, République du Congo, 31 mai–3 juin, 2011. Report, FAO, OIBT.
- FARGEOT, C., FORNI, r. et NASI, R. (2004). sur l'aménagement des forêts de production dans le bassin du Congo. *Bois et forêts des tropiques*, 281(3):3.
- FARGIONE, J., HILL, J., TILMAN, D., POLASKY, S. et HAWTHORNE, P. (2008). Land clearing and the biofuel carbon debt. *Science*, 319(5867):1235–1238.
- FAUSET, S., BAKER, T. R., LEWIS, S. L., FELDPAUSCH, T. R., AFFUM-BAFFOE, K., FOLI, E. G., HAMER, K. C. et SWAINE, M. D. (2012). Drought-induced shifts in the floristic and functional composition of tropical forests in Ghana. *Ecology letters*, 15(10):1120–1129.
- FAVRICHON, V. (1996). Modélisation en forêt naturelle : Les modèles à compartiments comme outils d'aide à l'aménagement forestier. *Bois et forêts des tropiques*, 249:23–32.
- FAVRICHON, V., GOURLET-FLEURY, S., BAR-HEN, A. et DESSARD, H. (1998). *Parcelles permanentes de recherche en forêt dense tropicale humide : Eléments pour une méthodologie d'analyse de données*, volume 14. Série FORAFRI.
- FAY, J.-M. (1997). *The ecology, social organisation, populations, habitat and history of the western lowland gorilla*. Thesis, Washington University.
- FAYOLLE, A., ENGELBRECHT, B., FREYCON, V., MORTIER, F., SWAINE, M., RÉJOU-MÉCHAIN, M., DOUCET, J.-L., FAUVET, N., CORNU, G. et GOURLET-FLEURY, S. (2012). Geological substrates shape tree species and trait distributions in African moist forests. *Plos One*, 7(8):e42381.
- FAYOLLE, A., OUÉDRAOGO, D.-Y., LIGOT, G., DAÏNOU, K., BOURLAND, N., TEKAM, P. et DOUCET, J.-L. (2015). Differential Performance between Two Timber Species in Forest Logging Gaps and in Plantations in Central Africa. *Forests*, 6(2):380–394.
- FIELD, R., HAWKINS, B. A., CORNELL, H. V., CURRIE, D. J., DINIZ-FILHO, J. A. F., GUÉGAN, J.-F., KAUFMAN, D. M., KERR, J. T., MITTELBACH, G. G. et OBERDORFF, T. (2009). Spatial species-richness gradients across scales : a meta-analysis. *Journal of Biogeography*, 36(1):132–147.
- FOAHOM, B. (2002). *Insect pest incidence on timber tree species in natural forest in south Cameroon*. Tropenbos-Cameroon programme.
- FOLEY, J. A., DEFRIES, R., ASNER, G. P., BARFORD, C., BONAN, G., CARPENTER, S. R., CHAPIN, F. S., COE, M. T., DAILY, G. C. et GIBBS, H. K. (2005). Global consequences of land use. *science*, 309(5734):570–574.

- FRANQUEVILLE, A. (1973). *Atlas régional Sud-ouest I. Echelles 1 /500000 et 1 /1 000000. République Unie du Cameroun*. Orstom, Paris.
- FREDERICKSEN, T. S. et PUTZ, F. E. (2003). Silvicultural intensification for tropical forest conservation. *Biodiversity and Conservation*, 12(7):1445–1453.
- FSC (2011). Global FSC certificates : type and distribution. Report, FSC.
- GARTLAN, J., NEWBERY, D. M., THOMAS, D. et WATERMAN, P. (1986). The influence of topography and soil phosphorus on the vegetation of Korup Forest Reserve, Cameroun. *Vegetatio*, 65(3):131–148.
- GASTON, K. J. (2000). Global patterns in biodiversity. *Nature*, 405(6783):220–227.
- GEIST, H. J. et LAMBIN, E. F. (2001). What drives tropical deforestation. *LUCC Report series*, 4:116.
- GENTRY, A. H. (1988). Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, pages 1–34.
- GIBBS, H. K., RUESCH, A., ACHARD, F., CLAYTON, M., HOLMGREN, P., RAMANKUTTY, N. et FOLEY, J. (2010). Tropical forests were the primary sources of new agricultural land in the 1980s and 1990s. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107(38):16732–16737.
- GILLET, J.-F. et DOUCET, J.-L. (2013). The abundance of Charcoal fragments emphasizes the assumption of huge paleofires in the mixed moist semi-evergreen rainforest of the Northern Republic of Congo. In DAMBLON, F., éditeur : *Proceedings of the Fourth International Meeting of Anthracology*, pages 113–120. Archaeopress.
- GOND, V., FAYOLLE, A., PENNEC, A., CORNU, G., MAYAUX, P., CAMBERLIN, P., DOUMENGE, C., FAUVET, N. et GOURLET-FLEURY, S. (2013). Vegetation structure and greenness in Central Africa from Modis multi-temporal data. *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences*, 368(1625): 20120309.
- GOURLET-FLEURY, S., MORTIER, F., FAYOLLE, A., BAYA, F., OUÉDRAOGO, D., BÉNÉDET, F. et PICARD, N. (2013). Tropical forest recovery from logging : a 24 year silvicultural experiment from Central Africa. *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences*, 368(1625):20120302.
- GOURLET-FLEURY, S., ROSSI, V., REJOU-MECHAIN, M., FREYCON, V., FAYOLLE, A., SAINT-ANDRÉ, L., CORNU, G., GERARD, J., SARRAILH, J.-M. et FLORES, O. (2011). Environmental filtering of dense-wooded species controls above-ground biomass stored in African moist forests. *Journal of Ecology*, 99(4):981–990.
- GÉRARD, J., KOUASSI, A. E., DAIGREMONT, C., DÉTIENNE, P., FOUQUET, D. et VERNAY, M. (1998). *Synthèse sur les caractéristiques technologiques de référence des principaux bois commerciaux africains*. CIRAD-forêt.
- GROENENDIJK, P., SASS-KLAASSEN, U., BONGERS, F. et ZUIDEMA, P. A. (2014). Potential of tree-ring analysis in a wet tropical forest : A case study on 22 commercial tree species in Central Africa. *Forest Ecology and Management*, 323:65–78.

- GROGAN, J., LANDIS, R. M., FREE, C. M., SCHULZE, M. D., LENTINI, M. et ASHTON, M. S. (2014). Big-leaf mahogany *Swietenia macrophylla* population dynamics and implications for sustainable management. *Journal of Applied Ecology*, 51(3):664–674.
- GUILLAUMET, J.-L., CHEVILLOTTE, H., DOUMENGE, C., VALTON, C., FAUVET, N. et ACHOUDONG, G. (2010). Atlas des essences commercialisées d’Afrique tropicale humide : l’exemple du Cameroun. In *Systematics and Conservation of African Plants. Proceedings of the 18th AETFAT Congress, Yaounde, Cameroon. Richmond, UK : Kew Royal Botanic Gardens*, pages 759–770.
- HAMILTON, A. a. et TAYLOR, D. (1992). *History of climate and forests in tropical Africa during the last 8 million years*, pages 65–78. Springer.
- HAMILTON, A. C. (1982). *Environmental history of East Africa : a study of the Quaternary*. Academic press London.
- HANSEN, M. C., STEHMAN, S. V. et POTAPOV, P. V. (2010). Quantification of global gross forest cover loss. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107(19):8650–8655.
- HARDY, O. J., BORN, C., BUDDE, K., DAÏNOU, K., DAUBY, G., DUMINIL, J., EWÉDJÉ, E.-E. B., GOMEZ, C., HEUERTZ, M. et KOFFI, G. K. (2013). Comparative phylogeography of African rain forest trees : a review of genetic signatures of vegetation history in the Guineo-Congolian region. *Comptes rendus Geoscience*, 345(7):284–296.
- HARDY, O. J. et SONKÉ, B. (2004). Spatial pattern analysis of tree species distribution in a tropical rain forest of Cameroon : assessing the role of limited dispersal and niche differentiation. *Forest ecology and management*, 197(1):191–202.
- HART, T., HART, J., DECHAMPS, R., FOURNIER, M. et ATAHOLO, M. (1996). Changes in forest over the last 4 000 composition years in the Ituri basin, Zaire. In van der MAESEN, L., van der BURGT, X. et van Mendenbach de ROOY, J., éditeurs : *The Biodiversity of African Plants*, Dordrecht, The Netherlands. Kluwer Academic Publishers.
- HAUREZ, B., PETRE, C.-A., VERMEULEN, C., TAGG, N. et DOUCET, J.-L. (2014). Western lowland gorilla density and nesting behavior in a Gabonese forest logged for 25 years : implications for gorilla conservation. *Biodiversity and conservation*, 23(11):2669–2687.
- HAWTHORNE, W. (1995). Ecological profiles of Ghanaian forest trees. *Tropical forestry papers*, 29.
- HECKETSWEILER, P. (1992). *Phénologie et saisonnalité en forêt gabonaise. L’exemple de quelques espèces ligneuses*. Thesis, Université Montpellier 2.
- HÉLY, C., BRACONNOT, P., WATRIN, J. et ZHENG, W. (2009). Climate and vegetation : simulating the African humid period. *Comptes Rendus Geoscience*, 341(8):671–688.
- HOSONUMA, N., HEROLD, M., DE SY, V., DE FRIES, R. S., BROCKHAUS, M., VERCHOT, L., ANGELSEN, A. et ROMIJN, E. (2012). An assessment of deforestation and forest degradation drivers in developing countries. *Environmental Research Letters*, 7(4):044009.

- HUNT, R. (1982). *Plant growth analysis*, volume 4. Institute of Terrestrial Ecology.
- HUTCHINSON, J. et DALZIEL, J. M. (1954). Flora of west tropical africa. vol. 1, pt. 1. *Flora of West Tropical Africa. Vol. 1, Pt. 1., 2^eed.*
- IBRAHIM, J. A., MUAZZAM, I., JEGEDE, I., KUNLE, O. et OKOGUN, J. (2008). Ethno-medicinal plants and methods used by Gwandara tribe of Sabo Wuse in Niger state, Nigeria, to treat mental illness. *African Journal of Traditional, Complementary and Alternative Medicines*, 4(2):211–218.
- IUCN (2011). IUCN Red List of threatened species. Report, International Union for Conservation of Nature. (International Union for Conservation of Nature).
- JACOBS, B. F. (2004). Palaeobotanical studies from tropical Africa : relevance to the evolution of forest, woodland and savannah biomes. *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences*, 359(1450):1573–1583.
- JOHN, R., DALLING, J. W., HARMS, K. E., YAVITT, J. B., STALLARD, R. F., MIRABELLO, M., HUBBELL, S. P., VALENCIA, R., NAVARRETE, H. et VALLEJO, M. (2007). Soil nutrients influence spatial distributions of tropical tree species. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(3):864–869.
- JONES, A., BREUNING-MADSEN, H., BROSSARD, M., DAMPHA, A., DECKERS, J., DEWITTE, O., GALLALI, T., HALLETT, S., JONES, R., KILASARA, M. *et al.* (2013). *Soil atlas of Africa*. European Commission.
- JONES, E. W. (1956). Ecological Studies on the Rain Forest of Southern Nigeria : IV (Continued). The Plateau Forest of the Okomu Forest Reserve. *Journal of Ecology*, 44(1):83–117.
- KAHLHEBER, S., BOSTOEN, K. et NEUMANN, K. (2009). Early plant cultivation in the Central African rain forest : first millennium BC pearl millet from South Cameroon. *Journal of African Archaeology*, 7(2):253–272.
- KANMEGNE, J. (2004). *Slash and burn agriculture in the humid forest zone of southern Cameroon : soil quality dynamics, improved fallow management and farmers' perceptions*. Tropenbos-Cameroon Series.
- KARSENTY, A. (2010). Large-scale acquisition of rights on forest lands in Africa. *Washington DC : Rights and Resources Initiative*.
- KARSENTY, A. et GOURLET-FLEURY, S. (2006). Assessing sustainability of logging practices in the Congo Basin's managed forests : the issue of commercial species recovery. *Ecology and Society*, 11(1):26.
- KAYODE, J. (2006). Conservation of indigenous medicinal botanicals in Ekiti State, Nigeria. *Journal of Zhejiang University Science B*, 7(9):713–718.
- KITAJIMA, K. (1994). Relative importance of photosynthetic traits and allocation patterns as correlates of seedling shade tolerance of 13 tropical trees. *Oecologia*, 98(3-4):419–428.
- KOFFI, K. G., HARDY, O. J., DOUMENGE, C., CRUAUD, C. et HEUERTZ, M. (2011). Diversity gradients and phylogeographic patterns in *Santiria trimera* (Burseraceae), a widespread African tree typical of mature rainforests. *American journal of botany*, 98(2):254–264.

- KREMEN, C., NILES, J. O., DALTON, M., DAILY, G., EHRLICH, P., FAY, J., GREWAL, D. et GUILLERY, R. P. (2000). Economic incentives for rain forest conservation across scales. *Science*, 288(5472):1828–1832.
- KYEREH, B., SWAINE, M. et THOMPSON, J. (1999). Effect of light on the germination of forest trees in Ghana. *Journal of Ecology*, 87(5):772–783.
- LANFRANCHI, R., NDANGA, J. et ZANA, H. (1997). Nouvelles Datations 14C de la Métallurgie du Fer dans la Forêt Dense Centrafricaine. *Yale F & ES Bulletin*, 102:25 – 34.
- LAPORTE, N. T., STABACH, J. A., GROSCH, R., LIN, T. S. et GOETZ, S. J. (2007). Expansion of industrial logging in Central Africa. *Science*, 316(5830):1451–1451.
- LAURANCE, W. F. (1999). Reflections on the tropical deforestation crisis. *Biological Conservation*, 91(2):109–117.
- LAURANCE, W. F., ALBERNAZ, A., FEARNSIDE, P. M., VASCONCELOS, H. L. et FERREIRA, L. V. (2004). Deforestation in Amazonia. *Science (New York, NY)*, 304(5674):1109.
- LAURANCE, W. F., SAYER, J. et CASSMAN, K. G. (2014). Agricultural expansion and its impacts on tropical nature. *Trends in ecology and evolution*, 29(2):107–116.
- LAVACHERY, P., MACEACHERN, S., BOUIMON, T., GOUEM GOUEM, B., KINYOCK, P., MBAIRO, J. et NKONKONDA, O. (2005). Komé to Ebomé : Archeological Research for the Chad Export Project, 1999-2003. *Journal of African Archaeology*, 3(2):175–193.
- LEAL, M. E. (2009). The past protecting the future : locating climatically stable forests in West and Central Africa. *International Journal of Climate Change Strategies and Management*, 1(1):92–99.
- LEIGH, E. G., DAVIDAR, P., DICK, C. W., TERBORGH, J., PUYRAVAUD, J.-P., STEEGE, H. et WRIGHT, S. J. (2004). Why do some tropical forests have so many species of trees ? *Biotropica*, 36(4):447–473.
- LETOUZEY, R. (1957). La forêt à *Lophira alata* de la zone littorale camerounaise. *Bois Forêts Trop*, 53:9–20.
- LETOUZEY, R. (1968). *Étude phytogéographique du Cameroun*. Lechevalier, Paris.
- LETOUZEY, R. (1979). Atlas de la république unie du Cameroun. In LACLAVÈRE, G., éditeur : *Atlas de la république unie du Cameroun*, chapitre Végétation. Jeune Afrique.
- LETOUZEY, R. (1985). *Notice de la carte phytogéographique du Cameroun au 1 : 500 000 (1985)*. Institut de la carte internationale de la végétation.
- LEWIS, S. L., MALHI, Y. et PHILLIPS, O. L. (2004). Fingerprinting the impacts of global change on tropical forests. *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences*, 359(1443):437–462.
- MAHARJAN, S. K., POORTER, L., HOLMGREN, M., BONGERS, F., WIERINGA, J. J. et HAWTHORNE, W. D. (2011). Plant functional traits and the distribution of west african rain forest trees along the rainfall gradient. *Biotropica*, 43(5):552–561.

- MAKANA, J.-R. et THOMAS, S. C. (2005). Effects of Light Gaps and Litter Removal on the Seedling Performance of Six African Timber Species. *Biotropica*, 37(2):227–237.
- MALEY, J. (1994). Le cadre paléoenvironnemental des refuges forestiers africains : quelques données et hypothèses. In van der MAESEN, L. et van der BURGT, X.M. ; & van Medenbach de Rooy, J., éditeurs : *The biodiversity of African plants*. Kluwer Academic Publishers.
- MALEY, J. (1996). The african rain forest—main characteristics of changes in vegetation and climate from the Upper Cretaceous to the quaternary. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh. Section B. Biological Sciences*, 104:31–73.
- MALEY, J. (1999). L'expansion du palmier à huile (*Elais guineensis*) en Afrique centrale au cours des trois derniers millénaires : nouvelles données et interprétations. In AL., B. a., éditeur : *L'homme et la forêt tropicale*, pages 237–254. Travaux sociétés d'Ecologie humaine.
- MALEY, J. (2001). La destruction catastrophique des forêts d'Afrique centrale survenue il ya environ 2500 ans exerce encore une influence majeure sur la répartition actuelle des formations végétales. *Systematics and Geography of Plants*, pages 777–796.
- MALEY, J. (2002). A Catastrophic Destruction of African Forests about 2,500 Years Ago Still Exerts a Major Influence on Present Vegetation Formations. *IDS Bulletin*, 33(1):13–30.
- MALEY, J. et BRENAÇ, P. (1998). Vegetation dynamics, palaeoenvironments and climatic changes in the forests of western Cameroon during the last 28,000 years bp. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 99(2):157–187.
- MALEY, J., GIRESSE, P., DOUMENGE, C. et FAVIER, C. (2012). Comment on “Intensifying Weathering and Land Use in Iron Age Central Africa” (g. Bayon et al. science online 9 February 2012). *Science*.
- MALEY, J. et VERNET, R. (2013). Peuples et évolution climatique en Afrique nord-tropicale, de la fin du Néolithique à l'aube de l'époque moderne. *Afriques*, 04.
- MANNION, P. D., UPCHURCH, P., BENSON, R. B. et GOSWAMI, A. (2014). The latitudinal biodiversity gradient through deep time. *Trends in ecology and evolution*, 29(1):42–50.
- MAPONGMETSEM, P.-M., DUGUMA, B., NKONGMENECK, B. et PUIG, H. (1998). Déterminisme de la défeuillaison chez quelques essences forestières tropicales du Cameroun. *Société nationale de protection de la nature et d'acclimatation de France, Paris (FRA)*.
- MARTÍNEZ-GARZA, C., PENA, V., RICKER, M., CAMPOS, A. et HOWE, H. F. (2005). Restoring tropical biodiversity : leaf traits predict growth and survival of late-successional trees in early-successional environments. *Forest Ecology and Management*, 217(2):365–379.
- MASTERS, W. A., DJURFELDT, A. A., DE HAAN, C., HAZELL, P., JAYNE, T., JIRSTRÖM, M. et REARDON, T. (2013). Urbanization and farm size in Asia and Africa : Implications for food security and agricultural research. *Global Food Security*, 2(3):156–165.

- MATIG, O. E., NDOYE, O., KENGUE, J. et AWONO, A. (2006). *Les fruitiers forestiers comestibles du Cameroun*. Bioversity International.
- MAYAUX, P., BARTHOLOMÉ, E., FRITZ, S. et BELWARD, A. (2004). A new land-cover map of Africa for the year 2000. *Journal of Biogeography*, 31(6):861–877.
- MAYAUX, P., BARTHOLOMÉ, E., MASSART, M., VAN CUTSEM, C., CABRAL, A., NONGUIERMA, A., DIALLO, O., PRETORIUS, C., THOMPSON, M. et CHERLET, M. (2003). A land cover map of Africa. carte de l'occupation du sol de l'Afrique. *European Commission, Joint Research Center, EUR*, 20665.
- MAYAUX, P., HOLMGREN, P., ACHARD, F., EVA, H., STIBIG, H.-J. et BRANTHOMME, A. (2005). Tropical forest cover change in the 1990s and options for future monitoring. *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences*, 360(1454):373–384.
- MAYAUX, P., PEKEL, J.-F., DESCLÉE, B., DONNAY, F., LUPI, A., ACHARD, F., CLERICI, M., BODART, C., BRINK, A. et NASI, R. (2013). State and evolution of the African rainforests between 1990 and 2010. *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences*, 368(1625):20120300.
- MBIDA, C. M. (1998). Paléo-anthropologie en Afrique centrale. un bilan de l'archéologie au Cameroun. In DELNEUF, M., ESSOMBA, J.-M. et FROMENT, A., éditeurs : *Paléo-anthropologie en Afrique centrale. Un bilan de l'archéologie au Cameroun.*, chapitre Premières communautés villageoises au sud du Cameroun : Synthèse et données nouvelles. L'Harmattan, Paris, France.
- MBIDA, C. M., VAN NEER, W., DOUTRELEPONT, H. et VRYDAGHS, L. (2000). Evidence for Banana Cultivation and Animal Husbandry During the First Millennium BC in the Forest of Southern Cameroon. *Journal of Archaeological Science*, 27:151–162.
- MEDJIBE, V. P., PUTZ, F. E., STARKEY, M. P., NDOUNA, A. A. et MEMIAGHE, H. R. (2011). Impacts of selective logging on above-ground forest biomass in the Monts de Cristal in Gabon. *Forest Ecology and Management*, 262(9):1799–1806.
- MILES, L. et KAPOS, V. (2008). Reducing greenhouse gas emissions from deforestation and forest degradation : global land-use implications. *science*, 320(5882):1454–1455.
- MITTELBACH, G. G., SCHEMSKE, D. W., CORNELL, H. V., ALLEN, A. P., BROWN, J. M., BUSH, M. B., HARRISON, S. P., HURLBERT, A. H., KNOWLTON, N. et LESSIOS, H. A. (2007). Evolution and the latitudinal diversity gradient : speciation, extinction and biogeography. *Ecology letters*, 10(4):315–331.
- MÉNIAUD, J. (1950). L'azobé et ses utilisations. *Bois Forêts Trop*, 15:261–266.
- MOHAMMADOU, E. (1999). Le poney conquérant des savanes du Cameroun central (c. 1750-1850).
- MOHAMMADOU, E. (2004). *Climat et histoire en Afrique centrale aux XVII^e et XIX^e siècles : l'expansion Baaré-Tchamba de la haute Bénoué (Cameroun).*, volume Memoire. Nagoya University, Japan.
- MORIN-RIVAT, J., FAYOLLE, A., GILLET, J.-F., BOURLAND, N., GOURLET-FLEURY, S., OSLISLY, R., BREMOND, L., BENTALEB, I., BEECKMAN, H. et DOUCET, J.-L. (2014). New evidence of human activities during the Holocene in the lowland forests of the Northern Congo Basin. *Radiocarbon*, 56(1):209–220.

- MORLEY, R. J. (2000). *Origin and evolution of tropical rain forests*. John Wiley and Sons.
- NASI, R., BILLAND, A. et van VLIET, N. (2012). Managing for timber and biodiversity in the Congo Basin. *Forest Ecology and Management*, 268:103–111.
- NASI, R., CASSAGNE, B. et BILLAND, A. (2006). Forest management in Central Africa : where are we ? *International Forestry Review*, 8(1):14–20.
- NASI, R. et GUÉNEAU, S. (2007). Les changements en forêt tropicale : vers de nouvelles formes de gouvernance. *Revue Forestière Française*, 5.
- NDIADE BOUROBOU, D. (2011). *Dynamique Spatiale et Temporelle de la Diversité Génétique d'une espèce rare en Afrique Centrale : Baillonella toxisperma Pierre (le Moabi)*. Thesis, Montpellier 2.
- NEUMANN, K., BOSTOEN, K., HÖHN, A., KAHLHEBER, S., NGOMANDA, A. et TCHIENGUÉ, B. (2012a). First farmers in the Central African rainforest : A view from southern Cameroon. *Quaternary International*, 249:53–62.
- NEUMANN, K., EGGERT, M. K. H., OSLISLY, R., CLIST, B., DENHAM, T., de MARET, P., OZAINNE, S., HILDEBRAND, E., BOSTOEN, K., SALZMANN, U., SCHWARTZ, D., EICHORN, B., TCHIENGUÉ, B. et HÖHN, A. (2012b). Comment on "Intensifying Weathering and Land Use in Iron Age Central Africa". *Science*, 337:3.
- NEWBERY, D., SONGWE, N. C. et CHUYONG, G. B. (1998). Phenology and dynamics of an African rainforest at Korup, Cameroon. In NEWBERY, D. M. et PRINS, H. H. T. ; & Brown, N. D., éditeurs : *Dynamics of tropical communities. 37th Symposium of the British Ecological Society*. Blackwell Science.
- NGOMANDA, A., JOLLY, D., BENTALEB, I., CHEPSTOW-LUSTY, A., MAKAYA, M., MALEY, J., FONTUGNE, M., OSLISLY, R. et RABENKOGO, N. (2007). Lowland rainforest response to hydrological changes during the last 1500 years in Gabon, Western Equatorial Africa. *Quaternary Research*, 67:411–425.
- NGOMANDA, A., NEUMANN, K., SCHWEIZER, A. et MALEY, J. (2009). Seasonality change and the third millennium BP rainforest crisis in southern Cameroon (Central Africa). *Quaternary Research*, page 307–318.
- NIESTEN, E. et RICE, R. (2004). Gestion durable des forêts et incitations directes à la conservation de la diversité. *Revue Tiers Monde*, 1:129–152.
- NIESTEN, E. T., HARDNER, J. J. et FEARNESIDE, P. (2004). *Commodities and conservation : the need for greater habitat protection in the tropics*. Conservation International, Center for Applied Biodiversity Science.
- OBIANG ENGONE, N., NGOMANDA, A., WHITE, L., JEFFERY, K. J., CHEZEAUX, E. et PICARD, N. (2012). A growth model for azobé, *Lophira alata*, in Gabon. *Bois et Forêts des Tropiques*.
- OFORI, D., COBBINAH, J. et APPIAH-KWARTENG, J. (2001). Genetic variation, heritability and expected genetic gains in *Milicia excelsa* (Iroko). *Journal of Tropical Forest Science*, 13(2):344–351.
- OIBT (2006). *Examen annuel et évaluation de la situation mondiale des bois*. International Tropical Timber Organization.

- OLDEMAN, R. et VAN DIJK, J. (1991). Rain forest regeneration and management. In GOMEZ-POMPA, A. ; Whitmore, T. C. et HADLEY, M., éditeurs : *Rain forest regeneration and management*, chapitre Diagnosis of the temperament of tropical rain forest trees. UNESCO and Parthenon Publishing Group, Paris, France.
- OLIVRY, J. (1986). *Fleuves et rivières du Cameroun*. MESRES, ORSTOM, Paris.
- ONGUENE, N. et KUYPER, T. (2001). Mycorrhizal associations in the rain forest of South Cameroon. *Forest Ecology and Management*, 140(2):277–287.
- OSLISLY, R. (2006). Les traditions culturelles de l'Holocène sur le littoral du Cameroun entre Kribi et Campo. In WOTZKA, H., éditeur : *Grundlegungen. Beiträge zur europäischen und afrikanischen Archäologie für Manfred K.H. Eggert*, pages 303–17. Francke Attempto Verlag GmbH.
- OSLISLY, R., BENTALEB, I., FAVIER, C., FONTUGNE, M., GILLET, J.-F. et MORIN-RIVAT, J. (2013a). West Central African peoples : survey of radiocarbon dates over the past 5000 years. In JULL, A. et HATTÉ, C., éditeurs : *Proceedings of the 21st International Radiocarbon Conference*, volume 55, page 1377–1382. Radiocarbon.
- OSLISLY, R. et PEYROT, B. (1992). L'arrivée des premiers métallurgistes sur l'Ogooué, Gabon. *The African Archaeological Review*, 10:129–138.
- OSLISLY, R. et WHITE, L. (1998). Etude des traces de l'impact de l'homme sur l'environnement au cours de l'Holocène dans deux régions d'Afrique centrale forestière. La réserve de la Lopé (Gabon central) et le sanctuaire du Banyang Mbo (Ouest-Cameroun). In FROMENT, A. et GUFFROY, J., éditeurs : *Peuplements anciens et actuels des forêts tropicales*. IRD Editions.
- OSLISLY, R. et WHITE, L. (2007). Rethinking agriculture ; archaeological and ethnoarchaeological perspectives, walnut creek. In DENHAM, T., IRIARTE, J. et VRYDAGHS, L., éditeurs : *Rethinking Agriculture ; Archaeological and Ethnoarchaeological Perspectives, Walnut Creek*, chapitre Human Impact and Environmental Exploitation in Gabon during the Holocene. Left Coast Press Inc, California, USA.
- OSLISLY, R., WHITE, L., BENTALEB, I., FAVIER, C., FONTUGNE, M., GILLET, J.-F. et SEBAG, D. (2013b). Climatic and cultural changes in the west Congo Basin forests over the past 5000 years. *Philosophical Transactions of the Royal Society Biological sciences*, 368:20120340.
- OSLISLY, R. et WHITE, L. J. T. (2003). Etude des traces de l'impact de l'homme sur l'environnement au cours de l'Holocène dans deux régions d'Afrique centrale forestière : la réserve de la Lopé (Gabon central) et le sanctuaire du Banyang Mbo (Ouest-Cameroun). In FROMENT, A. et GUFFROY, J., éditeurs : *Peuplements anciens et actuels des forêts tropicales*. IRD.
- OSUNKOYA, O. O., ASH, J. E., HOPKINS, M. S. et GRAHAM, A. W. (1994). Influence of seed size and seedling ecological attributes on shade-tolerance of rain-forest tree species in northern Queensland. *Journal of Ecology*, pages 149–163.
- OUÉDRAOGO, D.-Y., BEINA, D., PICARD, N., MORTIER, F., BAYA, F. et GOURLET-FLEURY, S. (2011). Thinning after selective logging facilitates floristic composition recovery in a tropical rain forest of Central Africa. *Forest ecology and management*, 262(12):2176–2186.

- OUÉDRAOGO, D.-Y., FAYOLLE, A., DAÏNOU, K., DEMARET, C., BOURLAND, N., LAGOUTE, P. et DOUCET, J.-L. (2014). Enrichment of Logging Gaps with a High Conservation Value Species (*Pericopsis elata*) in a Central African Moist Forest. *Forests*, 5(12):3031–3047.
- PAGET, D. et DESMET, O. (2005). Étude dendrométrique pour l'aménagement des UFA Pokola, Kabo, Loundougou et Toukoulaka (Nord Congo) : tarifs de cubage, coefficient d'exploitation et de commercialisation, accroissement diamétrique des essences. Document final. Report, Congolaise Industrielle des Bois (TIB) and Tropical Wood Environment (TWE).
- PALLA, F., LOUPPE, D. et DOUMENGE, C. (2002). Azobé. fiche technique, écologique et sylvicole.
- PAN, Y., BIRDSEY, R. A., FANG, J., HOUGHTON, R., KAUPPI, P. E., KURZ, W. A., PHILLIPS, O. L., SHVIDENKO, A., LEWIS, S. L. et CANADELL, J. G. (2011). A large and persistent carbon sink in the world's forests. *Science*, 333(6045):988–993.
- PARMENTIER, I., MALHI, Y., SENTERRE, B., WHITTAKER, R. J., ALONSO, A., BALINGA, M. P., BAKAYOKO, A., BONGERS, F., CHATELAIN, C. et COMISKEY, J. A. (2007). The odd man out ? Might climate explain the lower tree α -diversity of African rain forests relative to Amazonian rain forests ? *Journal of Ecology*, 95(5):1058–1071.
- PEÑA-CLAROS, M., PETERS, E., JUSTINIANO, M., BONGERS, F., BLATE, G. M., FREDERICKSEN, T. et PUTZ, F. (2008). Regeneration of commercial tree species following silvicultural treatments in a moist tropical forest. *Forest Ecology and Management*, 255(3):1283–1293.
- PEARCE, D., PUTZ, F. E. et VANCLAY, J. K. (2003). Sustainable forestry in the tropics : panacea or folly ? *Forest Ecology and Management*, 172(2):229–247.
- PHALAN, B., BERTZKY, M., BUTCHART, S. H., DONALD, P. F., SCHARLEMANN, J. P., STATTERSFIELD, A. J. et BALMFORD, A. (2013). Crop expansion and conservation priorities in tropical countries. *PloS one*, 8(1):e51759.
- PHILLIPS, O., BAKER, T., ARROYO, L., HIGUCHI, N., KILLEEN, T., LAURANCE, W., LEWIS, S., LLOYD, J., MALHI, Y. et MONTEAGUDO, A. (2004). Pattern and process in Amazon tree turnover, 1976–2001. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B : Biological Sciences*, 359(1443):381–407.
- PHILLIPS, O., HALL, P., GENTRY, A. H., SAWYER, S. et VASQUEZ, R. (1994). Dynamics and species richness of tropical rain forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 91(7):2805–2809.
- PICARD, N. et GOURLET-FLEURY, S. (2008). *Manuel de référence pour l'installation de dispositifs permanents en forêt de production dans le Bassin du Congo*. COMIFAC-CIRAD.
- PICARD, N., GOURLET-FLEURY, S. et FORNI, r. (2012). Stock recovery rates are not the panacea to assess timber yield sustainability : evidence from managed Central African forests. *Forest ecology and management*, 281:12–22.
- PICARD, N., YALIBANDA, Y., NAMKOSSERENA, S. et BAYA, F. (2008). Estimating the stock recovery rate using matrix models. *Forest ecology and management*, 255(10):3597–3605.

- POORTER, L. (1999). Growth responses of 15 rain-forest tree species to a light gradient : the relative importance of morphological and physiological traits. *Functional ecology*, 13(3):396–410.
- POORTER, L. (2004). *Biodiversity of West African forests : an ecological atlas of woody plant species*. CABI.
- POORTER, L., BONGERS, F., STERCK, F. J. et WOELL, H. (2005). Beyond the regeneration phase : differentiation of height–light trajectories among tropical tree species. *Journal of Ecology*, 93(2):256–267.
- POULSEN, A. D., TUOMISTO, H. et BALSLEV, H. (2006). Edaphic and Floristic Variation within a 1-ha Plot of Lowland Amazonian Rain Forest. *Biotropica*, 38(4):468–478.
- PUTZ, F. E., ZUIDEMA, P. A., SYNNOTT, T., PEÑA-CLAROS, M., PINARD, M. A., SHEIL, D., VANCLAY, J. K., SIST, P., GOURLET-FLEURY, S. et GRISCOM, B. (2012). Sustaining conservation values in selectively logged tropical forests : the attained and the attainable. *Conservation Letters*, 5(4):296–303.
- PYKE, C. R., CONDIT, R., AGUILAR, S. et LAO, S. (2001). Floristic composition across a climatic gradient in a neotropical lowland forest. *Journal of vegetation Science*, 12(4):553–566.
- REIMER, P. J. ., BAILLIE, M. G. ., BARD, E. ., BAYLISS, A. ., BECK, J. W. ., BLACKWELL, P. G. ., RAMSEY, C. B. ., BUCK, C. E. ., BURR, G. S. ., EDWARDS, R. L. ., FRIEDRICH, M. ., GROOTES, P. ., GUILDERSON, T. P. ., HAJDAS, I. ., HEATON, T. ., HOGG, A. G. ., HUGHEN, K. A. ., KAISER, K. ., KROMER, B. ., MCCORMAC, F. ., MANNING, S. ., REIMER, R. W. ., RICHARDS, D. ., SOUTHON, J. R. ., TALAMO, S. ., TURNEY, C. S. ., van der PLICHT, J. . et WEYHENMEYER, C. E. (2013). IntCal13 and Marine13 Calibration Curves, 0–50,000 Years cal BP. *Radiocarbon*, 51(4):1111–1150.
- REYNAUD-FERRERA, I. et MALEY, J. (1994). Histoire récente d'une formation forestière du Sud-Ouest-Cameroun à partir de l'analyse pollinique. *C.R. Acad. sci. Paris*, 317:575–580.
- RICE, R. E., GULLISON, R. E. et REID, J. W. (1997). Can sustainable management save tropical forests ? *Scientific American*, 276(4):44–49.
- RICHARDSON, J. E., PENNINGTON, R. T., PENNINGTON, T. D. et HOLLINGSWORTH, P. M. (2001). Rapid diversification of a species-rich genus of neotropical rain forest trees. *Science*, 293(5538):2242–2245.
- RÉJOU-MÉCHAIN, M., PÉLISSIER, R., GOURLET-FLEURY, S., COUTERON, P., R. ;, N. et THOMPSON, J. D. (2008). Regional variation in tropical forest tree species composition in the Central African Republic : an assessment based on inventories by forest companies. *Journal of Tropical Ecology*, 24:663–674.
- ROZENDAAL, D. M., SOLIZ-GAMBOA, C. C. et ZUIDEMA, P. A. (2010). Timber yield projections for tropical tree species : the influence of fast juvenile growth on timber volume recovery. *Forest ecology and management*, 259(12):2292–2300.
- SACK, L. et GRUBB, P. (2001). Why do species of woody seedlings change rank in relative growth rate between low and high irradiance ? *Functional Ecology*, 15(2):145–154.
- SATABIÉ, B. (1991). Compte-rendu de l'étude de quelques éléments de la biosystematique a l'interprétation de la vicariance des deux espèces de *Lophira* (Ochnacees) au Cameroun. *Report of the study on*

- some biosystematic elements to the vicariance interpretation of two species of *Lophira* (Ochnaceae) from Cameroon.) *Candollea*, 46(1):85–94.
- SAVOLAINEN, O., PYHÄJÄRVI, T. et KNÜRR, T. (2007). Gene flow and local adaptation in trees. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 38:595–619.
- SCHWARTZ, D. (1992). Assèchement climatique vers 3000 BP et expansion Bantu en Afrique centrale atlantique : quelques réflexions. *Bull. Soc. géol. France*, 163(3):353–361.
- SCHWARTZ, D., DECHAMPS, R., ELENGA, H., LANFRANCHI, R., MARIOTTI, A. et VINCENS, A. (1995). Les savanes du Congo : une végétation spécifique de l'Holocène Supérieur. In CIFEG, éditeur : *Symposium de palynologie africaine*, pages 99–108. Publication Occasionnelle - CIFEG ; 1995/31.
- SCHWARTZ, G., LOPES, J. C., MOHREN, G. M. et PEÑA-CLAROS, M. (2013). Post-harvesting silvicultural treatments in logging gaps : A comparison between enrichment planting and tending of natural regeneration. *Forest Ecology and Management*, 293:57–64.
- SHEIL, D., JENNINGS, S. et SAVILL, P. (2000). Long-term permanent plot observations of vegetation dynamics in budongo, a ugandan rain forest. *Journal of Tropical Ecology*, 16(06):865–882.
- SHEIL, D., SALIM, A., CHAVE, J., VANCLAY, J. et HAWTHORNE, W. D. (2006). Illumination-size relationships of 109 coexisting tropical forest tree species. *Journal of Ecology*, 94(2):494–507.
- SIRY, J. P., CUBBAGE, F. W. et AHMED, M. R. (2005). Sustainable forest management : global trends and opportunities. *Forest Policy and Economics*, 7(4):551–561.
- SIST, P., GARCIA-FERNANDEZ, C. et FREDERICKSEN, T. S. (2008). Moving beyond reduced-impact logging towards a more holistic management of tropical forests. *Forest Ecology and Management*, 256:vii–ix.
- SIST, P., GOURLET-FLEURY, S. et PUTZ, F. E. (2012). The impacts of selective logging : Questionable conclusions. *BioScience*, 62(9):786–786.
- SMITH, M. J., BENÍTEZ-DÍAZ, H., CLEMENTE-MUÑOZ, M. f., DONALDSON, J., HUTTON, J. M., MCGOUGH, H. N., MEDELLIN, R. A., MORGAN, D. H., O'CRIODAIN, C. et OLDFIELD, T. E. (2011). Assessing the impacts of international trade on CITES-listed species : current practices and opportunities for scientific research. *Biological Conservation*, 144(1):82–91.
- SOSEF, M. S. M. (1994). *Refuge Begonias : Taxonomy, Phylogeny, and Historical Biogeography of Begonia Sect. Loasibegonia and Sect. Scutobegonia in Relation to Glacial Rain Forest Refuges in Africa*. Wageningen Agricultural University Papers, Studies in Begoniaceae 5.
- SÉPULCHRE, F., DAÏNOU, K. et DOUCET, J. (2008). étude de la vulnérabilité de 18 espèces ligneuses commerciales d'Afrique centrale reprises sur la liste rouge IUCN. rapport d'étude.
- SÉPULCHRE, F., FEDERSPIEL, M. et DOUCET, J.-L. (2014). Suivi et gestion des populations d'essences commerciales. Protection des espèces sensibles et viabilité écologique de l'exploitation. *Etudes sur le plan pratique de l'aménagement des forêts naturelles de production tropicales africaines. Volet 4 : Gestion durable et préconisations en vue de la certification*.

- STAQUET, A. (2013). *Structure génétique et délimitation d'espèces au sein du genre Lophira (Ochnaceae) en Afrique centrale et de l'ouest*. mathesis, Université des Antilles et de la Guyane, Ffaculté des sciences et naturelles.
- SUCHEL, J. (1988). Les régions climatiques du cameroun. les climats du cameroun. *Travaux de Géographie Tropicale*, 5:1–288.
- SWAINE, M., AGYEMAN, V., KYEREH, B., ORGLE, T., THOMPSON, J. et VEENENDAAL, E. (1997). *Ecology of Forest Trees in Ghana*, volume ODA Forestry Series 7. University of Aberdeen, Aberdeen, UK.
- SWAINE, M. et HALL, J. (1986). Forest structure and dynamics. *Plant Ecology in West Africa*, pages 47–93.
- SWAINE, M. et WHITMORE, T. (1988). On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Vegetatio*, 75(1-2):81–86.
- SWAINE, M. D. (1996). Rainfall and Soil Fertility as Factors Limiting Forest Species Distributions in Ghana. *Journal of Ecology*, 84(3):419–428.
- TARDY, C., VERNET, J.-L., SERVANT, M., FOURNIER, M., LEPRUN, J.-C., PESSENDA, L. C., SIPEDDINE, A., SOLARI, M.-E., SOUBIES, F., TURCQ, B., WENGLER, L., VACHER, S., JERÉMIE, S., CECCANTINI, G., CORDEIRO, R. et SCHEEL, R. (1996). Feux, sols et écosystèmes forestiers tropicaux. In ECOFIT, A. d. s., éditeur : *Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux*. Orstom-CNRS.
- TAYLOR, C. J. (1960). Synecology and silviculture in ghana. *Synecology and silviculture in Ghana*.
- THERRELL, M. D., STAHLER, D. W., MUKELABAI, M. M. et SHUGART, H. H. (2007). Age, and radial growth dynamics of *Pterocarpus angolensis* in southern Africa. *Forest ecology and management*, 244(1):24–31.
- THOMAS, E., JALONEN, R., LOO, J., BOSCHER, D., GALLO, L., CAVERS, S., BORDÁCS, S., SMITH, P. et BOZZANO, M. (2014). Genetic considerations in ecosystem restoration using native tree species. *Forest Ecology and Management*, 333:66–75.
- THOMAS, M. F. (2006). Lessons from the tropics for a global geomorphology. *Singapore Journal of Tropical Geography*, 27(2):111–127.
- USHER, M. B. (1966). A matrix approach to the management of renewable resources, with special reference to selection forests. *Journal of Applied Ecology*, pages 355–367.
- van GEMERDEN, B. S., OLFF, H., PARREN, M. P. E. et BONGERS, F. (2003). The pristine rain forest ? Remnants of historical human impacts on current tree species composition and diversity. *Journal of Biogeography*, 30:1381–1390.
- VAN TIEGHEM, P. (1901). Sur le genre lophire considéré comme type d'une famille distincte : les Lophiracées. *J. Bot.*, 15:168–194.
- VANDE WEGHE, J. (2004). Forêts d 'Afrique Centrale : la Nature et l'Homme. *ADIE, ECOFAC, FFEM, Commission Européenne, Editions Lannoos. a., Tielt, 367p.*

- VEENENDAAL, E., SWAINE, M., LECHA, R., WALSH, M., ABERBRESE, I. et OWUSU-AFRIYIE, K. (1996). Responses of West African forest tree seedlings to irradiance and soil fertility. *Functional Ecology*, 10(4): 501–511.
- VEENENDAAL, E., SWAINE, M., NEWBERY, D., PRINS, H. et BROWN, N. (1998). Limits to tree species distributions in lowland tropical rainforest. In *Dynamics of tropical communities : the 37th symposium of the British Ecological Society, Cambridge University, 1996.*, pages 163–191. Blackwell Science Ltd.
- VENEKLAAS, E. J. et POORTER, L. (1998). Growth and carbon partitioning of tropical tree seedlings in contrasting light environments. *Inherent variation in plant growth. Physiological mechanisms and ecological consequences. Leiden, the Netherlands : Backhuys Publishers*, pages 337–361.
- VERHEGGHEN, A., MAYAUX, P., DE WASSEIGE, C. et DEFOURNY, P. (2012). Mapping Congo Basin vegetation types from 300 m and 1 km multi-sensor time series for carbon stocks and forest areas estimation. *Biogeosciences*, 9(12):5061–5079.
- VERMEULEN, C. (2013). Enjeux autour des forêts congolaises. *Conjonctures congolaises 2013*, pages 101–113.
- VINCENS, A., BUCHET, G., SERVANT, M. et COLLABORATORS, E. M. (2010). Vegetation response to the "African Humid Period" termination in Central Cameroon (7° N) – new pollen insight from Lake Mbalang. *Climate of the Past*, 6(3):281–294.
- VINCENS, A., SCHWARTZ, D., ELENGA, H., REYNAUD-FARRERA, I., ALEXANDRE, A., BERTAUX, J., MARIOTTI, A., MARTIN, L., MEUNIER, J.-D., NGUETSOP, F., SERVANT, M., SERVANT-VILDARY, S. et WIRRMANN, D. (1999). Forest response to climate changes in Atlantic Equatorial Africa during the last 4000 years BP and inheritance on the modern landscapes. *Journal of Biogeography*, 26:879–885.
- VIVIEN, J. et FAURE, J.-J. (1985). *Arbres des forêts denses d'Afrique centrale*. Agence de Coopération Culturelle et Technique.
- VLEMINCKX, J., MORIN-RIVAT, J., BIWOLÉ, A. B., DAÏNOU, K., GILLET, J.-F., DOUCET, J.-L., DROUET, T. et HARDY, O. J. (2014). Soil charcoal to assess the impacts of past human disturbances on tropical forests. *PloS one*, 9(11):e108121.
- VOORHOEVE, A. G. (1965). Liberian high forest trees. *Liberian high forest trees*.
- WHITE, F. (1983). *The vegetation of Africa. A descriptive memoir to accompany the Unesco/AETFAT/UNSO vegetation map of Africa*, volume 75. IRD Editions.
- WHITE, L. et ABERNETHY, K. (1996). Guide de la végétation de la réserve de la Lopé. *Libreville, Gabon : Ecofac v, p.-illus., col. illus.. Fr Icones. Transl. from En. by B. Fontaine and A. Rouviere. Geog*, 5:224.
- WHITE, L. J. T. et OATES, J. F. (1999). New data on the history of the plateau forest of Okomu, southern Nigeria : an insight into how human disturbance has shaped the African rain forest. *Global Ecology and Biogeography*, 8:355–361.
- WIJMA (2007). Plan d'aménagement durable ufa 09-024. Report, Wijma Douala SARL.

- WIJMA (2011). Révision de Plan d'Aménagement : Unité Forestière d'Aménagement n° 09-021 (Province du Sud-Arrondissement de Ma'an). Report, Wijma Cameroun sa.
- WILLIG, M. R., KAUFMAN, D. M. et STEVENS, R. D. (2003). Latitudinal gradients of biodiversity : pattern, process, scale, and synthesis. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, pages 273–309.
- WILLIS, K., BENNETT, K. D., BURROUGH, S., MACIAS-FAURIA, M. et TOVAR, C. (2013). Determining the response of African biota to climate change : using the past to model the future. *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences*, 368(1625):20120491.
- WILLIS, K. J., GILLSON, L. et BRNCIC, T. M. (2004). How “Virgin” is Virgin Rainforest ? *Science*, 304:402–403.
- WOTZKA, H.-P. (2006). Records of activity : radiocarbon and the structure of Iron Age settlement in Central Africa. In WOTZKA, H.-P., éditeur : *Grundlegungen. Beiträge zur europäischen und afrikanischen Archäologie für Manfred K. H. Eggert*, page 271–289. Francke.
- WRIGHT, J. S. (2002). Plant diversity in tropical forests : a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia*, 130(1):1–14.
- WRIGHT, S. J. (2005). Tropical forests in a changing environment. *Trends in Ecology and Evolution*, 20(10): 553–560.
- YALIBANDA, Y. (1999). Phénologie en forêt dense de Ngotto (RCA) : bilan de trois années d'observation. *Actes du séminaire Forafri de Libreville, Gabon. CD-Rom «La gestion des forêts denses africaines aujourd'hui*.
- ZIMMERMAN, B. L. et KORMOS, C. F. (2012). Prospects for sustainable logging in tropical forests. *BioScience*, 62(5):479–487.

7 Annexes

Définition du profil écologique de l'azobé, *Lophira alata*, une espèce ligneuse africaine de grande importance : synthèse bibliographique et perspectives pour des recherches futures

Achille Bernard Biwolé ^(1,2,3), Nils Bourland ⁽¹⁾, Kasso Dainou ⁽¹⁾, Jean-Louis Doucet ^(1,3)

⁽¹⁾ Univ. Liège - Gembloux Agro-Bio Tech. Unité de Gestion des Ressources forestières et des Milieux naturels. Laboratoire de Foresterie des Régions tropicales et subtropicales. Passage des Déportés, 2. B-5030 Gembloux (Belgique). E-mail : achille.biwole@doct.ulg.ac.be

⁽²⁾ Université de Douala. École normale supérieure d'Enseignement technique. B.P. 1872. CAM-Douala (Cameroun).

⁽³⁾ École Régionale Post-Universitaire d'Aménagement et de Gestion Intégrés des Forêts et Territoires Tropicaux (ERAIFT). B.P. 15373 Kinshasa (RDC).

Reçu le 20 juin 2011, accepté le 16 mars 2012.

L'effort de gestion durable consenti depuis plus de deux décennies dans les forêts denses humides africaines continue d'être confronté à l'insuffisance des connaissances de ces écosystèmes. L'écologie des essences ligneuses demeure peu étudiée, rendant difficile toute possibilité de gestion durable sur le long terme. Cette situation est illustrée à travers la présente synthèse bibliographique sur l'écologie et la sylviculture de l'azobé, *Lophira alata* Banks ex C.F.Gaertn. (Ochnaceae), une espèce africaine de grande importance jugée « vulnérable » par l'UICN. La revue de littérature proposée met en exergue l'incertitude qui perdure sur la taxonomie de cette espèce, mais aussi de nombreuses insuffisances ou méconnaissances relatives à sa biologie de reproduction, ses conditions de régénération, ses paramètres de la dynamique des populations, ainsi que l'organisation spatiale de sa diversité génétique. Par manque d'informations sur ses exigences écologiques et les facteurs ayant historiquement influencé sa dynamique des populations, les essais sylvicoles menés à ce jour révèlent des résultats hasardeux qui restent pour majeure partie très mitigés. Remédier à ces diverses lacunes par une meilleure caractérisation de son écologie et des essais sylvicoles novateurs constituerait une contribution notable pour la gestion durable de ses populations.

Mots-clés. *Lophira alata*, écologie, sylviculture, gestion durable des forêts, forêt tropicale humide, morphologie végétale, arbre à buts multiples.

Definition of the ecological profile of *Lophira alata* (ekki), a major important African timber species: literature review and perspectives for future studies. Over two decades, labors made in order to promote sustainable management of African tropical forests are tackled to the lack of knowledge about this complex ecosystem. Ecological parameters of timber species are no more studied, this complicates long-term sustainable forest management. This literature review related to the ecology and silviculture of ekki, *Lophira alata* Banks ex C.F.Gaertn. (Ochnaceae), a main African timber species recorded as “vulnerable” in the IUCN Red List, will serve as a study's case. The planned literature review reveals the doubt about its taxonomy, as well as the lack of understanding concerning its reproductive biology, growth conditions, population dynamics parameters, and the spatial distribution of its genetic diversity. The deficiency of knowledge about its ecological needs and the factors which have historically influenced its population dynamics explain why most silvicultural trails provide hazardous and uncertain results. Remedying these gaps in order to improve its ecological characterization and innovative silvicultural trails, would be a significant contribution to the sustainable management of its populations.

Keywords. *Lophira alata*, ecology, silviculture, sustainable forest management, tropical rain forests, plant morphology, multipurpose trees.



New data on the recent history of the littoral forests of southern Cameroon: an insight into the role of historical human disturbances on the current forest composition

Achille B. Biwolé^{1,2,3,*}, Julie Morin-Rivat^{1,4}, Adeline Fayolle¹, Dieudonné Bitondo⁵, Laurent Dedry¹, Kasso Dainou¹, Olivier J. Hardy⁶ & Jean-Louis Doucet^{1,3}

¹Université de Liège, Gembloux Agro-Bio Tech, Département Ingénierie des biosystèmes, Axe Gestion des Ressources forestières, Passage des Déportés 2, BE-5030, Gembloux, Belgique

²Université de Douala, École Normale Supérieure d'Enseignement Technique, B.P. 1872 Douala, Cameroun

³École Régionale Postuniversitaire d'Aménagement et de Gestion Intégrés des Forêts et Territoires Tropicaux. B.P. 15373 Kinshasa, R.D. Congo

⁴Royal Museum for Central Africa, Service of Wood Biology, Leuvensesteenweg 13, BE-3080 Tervuren, Belgium

⁵Université de Douala, Faculté de Génie Industriel, Département d'Hygiène, Sécurité et Sureté Industrielle, B.P. 2701, Douala, Cameroun

⁶Université Libre de Bruxelles, Faculté des Sciences, Évolution Biologique et Écologie, CP160/12, avenue F.D. Roosevelt 50, BE-1050 Bruxelles, Belgique

*Author for correspondence: achille.biwole@gmail.com

Background and aims – Prior to European colonisation of Central Africa, human populations were dispersed through the forests, where they practiced slash-and-burn cultivation. From the 19th century they were progressively concentrated in villages along roads, leaving large areas of forest derelict. In south-western Cameroon, and elsewhere in Central Africa, forest canopy is dominated by long-lived light-demanding tree species, suggesting a possible role of human disturbance. The aim of this study was to bring new insights into the possible effect of historical human disturbances in terms of timing and spatial extent on the current forest composition.

Location – Wet evergreen littoral forest in south-western Cameroon.

Methods and key results – A combined vegetation sampling and archaeobotanical survey were conducted. Potsherds, oil-palm endocarps, and charcoal were found throughout the study area, suggesting generalised human occupation and anthropogenic fire. Human occupancy occurred in two periods: between 2200 and 1500 BP, and, more recently, beginning three centuries ago. High frequency of fire and the presence of *Elaeis guineensis* both dated recently (between 260 and 145 BP) suggest slash-and-burn shifting cultivation practices. These human-induced disturbances may coincide with the age of the current emergent light-demanding species, the age of which can be estimated around 200 years, or with the phases of drying climate recorded in the Central African forest in the early 18th century.

Conclusions – These results support the idea that historical human disturbances are one of the major factors that shaped the current forest composition in Central Africa.

Key words – Charcoal, forest composition, human disturbances, long-lived light-demanding tree species, oil-palm endocarps, potsherds, slash-and-burn cultivation, southern Cameroon.



Soil Charcoal to Assess the Impacts of Past Human Disturbances on Tropical Forests

Jason Vleminckx^{1*}, Julie Morin-Rivat^{2,3}, Achille B. Biwolé², Kasso Daïnou^{2,4}, Jean-François Gillet², Jean-Louis Doucet², Thomas Drouet⁵, Olivier J. Hardy¹

1 Service d'Évolution Biologique et Écologie, Faculté des Sciences, Université Libre de Bruxelles, Brussels, Belgium, **2** Laboratoire de Foresterie des Régions tropicales et subtropicales, Unité de Gestion des Ressources forestières et des Milieux naturels, Gembloux Agro-Bio Tech, Université de Liège, Gembloux, Belgium, **3** Laboratory of Wood Biology & Xylarium, Royal Museum for Central Africa, Tervuren, Belgium, **4** Laboratory of Applied Ecology, University of Abomey-Calavi, Cotonou, Benin, **5** Laboratoire d'Écologie Végétale et Biogéochimie, Faculté des Sciences, Université Libre de Bruxelles, Brussels, Belgium

Abstract

The canopy of many central African forests is dominated by light-demanding tree species that do not regenerate well under themselves. The prevalence of these species might result from ancient slash-and-burn agricultural activities that created large openings, while a decline of these activities since the colonial period could explain their deficit of regeneration. To verify this hypothesis, we compared soil charcoal abundance, used as a proxy for past slash-and-burn agriculture, and tree species composition assessed on 208 rainforest 0.2 ha plots located in three areas from Southern Cameroon. Species were classified in regeneration guilds (pioneer, non-pioneer light-demanding, shade-bearer) and characterized by their wood-specific gravity, assumed to reflect light requirement. We tested the correlation between soil charcoal abundance and: (i) the relative abundance of each guild, (ii) each species and family abundance and (iii) mean wood-specific gravity. Charcoal was found in 83% of the plots, indicating frequent past forest fires. Radiocarbon dating revealed two periods of fires: "recent" charcoal were on average 300 years old (up to 860 BP, $n = 16$) and occurred in the uppermost 20 cm soil layer, while "ancient" charcoal were on average 1900 years old (range: 1500 to 2800 BP, $n = 43$, excluding one sample dated 9400 BP), and found in all soil layers. While we expected a positive correlation between the relative abundance of light-demanding species and charcoal abundance in the upper soil layer, overall there was no evidence that the current heterogeneity in tree species composition can be explained by charcoal abundance in any soil layer. The absence of signal supporting our hypothesis might result from (i) a relatively uniform impact of past slash-and-burn activities, (ii) pedoturbation processes bringing ancient charcoal to the upper soil layer, blurring the signal of centuries-old Human disturbances, or (iii) the prevalence of other environmental factors on species composition.

Citation: Vleminckx J, Morin-Rivat J, Biwolé AB, Daïnou K, Gillet J-F, et al. (2014) Soil Charcoal to Assess the Impacts of Past Human Disturbances on Tropical Forests. PLoS ONE 9(11): e108121. doi:10.1371/journal.pone.0108121

Editor: Bruno Héroult, Cirad, France

Received: March 22, 2014; **Accepted:** August 25, 2014; **Published:** November 12, 2014

Copyright: © 2014 Vleminckx et al. This is an open-access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License, which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original author and source are credited.

Data Availability: The authors confirm that all data underlying the findings are fully available without restriction. All relevant data are within the paper and its Supporting Information files.

Funding: This study is part of the FRFC project (« Fonds pour la Recherche Fondamentale et Collective », convention n° 2.4577.10) entitled "Dynamics of tree and herbaceous communities of the tropical forests of Central Africa, in relation with past anthropogenic and climatic disturbance". J. Vleminckx and J. Morin-Rivat are funded by the "Fonds pour la formation à la Recherche dans l'Industrie et dans l'Agriculture (FRIA)". The authors gratefully acknowledge the CoForChange project funded through the ERA-net BiodivERSA (<http://www.coforchange.eu/fr/>). The authors declare that the funders only provided financial support for the field inventories and had no role in the study design, data collection and analysis, decision to publish, or preparation of the manuscript.

Competing Interests: The authors have declared that no competing interests exist.

* Email: jason.vleminckx@ulb.ac.be

Introduction

For a long time, many tropical forests have been viewed as "virgin" or "primary" ecosystems, undisturbed by anthropogenic activities. However, increasing evidence from different continents has suggested that these forests may actually hide influences of past Human disturbances [1]. In South-East Asia for example, it has been suspected that agricultural activities developed as early as 7000 BP in Papua New Guinea [2] and 8000 BP in Thailand [3], in areas covered today by lowland uninhabited rainforests. In Northwest Belize, Ross [4] demonstrated that modern tree species composition appeared to display important differences between areas of high and low settlement of ancient Maya, because of different intensities of past forest gardening (recruitment of useful species). Similarly, in central Amazonia, "terra preta" soils

covering an area of about 500 km², on which stands apparent "pristine" rainforests, have resulted from intense burning and agricultural activities occurring about 2500 BP, which have considerably enhanced the fertility of these soils and may thus have impacted floristic diversity [5].

In central African moist forests, accumulating evidences show that Human has had a profound impact on the vegetation dynamics during the three last millennia. While only sparse evidence is recorded for Human presence in central Africa during the early and middle Holocene [6,7], archaeological surveys have suggested a dramatic expansion of an ancestral Bantu population coming from the southern part of the actual Cameroon-Nigeria border during the third millennium BP [8]. Archaeobotanical data have indicated that this expansion coincided with an increasing seasonality in the precipitation regime that would have generated

a disruption of the forest cover and replaced it by savannas or open forest formations [9,10], and therefore facilitated the Human colonization of central Africa [11,12]. Direct evidence from pollen and diatom frequency diagrams have demonstrated increasing aridity in the region [13,14] during the second half of the third millennium BP (especially between 2400 and 2100 BP), while charred botanical remains from this period have indicated that Bantus introduced the culture of pearl millet (*Pennisetum glaucum*, Poaceae), which requires a prolonged dry season [15]. Moreover, charcoal dating and identification have revealed higher abundance of pioneer species characterizing open forest formations [16]. The dryer areas of Central Africa were then more subject to fires during the dry season, but even when more humid conditions returned, the forest did not regenerate immediately as fires continued to maintain an open vegetation. According to archeological data, these resilient fires may not have been naturally caused only but also prompted by slash-and burn agricultural activities introduced by Bantu farmers [16,17]. For some unclear reasons, a dramatic decline of Human occupation in Western Central Africa occurred about 1400 BP [7,18], and it is only around the late middle age (about 600 BP) that evidence for Human activities are found again in the region [6,19].

Nowadays, while natural openings are scarce in Central African moist forests, the upper canopy is often dominated by long-lived light-demanding tree species which seem to suffer from low regeneration rate underneath their own shade [20]. This has been explained by a decrease of forest clearing activities since Human settlements from deep forests zones have been forced to move along roadsides during the colonial period [21]. Considering these facts and the massive amounts of evidence (potsherds, charcoals, iron objects) recorded in the literature for ancient Human occupation in vast uninhabited regions of Central African forest [7,15], it has been suggested that until a recent past, the widespread practice of slash-and-burn agriculture by farmers may have favored the competitiveness of light-demanding species and profoundly influenced the dynamics of tree diversity organization.

The pioneer works of Jones [22,23] in the mahogany forest of Okomu (Nigeria) were among the firsts to link vegetation and past Human disturbances in African rainforests. Jones suggested that the abundance of old light-demanding species he observed resulted from intense past Human activities [19,22]. Mahogany forests found in Cameroon [24], Central African Republic [25,26], Republic of Congo [26] and Democratic Republic of the Congo [27] have been suspected to hide a similar history to those of Okomu [28]. More recently, Biwolé et al. [29] have emphasized coincidence between populations of light-demanding trees species and the age of the last Human disturbances in a forest of Southern Cameroon.

Therefore, if past slash-and-burn agricultural practices favored the establishment of light-demanding species and if their intensity was spatially heterogeneous, we expect a correlation between forest stand composition and signs of past Human disturbances, such as soil charcoal abundance. To our knowledge, this expectation has never been tested using an adequate statistical sampling design in tropical forests. To bridge this gap, we aimed to test the hypothesis that Human disturbance intensity varied in time and space and favored the establishment of long-lived light-demanding tree species in Central Africa. To do so, we have carried out tree inventories and soil charcoal analyses at a landscape scale in three rainforest areas located in Southern Cameroon, using soil charcoal abundance as a proxy for past slash-and-burn activities. We addressed the following specific questions: (1) Is charcoal abundance spatially structured through-

out the landscape and according to soil depth? (2) What is the age distribution of charcoal and is age related to soil depth? (3) What is the spatial structure of floristic and functional properties of local tree assemblages, considering: (i) species abundance, (ii) relative abundance of three regeneration guilds (pioneer, non-pioneer light-demanding, shade-bearer), and (iii) wood-specific gravity (i.e. g.cm^{-3} of wood, used as a proxy for shade-tolerance)? (4) Does soil charcoal abundance explain variation in local tree assembly properties?

Materials and Methods

Study area

Study areas corresponded to three forest logging concessions. Two of them, hereafter named Area 1 and Area 2, were located in South-East Cameroon while another, Area 3, was located in the South-Western part of the country (Figure 1). The vegetation of these areas consisted of transition formations between lowland evergreen and semi-evergreen moist tropical forest [24], where the upper canopy was dominated by typical long-lived light-demanding species like *Pericopsis elata* (Fabaceae) in Area 1, *Triplochiton scleroxylon* (Malvaceae) in Area 2 and *Lophira alata* (Ochnaceae) in Area 3. Topography was characterized by hilly and highly weathered plateaus displaying dense hydrographic networks, situated at an elevation of ca. 700 m a.s.l. in Areas 1 and 2, and ca. 500 m a.s.l. in Area 3. The climate within all study areas is equatorial, with mean annual temperatures of ca. 24–25°C and mean annual rainfall reaching ca. 1600–1700 mm (www.climatedata.eu). Rainfall displays a bimodal distribution, with a rainy season stretching from September to November and another from March to June, separated by two relatively less humid periods. Ferralsols constituted the most dominant type of soil, with substantial occurrence of Acrisols in Area 3 [30]. Permission to carry out our field inventories were provided by logging companies (contact details are given in Appendix S1).

Inventory sites

A total of twelve sites were inventoried, of which six were located in Area 1, three in Area 2 and three in Area 3 (Figure 1). Each site corresponded to a linear transect along which 11 to 20 rectangular plots (40×50 m) were set up every 250 m and georeferenced. This linear disposition of the plots within sites was designed to be able to apply torus-translation tests [31] (see details below). In Areas 1 and 2, sites were disposed along virtual transects extending over 101.5 and 66.5 km, respectively, while in Area 3, sites were irregularly disposed. Sites coordinates and the number of plots per site are given in Table S1 in File S1.

Charcoal abundance

At each corner and at the centre of each plot, we excavated a soil pit with an auger (5 cm diameter), collecting soil samples at the following depth layers (in cm): 0–10, 10–20, 20–40, 40–60, 60–80 and 80–100. The two uppermost layers were smaller in order to analyze charcoal abundance at finer resolution, as we suspected that charcoal reflecting recent Human disturbance were mostly located in these superficial soil layers. Soil charcoal abundance is classically quantified by determining its mass after sieving the soil volume in water [32,33]. This procedure being too time-consuming in the field for the large number of measures needed, we opted for a faster yet less precise method. Therefore, for each soil volume (280 cm^3 for 20 cm of vertical profile), we searched manually for charcoals remains and visually attributed a “charcoal abundance index” (CAI) defined as follows: 0 = absence of charcoal; 1 = charcoal traces (scattered pieces or powder) and/or

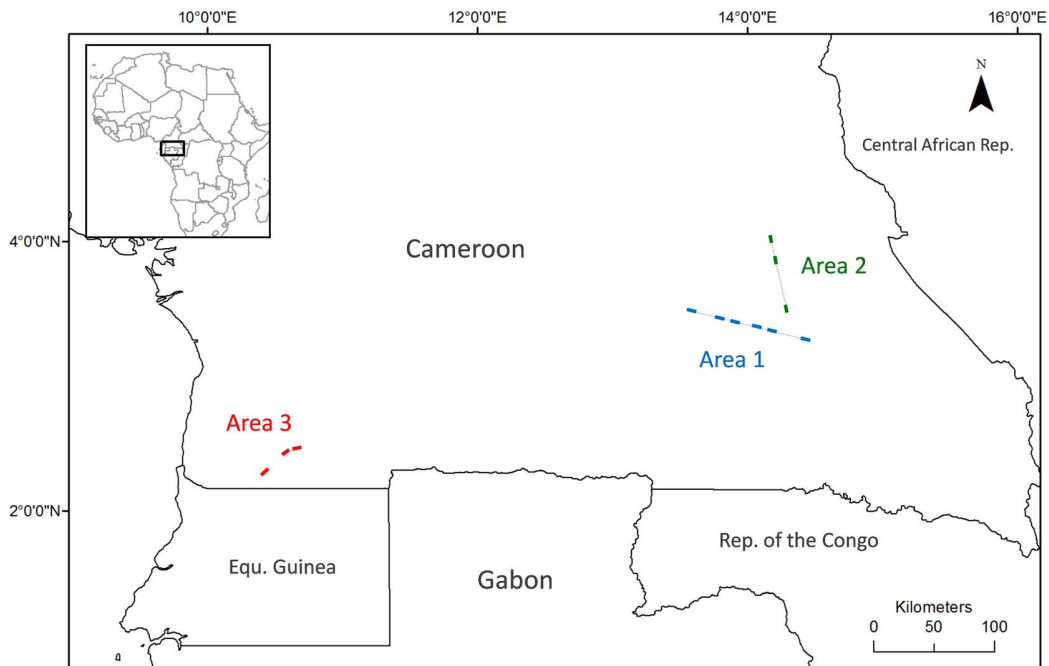


Figure 1. Geographical location of the three study areas. Each site is represented by a rectangle. Sites in Areas 1 and 2 are linearly disposed along a virtual transect represented by a dashed line.
doi:10.1371/journal.pone.0108121.g001

≤ 5 pieces with a length < 5 mm or 1 piece ≥ 5 mm; 2 = more than 5 pieces with a length < 5 mm and/or more than 1 piece ≥ 5 mm. CAI could not be estimated for layers deeper than 20 cm in site 4, due to logistic constraints. Within each of the three investigated areas, CAI was estimated by the same person (JV, JMR and ABB in Area 1, 2 and 3, respectively).

We validated our CAI method in two ways. First, we tested the correlation between our CAI and the real charcoal mass for 36 soil volumes (each of 140 cm³) excavated with an auger in a plot where previous digging revealed important charcoal presence (plot nr 2 of site 1, Area 1). For each volume, we first estimated the CAI, and then used a sieve of 2 mm mesh to collect all the charcoal pieces contributing significantly to the charcoal mass. We observed a significant correlation between CAI and $\ln(1+\text{charcoal mass, in mg})$ (r -Pearson = 0.91, $P < 0.001$) and no overlap of charcoal mass distributions between CAI values (see Appendix S2). Second, as Chabal [34] showed that the total number of charcoal particles found in a soil volume is highly correlated to the total charcoal mass, we tested the correlation between our CAI and the number of charcoal particles counted for the same soil volume on (i) 1510 soil volumes sampled in Area 2 where charcoals collected by hand were systematically counted, and (ii) 900 soil samples collected for another project (in Area 1) for which charcoals were collected using a sieve of 2 mm mesh. Pearson correlations between CAI and $\ln(1+\text{charcoal particles number})$ reached 0.92 and 0.93 in both datasets ($P < 0.001$, Appendix S2).

Radiocarbon dating

We selected 60 charcoal samples found at depth ranging from 5 to 150 cm collected in 37 random pits. In eight soil pits, charcoal samples from 2 to 5 different soil layers were dated to better assess the age-depth relationship. ¹⁴C dating was performed at the Poznań Radiocarbon Laboratory (Poland). Calibration was

performed under the OxCal v4.1.7 program [35–37] with the IntCal09 atmospheric calibration curve [38] and expressed in BP.

Species functional traits

Within each plot, we inventoried all the trees displaying a diameter at breast height (dbh) ≥ 20 cm. Over the three study areas, we found on average 32 individuals, 19 species, 18 genera and 13 families per plot. Table 1 summarizes abundance and diversity data for each study area. Species diversity was computed as the effective number of species expected in a random sample of $k = 2$ or $k = 100$ individuals [39], in order to give more weight to abundant and rare species, respectively. For all tree species identified in our plots, we compiled information on two key functional traits reflecting their shade-tolerance: regeneration guild (RG) and wood-specific gravity (WSG). Although well-defined classification of species in RG does not exist, three guilds could be defined, based on Hawthorne [40] and field observations in Central Africa (J. L. Doucet, A. Fayolle & J-F Gillet, pers. obs.; www.coforchange.eu): (i) pioneer species (P) require large gaps for establishment, (ii) non-pioneer light-demanding species (NPLD) can establish in shade but need a gap in the forest to grow to their full height, while (iii) shade-bearer species (SB) can be found in shade both as young and older plants. The relative abundance of each guild was computed for each of the 208 plots, after discarding unclassified species. WSG (g/cm³) was used because this variable reflects the diameter growth rate (see references in Slik [41]), as fast-growing (light-demanding) species are more likely to have lighter wood than slow-growing (shade-bearer) species [41,42]. The WSG of most species could be assessed using a database [43]. When WSG data was missing for a species we assigned it the average WSG of its congeneric species, based on previous evidence showing that WSG is phylogenetically conserved [44]. For each plot, we calculated the mean WSG weighted by species relative abundances. The number of species for which the RG and

Table 1. Abundance and diversity data for each study area.

	Area 1	Area 2	Area 3
Nr of 0.2-ha plots	120 (24 ha)	53 (10.6 ha)	35 (7 ha)
Nr of stems	3799	1699	1348
Total nr of identified ind.	3531 (93% ^a)	1693 (99.5%)	1335 (99%)
Nr of species	186	183	147
Dominant species	GS (8.2% ^a)	GS (8.3%)	BW (5.5%)
Nr of families	46	45	42
Dominant family	Annonaceae (15.5% ^a)	Annonaceae (20.0%)	Fabaceae (11.9%)
ENS(2)	51.2	50.5	54.1
ENS(100)	79.1	78.5	71.7
Nr of ind. assigned to a RG	3442 (97.5% ^a)	1576 (93.1%)	1263 (93.7%)
Nr of sp. assigned to a RG	172 (92.0% ^b)	155 (84.7%)	135 (91.8%)
Nr of ind. with WSG	3222 (91.2% ^a)	1577 (93.1%)	1217 (90.3%)
Nr of sp. with WSG	170 (91.4% ^b)	162 (88.5%)	131 (89.1%)
Nr of P	707 (20.5% ^c)	469 (29.8%)	261 (20.7%)
Nr of NPLD	761 (22.1% ^c)	306 (19.4%)	261 (20.7%)
Nr of SB	1974 (57.4% ^c)	801 (50.8%)	741 (58.7%)

RG = regeneration guild. P = Pioneers. NPLD = Non-Pioneer Light-Demanders. SB = Shade-bearers. ENS(2) or ENS(100) = effective number of species expected for a random sample of 2 or 100 individuals. Ind. = individuals. Sp. = species. WSG = wood-specific gravity (g/cm³). GS = *Greenwayodendron suaveolens* (Annonaceae). BW = *Blighia welwitschii* (Sapindaceae).

^aPercentage calculated over the total number of stems in the study area.

^bPercentage calculated over the total number of species in the study area.

^cPercentage calculated over the number of individuals assigned to a RG.

doi:10.1371/journal.pone.0108121.t001

WSG was known, as well as the abundance of each RG within each study area is represented in Table 1. A complete list of species, their corresponding RG and WSG, and their abundances in each study area is given in Table S2 in File S1.

Spatial patterns

For each study area, landscape differences between sites were tested using Kruskal-Wallis tests for the following variables calculated at the plot level: (i) mean CAI in two soil layers (see next section of materials and methods), (ii) relative abundance and relative basal area of each RG, (iii) mean WSG and (iv) the abundance of each sufficiently represented species and family (≥ 20 individuals). Tests were performed using function `kruskal.test` from R stats package [45]. Finer scale spatial patterns were assessed within each of the three areas by measuring the spatial autocorrelation of these variables using Moran's I statistic [46], here defined as:

$$I_{ij} = \frac{(x_i - \bar{x})(x_j - \bar{x})}{Var(x)} + \frac{1}{(n-1)}$$

where x_i and x_j are the values of variable x for samples i and j , respectively; \bar{x} and $Var(x)$ are, respectively, the mean and variance of variable x ; n is the total sample size. The second term is a sample bias correction, ensuring that the average I_{ij} over all existing i, j pairs is equal to zero. Autocorrelograms, representing the mean I_{ij} values for a set of spatial distance intervals against distance, allowed a visual characterization of spatial patterns. Mantel tests [47] between the I_{ij} matrix and the spatial distance matrix were used to assess the significance of spatial structure for each variable.

We analyzed the spatial autocorrelation of charcoal abundance using the CAI index obtained for each soil sample to assess patterns at contrasted spatial scales: within a soil pit (distinguishing adjacent, i.e. in contact, and non-adjacent soil layers), within a plot, within a site and among sites. At the plot level, spatial autocorrelation was also assessed for each RG relative frequency, mean WSG and the abundance of each sufficiently represented species and family. All spatial autocorrelation analyses were performed using software Torocor (Torocor 1.0, <http://ebe.ulb.ac.be/ebe/Software.html>) (see Appendices S3 and S4).

Testing correlation between light-demanding species and charcoal abundance

¹⁴C dating revealed a bimodal distribution in charcoal age: 16 out the 60 (27%) samples were dated between 80 and 860 BP (hereafter named "recent" charcoals, relatively speaking) and were only found in the upper soil layer (up to 25 cm), while 44 of them (73%) were dated more than 1500 BP ("ancient" charcoal) and found in the whole soil profile (Figure 2). Therefore, we estimated the abundance of soil charcoals at the plot level by computing, respectively, (i) the mean CAI value over both the 0–10 and 10–20 cm soil layers (proxy for "recent" fires) and (ii) the mean CAI value over the soil layers deeper than 20 cm (proxy for "ancient" fires).

For each study area taken individually, we then tested the correlation (at the plot level) between the mean CAI above and below 20 cm depth and: (1) the relative frequencies and relative basal areas of each RG, (2) the abundance of each species and family represented by at least 20 individuals (in the study area), and (3) the mean WSG. As classical correlation test is likely to be too liberal when analyzing spatial data, we tested the correlations using (i) a classical parametric test and (ii) a non-parametric torus-translation

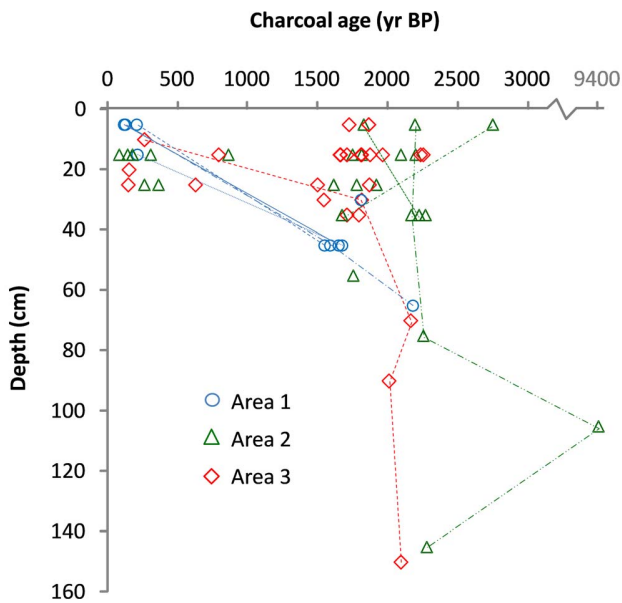


Figure 2. Age-depth relationship for 60 charcoal fragments sampled in the three areas investigated. Charcoals collected in a same soil pit are connected by a dashed line. doi:10.1371/journal.pone.0108121.g002

procedure taking spatial autocorrelation into account [31]. The latter consisted of generating randomized datasets where the correlation between variables was broken down while the spatial autocorrelation of each variable was kept intact. More specifically, within each site independently, the mean CAI values of the 20 plots were permuted among plots while keeping the original spatial order of plots (except at the extremities). This was like considering that the 20 plots of a site were situated along a ring and that CAI values were shifted by a random number of steps along the circle. 4999 of such permutations, independently repeated for each of the sites of a given area, were conducted to obtain null distributions of Pearson's correlation coefficients (computed using all plots). This allowed defining 95% confidence envelopes under the null hypothesis that there was no correlation between local CAI values and other variables. A test was significant when the observed correlation coefficient (i.e. without permutation) lied outside the 95% confidence envelope. By conserving the local structure (within site) of variables when permuting the objects, the torus-translation procedure tested the correlation at finer scale (i.e. within 3 to 5 km long transects) than the classic correlation test. Torus-translation analyses were performed using software Torocor (see Appendix S4).

Results

Charcoal ages and distribution

Charcoal was found as powder or entire fragments from 1 to 10 mm. It occurred at higher abundance between 20 and 60 cm in Area 1, between 10 and 40 cm in Area 2, and between 10 and 60 cm in Area 3 (see Appendix S3). It was present in 72, 83 and 94% of the plots between 0 and 20 cm deep in Areas 1, 2 and 3, respectively (89, 92 and 94% between 20 and 100 cm).

Radiocarbon dating revealed two distinct periods of ancient fires (Figure 2): 16 charcoal pieces were dated from 80 to 860 BP (hereafter “recent” charcoal), while 43 pieces were dated from 1495 to 2745 BP (hereafter “ancient” charcoal), and one sample was dated 9400 BP. All recent charcoal samples were found in the

upper 25 cm soil layer, while ancient charcoal was found at all depths. Beside this trend between recent and ancient charcoal, there was no relationship between age and depth for ancient charcoals, even within a same soil pith (Figure 2). Calibration details for all dated samples are available in Table S3 in File S1.

For each study area, CAI values within soil pits were much more similar between adjacent soil layers than between non-adjacent ones (Figure 3, left). The correlation between mean plot CAI in soil layers above and below 20 cm depth was highly significant in Areas 1 and 2 (r -Pearson = 0.56 and 0.51, respectively; $P < 0.001$ under bilateral torus-translation test) but not in Area 3 (r -Pearson = -0.09 ; $P = 0.66$). Among soil pits, there was a regular decrease of Moran's I values with the logarithm of the spatial distance within each study area (Figure 3, right). In particular, Moran's I values were always significantly positive between pits from a same plot, demonstrating a heterogeneity in charcoal abundance among plots within each area, although the relatively weak values found (< 0.1) also indicate a high heterogeneity of charcoal abundance at a very local scale (i.e. within plot). At larger spatial scales, considering plot level mean CAI values separately in the 0–20 cm and 20–100 cm soil layers, Mantel tests between Moran's I and spatial distance matrices were highly significant for both soil layers in Area 1 ($P < 0.01$; see Appendix S5) while no spatial structure was found in Areas 2 and 3. Consistently, these mean CAI values differed significantly among sites only in Area 1, where charcoal was more abundant in the western part (sites 1 to 3) than in the eastern part (sites 4 to 6; $P < 0.001$, see Table 2).

Floristic and functional traits spatial patterns

In Area 1, differences between sites and spatial autocorrelations were significant ($P < 0.05$) for each RG relative abundance and relative basal area, and for the mean WSG per plot, while fewer significant differences (Table 2) and spatial structures (Appendix S5) were observed within Areas 2 and 3. More specifically, the relative abundance and basal area of NPLD and P were not spatially structured in Area 2, whereas in Area 3, significant spatial autocorrelation was only observed for NPLD relative abundance and relative basal area. The proportion of species and families displaying significant spatial structure ranged between 35% and 65% within each study area (see Appendix S5). For each area, Kruskal-Wallis tests for difference of species abundances and family abundances between sites are given in Table S4 in File S1.

Correlations between vegetation characteristics and charcoal abundance

In Area 1, the abundance of charcoal in both the 0–20 cm and 20–100 cm soil layers (dominated by “recent” and “old” charcoals, respectively) and the relative abundance and basal area of NPLD decreased from West to East (sites 1 to 6), while the relative abundance and basal area of SB displayed the reverse pattern (Figure S1). Accordingly, Pearson correlations between NPLD relative abundance/relative basal area and CAI in each soil layer (measured at the plot level) were statistically significant using classical correlation tests (Table 3). However, these correlation coefficients became non-significant when using torus-translation tests which tested for within-site correlation and corrected for spatial autocorrelation. In Areas 2 and 3, all tests of correlation between vegetation characteristics and charcoal abundance were non-significant (Table 3). Finally, no significant correlation was observed between CAI and the abundance of any species or family in any study area, regardless of the test considered (see Appendix S6).

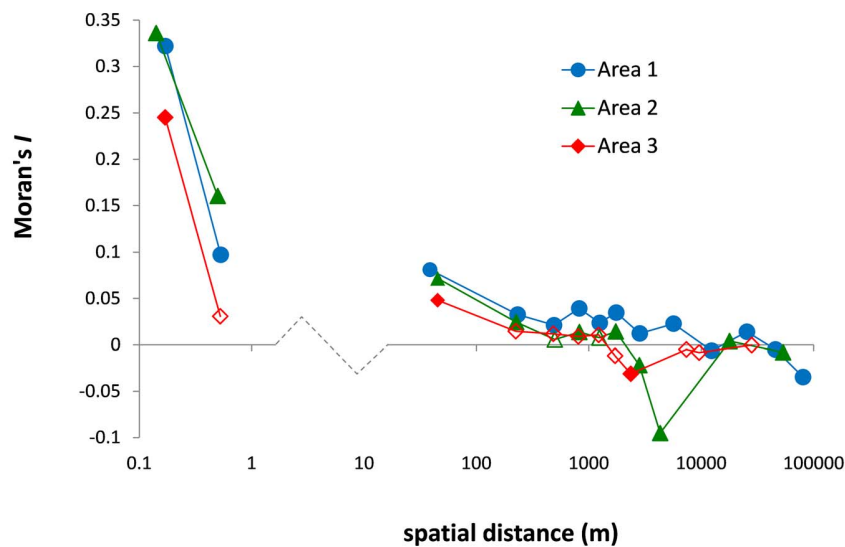


Figure 3. Autocorrelogram of CAI values for each study area: mean Moran's I computed for 12 to 14 distance intervals. On the left side ($<1\text{ m}$), the abscissa for the two first symbols represent the vertical distance between soil layers from a same pit, the left and right symbols distinguishing adjacent layers from non-adjacent layers, respectively. On the right side ($>10\text{ m}$), the abscissa corresponds to horizontal distance between soil volumes from different pits located in a same plot (first symbol between 10 m and 100 m), different plots of a same site (between 100 m and 5000 m) or different sites ($>5000\text{ m}$). Full symbols indicate significantly positive or negative Moran's I value ($P < 0.05$). doi:10.1371/journal.pone.0108121.g003

Discussion

Origin of soil charcoal: a bimodal age distribution

Charcoal was found in the majority of the plots in each study area and in every soil layers, although at a higher frequency for the layers lying between 10 or 20 cm and 60 cm deep, which is consistent with previous studies [48]. Radiocarbon dating revealed two periods of ancient fires, with 16 samples dated between 80 to 860 BP (“recent” charcoals), and 43 samples between 1500 to 2200 BP (plus one dated 9400 BP; “ancient” charcoals). This bimodal age distribution has already been observed in previous ^{14}C dates distributions from other Central African countries [16,48]. It is also consistent with previous archeological evidence from Gabon and Cameroon pointing out high Human population density during the third millennium BP up to a few centuries afterwards, followed by a gap of Human occupation during the Middle Age [6,19]. This congruence between the abundances of charcoal and archeological artifacts through time supports the hypothesis that charcoal would mainly result from human-mediated fires. Ancient charcoals were found throughout the whole soil profile while recent ones were only found in the superficial soil layers (0–25 cm; Figure 2). For ancient charcoal, the absence of any age-depth relationship might be due to soil profile mixing (pedoturbation) resulting from biotic or abiotic agents. The main biotic agents in tropical soils are termites and ants [49–52] but earthworms [53], rodents, wind-fallen trees or tree uprooting can also play a role [54], while the main abiotic factor is colluvium [55] when located downhill or on a steep slope.

Charcoal abundance displays significant spatial structure

Charcoal was found in all sites, suggesting that Human impacted the whole forest cover in every study areas, especially in Area 3, where charcoal was present in 94% of the plots. Its abundance, however, displayed significant spatial autocorrelation at different scales, reflecting differential intensity of past disturbance across each region. At the smallest spatial scale, charcoal

abundance was highly correlated between adjacent layers of a same pit, but the correlation dropped sharply when non-adjacent layers were compared. Hence, charcoal tended to occur as relatively small aggregates in the soil. There was also a regular decay of spatial autocorrelation with the logarithm of the horizontal distance, indicating spatial heterogeneity among plots and sites. In Area 1, a substantial part of the spatial autocorrelation can be explained by an East-West increase in charcoal abundance among sites (Figure S1), which could reflect a landscape gradient ($\sim 100\text{ km}$) in the intensity of past slash-and-burn activities along the transect. In this area, as well as in Area 2, the correlation between charcoal abundance (at the plot level) in the 0–20 cm and the 20–100 cm soil layers was highly significant, according to both classic correlation tests and torus-translation tests (the latter testing within site correlation), indicating that the similarity of charcoal abundance between both layers occurred at the landscape scale (among sites) but also locally (within a site). Unfortunately, it cannot be assessed whether this correlation indicates that slash-and-burn agriculture was concentrated in the same places over the last centuries and c. 2000 years ago because the upper soil layer contains a mixture of both recent and ancient charcoal.

Local distribution of light-demanding species does not seem to be explained by charcoal abundance

In all study areas, most of the identified species could be categorized in a RG and characterized by a WSG. The few uncategorized species may either have a non-well known ecology or very large ecological amplitudes for light conditions. At the plot level, the relative abundance or basal area of each RG, as well as the mean WSG, displayed significant spatial autocorrelation in Area 1, while only two to three of these variables were spatially structured in Areas 2 and 3 (see Appendix S5).

Under our initial hypothesis, slash-and-burn agriculture favored the establishment of pioneer (P) species, which were then replaced by non-pioneer light demanding (NPLD) species within less than a

Table 2. Mean charcoal abundance index (CAI) and functional trait variables per site, and Kruskal-Wallis tests for among sites differences within each study area (using values computed at the plot level).

	Functional traits										
	CAI ^a		20-100	WSG ^b	P-a	NPLD-a	SB-a	P-b	NPLD-b	SB-b	
Site 1	0.29	0.37	0.62	0.29	0.28	0.43	0.34	0.36	0.31		
Site 2	0.29	0.44	0.64	0.18	0.32	0.50	0.24	0.43	0.35		
Site 3	0.16	0.27	0.66	0.15	0.20	0.65	0.19	0.35	0.45		
Site 4	0.18	.	0.62	0.25	0.27	0.47	0.31	0.37	0.31		
Site 5	0.11	0.30	0.65	0.16	0.16	0.68	0.28	0.21	0.51		
Site 6	0.14	0.16	0.62	0.24	0.14	0.62	0.41	0.20	0.41		
p-value^c	***	***	***	**	***	***	**	***	**		
Site 7	0.47	0.35	0.59	0.32	0.20	0.48	0.47	0.23	0.30		
Site 8	0.35	0.28	0.58	0.35	0.22	0.44	0.43	0.26	0.31		
Site 9	0.56	0.41	0.64	0.24	0.15	0.61	0.37	0.22	0.41		
p-value	0.43	0.39	***	*	0.16	***	0.31	0.77	*		
Site 10	0.40	0.38	0.62	0.19	0.27	0.55	0.26	0.42	0.32		
Site 11	0.42	0.36	0.65	0.23	0.15	0.62	0.28	0.25	0.47		
Site 12	0.38	0.55	0.64	0.22	0.20	0.58	0.27	0.32	0.41		
p-value	0.78	0.19	0.39	0.53	**	0.46	0.97	*	0.18		

Sites 1 to 6, 7 to 9, and 10 to 12 correspond to Areas 1, 2 and 3, respectively.

^aCharcoal abundance index (0-20 cm and 20-100 cm).

^bWood-specific gravity (g/cm³).

^cp-value of a Kruskal-Wallis test among sites: *p-value <0.05; **p-value <0.01; *** p-value <0.001. P/NPLD/SB = Pioneers/Non-Pioneer Light-Demanders/Shade-Bearers. a = relative abundance. b = relative basal area. doi:10.1371/journal.pone.0108121.t002

Table 3. Pearson correlations between CAI in two soil layers (0–20 cm and 20–100 cm) and variables related to species functional traits.

	Area 1	Area 2	Area 3
	r^b	r	r
P	–0.05	–0.03	0.08
	<i>–0.15</i>	<i>–0.21</i>	<i>0.00</i>
NPLD	0.20*	–0.26	0.24
	<i>0.28***</i>	<i>0.10</i>	<i>–0.13</i>
SB	–0.09	0.19	–0.26
	<i>–0.07</i>	<i>0.15</i>	<i>0.11</i>
P relative basal area	–0.18	–0.07	–0.04
	<i>–0.20</i>	<i>–0.12</i>	<i>–0.06</i>
NPLD relative basal area	0.19	–0.08	0.24
	<i>0.28**</i>	<i>0.06</i>	<i>–0.14</i>
SB relative basal area	0.00	0.17	–0.21
	<i>–0.06</i>	<i>0.08</i>	<i>0.20</i>
WSG^a	0.02	–0.01	0.16
	<i>–0.10</i>	<i>0.12</i>	<i>0.08</i>

P/NPLD/SB = relative abundance of Pioneers/Non-Pioneer Light-Demanders/Shade-Bearers.

^aWood-specific gravity (g/cm^3).

^b r -Pearson correlation between row variable and CAI in the (i) 0–20 cm (upper line) and (ii) the 20–100 cm (bottom line; values in italics) soil layers. "***" indicates significant test with the classic correlation test: * $p < 0.05$ ** $p < 0.01$ *** $p < 0.001$. All the tests based on toroidal translations were non-significant.

doi:10.1371/journal.pone.0108121.t003

century and, eventually, shade-bearer (SB) species became dominant after a few centuries. Hence, we expected a positive correlation between CAI of the upper layer, reflecting partially the intensity of centuries-old fires, and the relative abundance of NPLD. In Area 1, the relative abundance of NPLD was indeed significantly positively correlated with the abundance of charcoals from the 0–20 cm ($r = 0.2$; $P = 0.03$) soil layer, but also with charcoal from the 20–100 cm ($r = 0.28$; $P = 0.005$) soil layer, when using a classic correlation test, not correcting for spatial autocorrelation. This is due to the parallel decay of charcoal and NPLD abundances among the six sites from West to East, which may have revealed a causal relationship if the intensity of past slash-and-burn agriculture had been stronger in the West. However, as such pattern has not been observed in the other two areas, and as toroidal translation tests also indicated that no correlation between RG relative abundance (and basal area) and soil charcoal abundance occurred within site, the among site correlation in Area 1 may well be spurious.

In Area 2 and Area 3, no significant correlations were detected. In fact, for the specific hypothesis that NPLD trees would have been favored by recent fires, we can note that while there is indeed a positive correlation between CAI in the upper soil layer and the relative abundance or basal area of NDPL in Area 1 and 3 (r -Pearson ranging from 0.19 to 0.24), the correlations become negative in Area 2 (r -Pearson ranging from -0.08 to -0.26). Hence, variation in floristic composition cannot be clearly explained by the abundance of soil charcoal.

We therefore suggest several explanations for the absence of significant signal. First, assuming a link between tree age and diameter for the entire community, we suspected that most of the trees of our dataset were too young to reflect the last Human disturbances, generating statistical noise. Nevertheless, correlation coefficients between light-demanding species frequencies and CAI

did not increase after eliminating the smallest trees of our dataset (dbh < 30 , < 40 , < 50 , < 60 and < 70 cm, not shown).

Second, we assumed that charcoal from the superficial soil layer may sometimes be removed or covered by allocthonous materials due to colluvium processes, in such a way that it cannot be detected anymore. However, even after removing plots potentially subject to colluvium processes, i.e. located on a steep slope or downhill, correlation tests remained non-significant (not shown). Thus, if pedoturbation affects charcoal abundance, it is rather due to biotic agents (e.g. termites or ants). The latter could have "contaminated" the superficial soil layer (0–20 cm) with "ancient" charcoal, explaining why 59% of the dated charcoals found in the 0–25 cm soil layer were "ancient" (> 1500 BP). By mixing with recent charcoals near the soil surface, ancient charcoals inevitably skewed our estimation of the abundance of "young" vs. "old" charcoals" (as recent and ancient material cannot be distinguished in the field) and therefore generated important statistical noise when testing our correlations.

Third, the absence of correlation may be due to an inappropriate study scale. Indeed, under our hypothesis, a correlation between charcoal abundance and the prevalence of light-demanding species is expected provided that there is sufficient spatial heterogeneity in the intensity of slash-and-burn agriculture to imprint a spatial heterogeneity in the abundance of light-demanding species. However, widespread and repeated slash-and-burn agriculture over the landscape may have favored light-demanding species on a large scale without causing substantial spatial heterogeneity on a more local scale.

Finally, it remains possible that the impact of past slash-and-burn agriculture on the floristic composition of forest stands is weak compared to the impact of other factors, like soil properties, climatic gradients (expected to be weak in our study areas), the

history of forest establishment (e.g. forest regression ca. 3000 BP), or even stochastic processes structuring the distribution of species.

Conclusions

Investigating the role of past Human disturbances on tropical tree communities had, to our knowledge, never been explored with an adequate statistical design based on soil charcoal. Charcoal remains were found in most of the plots in each study area, revealing frequent and widespread past forest fires in SE and SW Cameroon, presumably prompted by slash-and-burn agricultural activities. Fires occurred during two very distinct periods, one lying from ca. 80 to 850 BP and another from ca. 1500 to 2800 BP. The abundance of charcoal and non-pioneer light-demanding tree species were both spatially structured and positively correlated in only one of the three study areas. However, the reverse pattern was observed in Area 2 and correlations were non-significant at a local scale when correcting for spatial autocorrelation. Testing alternative hypotheses on the drivers of floristic composition should give more insights to confirm or not whether charcoal is an appropriate proxy to study the impacts of past Human disturbances, and whether these disturbances have significantly modified present-day tree species assemblages in Central African moist forests.

Supporting Information

Figure S1 Mean site values of each RG relative abundance and CAI in Area 1. Values were computed at the plot level. Mean CAI was computed over two soil layers: 0–20 and 20–100 cm. Note that data are missing for the 20–100 cm soil layer in site 4. N-P = Non-Pioneer.
(TIF)

File S1 Tables S1–S4. Table S1 (in File S1) Sites Coordinates and number of plots per site. Table S2 (in File S1) Abundances and functional traits of all species inventoried in the three study areas. Table S3 (in File S1) Dates BP of 60 charcoal samples.

References

- Willis KJ, Gillson L, Brncic TM (2004) How “virgin” is virgin rainforest? *Science* 304: 402–403.
- Denham TP, Haberle SG, Lentfer C, Fullagar R, Field J, et al. (2003) Origins of Agriculture at Kuk Swamp in the Highlands of New Guinea. *Science* 301: 189–193.
- Keech L (2003) Looking into the Gap: Land Use and the Tropical Forests of Southern Thailand. *Asian Perspectives* 42(1): 72–95.
- Ross N (2011) Modern tree species composition reflects ancient Maya “forest gardens” in northwest Belize. *Ecological Applications* 21: 75–84.
- Glaser B, Birk JJ (2012) State of the scientific knowledge on properties and genesis of Anthropogenic Dark Earths in Central Amazonia (terra preta de Indio). *Geochimica et Cosmochimica Acta* 82: 39–51.
- Oslisly R (1996) The middle Ogooué valley, Gabon: Cultural changes and palaeoclimatic implications of the last four millennia. The growth of farming communities in Africa from the equator southwards, Vol. Azania XXIX-XXX (ed. by J.E.G. Sutton), pp. 324–331. The British Institute in Eastern Africa, London.
- Oslisly R, White L, Bentaleb I, Favier C, Fontugne M, et al. (2013) Climatic and cultural changes in the west Congo Basin forests over the past 5000 years. *Philosophical Transactions of the Royal Society, B* 368, 20120304.
- Wotzka H-P (2006) Records of activity: radiocarbon and the structure of Iron Age settlement in Central Africa. In *Grundlegungen. Beiträge zur europäischen und afrikanischen Archäologie für Manfred K.H. Eggert* (ed. HP. Wotzka), pp. 271–289. Tübingen, Germany.
- Elonga H, Schwartz D, Vincens A, Bertaux J, De Namur C, et al. (1996) Diagramme pollinique holocène du lac Kitina (Congo): mise en évidence de changements paléobotaniques dans le massif forestier du Mayombe. *CR Acad Sc* 323: 403–410.
- Shanahan T, Beck JW, Overpeck JT, McKay NP, Pigati JS, et al. (2012) Late Quaternary sedimentological and climate changes at Lake Bosumtwi Ghana:

Table S4 (in File S1) Mean sites values of each variable tested for their difference between sites, in each study Area.
(DOCX)

Appendix S1 Contact details of logging companies.
(DOCX)

Appendix S2 Datasets used to calibrate the charcoal abundance index.
(XLSX)

Appendix S3 Files to be used in Torocor software for testing spatial autocorrelation of charcoal abundance at multiple spatial scales.
(XLSX)

Appendix S4 Plot values for spatial autocorrelation and correlation tests on Torocor.
(XLSX)

Appendix S5 Results of spatial autocorrelation tests for each variable of Appendix S4.
(XLSX)

Appendix S6 Pearson correlations between all variables, tested by a torus-translation procedure.
(XLSX)

Acknowledgments

We gratefully acknowledge the following logging companies for their logistic support: Pallisco (M. Rougeron, L. Douaud, P. Lagoute, R. Feteke), WIJMA Cameroun S.A. and SFID (Société Forestière et Industrielle de la Doumé/Doumé Forestry Company). We also thank Adeline Fayolle (Gembloux Agro-Bio Tech) for providing data on species functional traits thanks to the European-funded CoForChange project.

Author Contributions

Analyzed the data: JV TD OH. Contributed reagents/materials/analysis tools: JV JMR KD JFG JLD TD OH. Wrote the paper: JV JMR KD JFG JLD TD OH. Contributed to field inventories: JV JMR ABB KD JFG JLD. Organized radiocarbon dating of charcoal samples: JMR.

- New constraints from laminae analysis and radiocarbon age modeling. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 361–362: 49–60.
- Schwartz D (1992) Assèchement climatique vers 3 000 B.P. et expansion Bantu en Afrique centrale atlantique: quelques réflexions. *Bull. Soc. Géol. France* 163(3): 353–361.
- Maley J (1992) Mise en évidence d’une péjoration climatique entre ca 2500 et 2000 ans BP en Afrique tropicale humide. *Bulletin de la Société Géologique de France* 163: 363–365.
- Vincens A, Schwartz D, Bertaux J, Elenga H, de Namur C (1998). Late Holocene Climatic Changes in Western Equatorial Africa Inferred from Pollen from Lake Sinnda, Southern Congo. *Quaternary Research* 50: 34–45.
- Ngomanda A, Neumann K, Schweizer A, Maley J (2009) Seasonality change and the third millennium BP rainforest crisis in southern Cameroon (Central Africa). *Quaternary Research* 71: 307–318.
- Neumann K, Bostoen K, Höhn A, Khalheber S, Ngomanda A, et al. (2011) First farmers in the Central African rainforest: A view from southern Cameroon. *Quaternary International* 249: 53–62.
- Hubau W (2013) Exploring charcoal as a natural archive for palaeofire and vegetation history of the Mayombe, Democratic Republic of the Congo. PhD thesis, Ghent University.
- Van Gemerden BS, Ollif H, Parren MPE, Bongers F (2003) The pristine rain forest? Remnants of historical Human impacts on current tree species composition and diversity. *Journal of Biogeography* 30: 1381–1390.
- Morin-Rivat J, Fayolle A, Gillet J-F, Bourland N, Gourlet-Fleury S, et al. (2014). New evidence of Human activities during the Holocene in the Lowland Forests of the Northern Congo Basin. *Radiocarbon* 56: 209–220.
- White LJT, Oates JF (1999) New data on the history of the plateau forest of Okomu, southern Nigeria: an insight into how Human disturbance has shaped the African rain forest. *Global Ecology and Biogeography* 8: 355–361.

20. Swaine MD, Hall JB (1988) The mosaic theory of forest regeneration and the determination of forest composition in Ghana. *Journal of Tropical Ecology* 4: 253–269.
21. Clist B (2005) Des premiers villages aux premiers Européens autour de l'estuaire du Gabon: Quatre millénaires d'interactions entre l'homme et son milieu. PhD thesis, Université Libre de Bruxelles, Brussels. 938p.
22. Jones EW (1955) Ecological studies of the rainforest of southern Nigeria IV. The plateau forest of the Okomu Forest Reserve, Part 1. The environment, the vegetation types of the forest, and the horizontal distribution of species. *Journal of Ecology* 43: 564–594.
23. Jones EW (1956) Ecological studies of the rain forest of southern Nigeria IV. The plateau forest of the Okomu Forest Reserve, Part 2. The reproduction and history of the forest. *Journal of Ecology* 44: 83–117.
24. Letouzey R (1985) Notice de la carte phytogéographique du Cameroun au 1/500.000. Institut de la Carte Internationale de la Végétation, Toulouse and Institut de la Recherche Agronomique, Yaoundé (Cameroun).
25. Boulvert Y (1986) Carte phytogéographique de la république centrafricaine au 1/1 000 000. Orstom, Paris, France.
26. Fayolle A, Engelbrecht B, Freycon V, Mortier F, Swaine M, et al. (2012) Geological Substrates Shape Tree Species and Trait Distributions in African Moist Forests. *PLoS ONE* 7(8): e42381. doi:10.1371/journal.pone.0042381.
27. Lebrun J, Gilbert G (1954) Une classification écologique des forêts du Congo. Publication INEAC série scientifique 63, INEAC, Bruxelles.
28. Fay JM (1997) The ecology, social organization, populations, habitat and history of the western lowland gorilla (*Gorilla gorilla gorilla* Savage and Wyman 1847). PhD thesis, Washington University, Washington D.C.
29. Biwolé AB, Morin-Rivat J, Fayolle A, Bitondo D, Dedry L, et al. (2014). New data on the recent history of the littoral forests of southern Cameroon: an insight into the role of historical human disturbances on the current forest composition. *Plant Ecology and Evolution*, 148 (1). In press.
30. WRB (2006) World reference base for soil resources. 2nd edition. FAO, IUSS, ISRIC (Eds.) World Soil Resources Reports No. 103. FAO, Rome, 145 p.
31. Harms KE, Condit R, Hubbell SP, Foster RB (2001) Habitat association of trees and shrubs in a 50-ha neotropical forest plot. *Journal of Ecology* 89: 947–959.
32. Talon B, Payette S, Filion L, Delwaide A (2005) Reconstruction of the long-term fire history of an old-growth deciduous forest in Southern Québec, Canada, from charred wood in mineral soils. *Quaternary Research* 64: 36–43.
33. Talon B (2010) Reconstruction of Holocene high altitude vegetation cover in the French Southern Alps: evidence from soil charcoal. *The Holocene* 20: 34–44.
34. Chabal L (1997) *Forêts et sociétés en Languedoc (Néolithique final, Antiquité tardive): Vanthracologie, méthode et paléoécologie*. Documents d'archéologie française, 63, éd. de la Maison des sciences de l'Homme, Paris: 189 p., 50 fig., 2 annexes, lex., bib.
35. Bronk Ramsey C (1995) Radiocarbon calibration and analysis of stratigraphy: The OxCal program. *Radiocarbon* 37(2): 425–430.
36. Bronk Ramsey C (2001) Development of the radiocarbon calibration program OxCal. *Radiocarbon* 43(2A): 355–363.
37. Bronk Ramsey C, Staff RA, Bryant CL, Brock F, Kitagawa H, et al. (2012) A Complete Terrestrial Radiocarbon Record for 11.2 to 52.8 kyr B.P. *Science* 338(6105): 370–374.
38. Reimer PJ, Baillie MGL, Bard E, Bayliss A, Beck JW, et al. (2009) IntCal09 and Marine09 radiocarbon age calibration curves, 0–50,000 years cal BP. *Radiocarbon* 51(4): 1111–1150.
39. Dauby G, Hardy OJ (2011) Sampled-based estimation of diversity sensu stricto by transforming Hurlbert diversities into effective number of species. *Ecography* 34: 001–012.
40. Hawthorne WD (1995) Ecological profiles of Ghanaian forest trees. Oxford Forestry Institute, Department of Plant Sciences, University of Oxford.
41. Slik JWF (2005) Assessing tropical lowland forest disturbance using plant morphological and ecological attributes. *Forest Ecology and Management* 205: 241–250.
42. Chave J, Coomes D, Jansen S, Lewis SL, Swenson NG, et al. (2009) Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology Letters* 12: 351–366.
43. Zanne AE, Lopez-Gonzalez G, Coomes DA, Ilic J, Jansen S, et al. (2009) Global wood density database. *Dryad*. Identifier: <http://hdl.handle.net/10255/dryad.235>.
44. Slik JWF (2006) Estimating species-specific wood density from the genus average in Indonesian trees. *Journal of Tropical Ecology* 22: 481–482.
45. R Development Core Team. (2009) R: A language and environment for statistical computing. In: R Foundation for Statistical Computing (Ed.), Vienna, Austria.
46. Moran PAP (1948) The interpretation of statistical maps. *Journal of the Royal Statistical Society B* 10: 243–251.
47. Mantel N (1967) The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer Research* 27: 209–220.
48. Gillet J-F (2013) Les forêts à Marantaceae au sein de la mosaïque forestière du nord de la république du Congo: origines et modalités de gestion. PhD thesis, Université de Liège - Gembloux Agro-bio Tech.
49. Lee KE, Wood TG (1971) Termites and soils. Academic Press, London, UK. New York, USA.
50. Miklós AAW (1992) Biodynamique d'une couverture pédologique dans la région de Botucatu (Brésil-SP). PhD thesis Université Paris-6, France.
51. Mc Brearty S (1990) Consider the humble termite: Termites as agents of post-depositional disturbance at African archaeological sites. *Journal of Archaeological Science* 17: 111–143.
52. Araujo AGM (2013) Bioturbation and the upward movement of sediment particles and archaeological materials: comments on Bueno, et al. *Journal of Archaeological Science* 40: 2124–2127.
53. Lavelle P (1983) The soil fauna of tropical savannas. Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam, the Netherlands.
54. Johnson DL (1990) Biomantle evolution and the redistribution of earth materials and artifacts. *Soil Science* 149: 84–102.
55. Gouveia SEM, Pessenda LCR (2000) Datation par le ¹⁴C de charbons inclus dans le sol pour l'étude du rôle de la remontée biologique de matière et du colluvionnement dans la formation de latosols de l'état de Sao Paulo, Brésil. *C. R. Acad. Sci. Paris, Earth and Planetary Sciences* 330: 133–138.