

Dynamique des populations d'azobé, *Lophira alata* Banks ex C. F. Gaertn., et implications pour sa gestion durable au Cameroun

Achille Bernard BIWOLÉ^{1, 2, 3}
Dakis-Yaoba OUEDRAOGO²
Jean Lagarde BETTI⁴
Nicolas PICARD⁵
Vivien ROSSI^{6, 7, 8}
Sébastien DELION⁹
Paul LAGOUTE¹⁰
Sylvie GOURLET-FLEURY^{6, 7}
Philippe LEJEUNE²
Jean-Louis DOUCET^{2, 3}

¹ Université de Douala
École normale supérieure d'enseignement
technique - Département Génie forestier
BP 1872, Douala - Cameroun

² Université de Liège
Gembloux Agro-Bio Tech
Forest is life
Passage des Déportés 2,
5030 Gembloux - Belgique

³ École régionale postuniversitaire
d'aménagement et de gestion intégrés
des forêts et territoires tropicaux
BP 15373, Kinshasa
République démocratique du Congo

⁴ Université de Douala - Faculté des sciences
Département de biologie des organismes
végétaux - BP 24 157, Douala - Cameroun

⁵ FAO - Forestry Department
Rome - Italie

⁶ Forêts et Sociétés - Univ Montpellier, Cirad
Montpellier - France

⁷ Cirad - UPR Forêts et Sociétés
BP 2572, Yaoundé - Cameroun

⁸ UMMISCO, Université Yaoundé I
BP 337, Yaoundé - Cameroun

⁹ Wijma Cameroun SA
Bonandjo-Avenue Charles de Gaulle
BP 1616, Douala - Cameroun

¹⁰ Pallisco SARL
Avenue des Cocotiers 478
BP 394, Douala - Cameroun

**Auteur correspondant /
Corresponding author:**
Achille B. Biwolé –
achille.biwole@gmail.com



Photo 1.
Pied d'azobé (*Lophira alata*).
Photo J.-L. Doucet.

Doi : 10.19182/bft2019.342.a31670 – Droit d'auteur © 2019, Bois et Forêts des Tropiques © Cirad – Date de soumission : 10 janvier 2019 ;
date d'acceptation : 4 mars 2019 ; date de publication : 15 octobre 2019.



Licence Creative Commons :
Attribution - Pas de Modification 4.0 International.
Attribution-NoDerivatives 4.0 International (CC BY-ND 4.0)

Citer l'article / To cite the article

Biwolé A. B., Ouédraogo D.-Y., Betti J. L., Picard N., Rossi V., Delion S., Lagoute P., Gourlet-Fleury S., Lejeune P., Doucet J.-L., 2019. Dynamique des populations d'azobé, *Lophira alata* Banks ex C. F. Gaertn., et implications pour sa gestion durable au Cameroun. Bois et Forêts des Tropiques, 342 : 55-68. Doi : <https://doi.org/10.19182/bft2019.342.a31670>

RÉSUMÉ

Dynamique des populations d'azobé, *Lophira alata* Banks ex C. F. Gaertn., et implications pour sa gestion durable au Cameroun

L'impact de l'exploitation forestière sur le renouvellement du stock de bois d'œuvre reste largement méconnu en Afrique centrale du fait du manque de données sur la dynamique des populations d'arbres exploités. C'est en particulier le cas pour l'azobé, *Lophira alata*, un bois d'œuvre de grande valeur commerciale. L'objectif de cette étude est double : quantifier l'effet du type forestier et de l'exploitation sur la croissance de l'azobé et simuler l'évolution du stock exploitable et du taux de reconstitution après exploitation. Nous avons effectué pendant trois ans un suivi annuel de la croissance et de la mortalité dans trois types forestiers au Cameroun : en forêt sempervirente, en forêt mixte et en forêt semi-caducifoliée. Le recrutement a été étudié uniquement en forêt mixte, sous deux conditions : en milieu exploité et non exploité. Nous avons calibré, avec ces données, un modèle matriciel de Usher. Douze scénarios d'exploitation ont été simulés en faisant varier le diamètre minimum d'exploitation de 60, 70 et 80 cm, et l'intensité de prélèvement des arbres de 100 à 40 %. La croissance de l'azobé est influencée à la fois par le type forestier et l'exploitation. Les arbres de forêt sempervirente ont une croissance plus faible jusqu'à 50 cm de diamètre, alors que la croissance maximale prédite pour ce type forestier est la plus élevée. L'exploitation a par ailleurs stimulé la croissance. Enfin, l'exploitation de l'azobé ne respecte pas le principe du rendement soutenu : ses taux de croissance à long terme varient entre 0,54 et 0,83 %. Pour garantir la durabilité de son exploitation au Cameroun, une sylviculture dynamisant la croissance des futurs arbres exploitables, ainsi que leur régénération, s'avère indispensable.

Mots-clés : azobé, croissance, dynamique des populations, gestion durable, *Lophira alata*, modélisation, Cameroun, Afrique centrale.

ABSTRACT

Population dynamics of Azobé, *Lophira alata* Banks ex C. F. Gaertn., and implications for their sustainability in Cameroon

The impacts of logging on the recovery of timber stocks are still largely unknown in Central Africa due to the lack of data on the dynamics of the tree populations concerned. This is particularly the case for Azobé, *Lophira alata*, a commercially valuable timber species. This study had a twofold aim: (i) to quantify the effects of the forest type and logging on the growth of Azobé and (ii) to simulate changes in timber stocks and their recovery rate after logging. Growth and mortality were monitored annually for three years in forests of three different types in Cameroon: evergreen, mixed and semi-deciduous. Recruitment was investigated in mixed forest only, both logged and untouched. The data were used to calibrate an Usher matrix model. Twelve logging scenarios were simulated by varying the minimum logging diameter from 60 cm to 70 cm and 80 cm, and extraction intensity from 100 to 40%. The findings show that Azobé growth is influenced by both forest type and logging. In evergreen forest, trees grew more slowly up to a diameter of 50 cm, although the predicted maximum growth rate for this type of forest is higher. Logging was found to stimulate growth. Finally, logging of Azobé does not conform to the principle of sustainable yields, as the long-term growth rates vary from 0.54 to 0.83%. To ensure that Azobé can be logged sustainably in Cameroon, it is essential to introduce silvicultural methods that boost the growth of future timber trees and their regeneration.

Keywords: Azobé, growth, population dynamics, sustainable management, *Lophira alata*, modelling, Cameroon, Central Africa.

RESUMEN

Dinámica de las poblaciones de Azobé, *Lophira alata* Banks ex C. F. Gaertn., e implicaciones para su gestión sostenible en el Camerún

El impacto de la explotación forestal en la renovación del stock de madera estructural permanece ampliamente desconocido en África Central a causa de la falta de datos sobre la dinámica de las poblaciones de árboles explotados. Es el caso particular del Azobé, *Lophira alata*, una madera estructural de gran valor comercial. El objetivo de este estudio era doble: (i) cuantificar el efecto del tipo forestal y de la explotación sobre el crecimiento del Azobé y (ii) simular la evolución del stock explotable y de la tasa de reconstitución después de la explotación. Hemos efectuado durante tres años un seguimiento anual del crecimiento y de la mortalidad en tres tipos de bosques del Camerún: bosque perennifolio, bosque mixto y bosque semicaducifolio. El reclutamiento fue estudiado únicamente en los bosques mixtos, bajo dos condiciones: en medio explotado y en medio no explotado. Calibramos, con estos datos, un modelo matricial de Usher. Se simularon doce escenarios de explotación haciendo variar el diámetro mínimo de explotación de 60, 70 y 80 cm, y la intensidad de toma de muestras de los árboles de 100 hasta 40 %. El crecimiento del Azobé está influido a la vez por el tipo de bosque y la explotación. Los árboles de bosque perennifolio tienen un crecimiento más débil, hasta 50 cm de diámetro, mientras que el crecimiento máximo predicho para este tipo de bosque es el más elevado. La explotación, por otra parte, estimuló el crecimiento. En conclusión, la explotación del Azobé no respeta el principio del rendimiento sostenido: sus tasas de crecimiento a largo plazo varían entre 0,54 y 0,83 %. Para garantizar la durabilidad de su explotación en el Camerún, resulta indispensable una silvicultura que dinamiza el crecimiento de los futuros árboles explotables, así como su regeneración.

Palabras clave: Azobé, crecimiento, dinámica de las poblaciones, gestión sostenible, *Lophira alata*, modelización, Camerún, África Central.

Introduction

Les forêts denses humides d'Afrique centrale forment la deuxième plus grande étendue de forêt tropicale continue au monde après l'Amazonie (Mayaux *et al.*, 2013). Une proportion importante de ces forêts (28 %) est destinée à la production industrielle du bois (FRM, 2018). Cette activité est certainement amenée à s'étendre au regard de son importance économique et de son rôle dans le développement des pays de la région (de Wasseige *et al.*, 2014).

Au cours des deux dernières décennies, les pays d'Afrique centrale ont adopté des législations favorables à la gestion durable (Nasi *et al.*, 2012). Un plan d'aménagement des concessions forestières est notamment requis pour assurer l'exploitation soutenue des espèces commerciales tout en préservant les fonctions écologiques et sociales des forêts (Nasi *et al.*, 2012). Environ 29,3 millions d'hectares de forêts sont actuellement gérés sur cette base, dont 9,8 millions sont certifiés sous un label indépendant (FRM, 2018). Cependant, la capacité de ce mode de gestion à assurer une exploitation soutenue et durable des forêts tropicales continue d'être débattue (Brandt *et al.*, 2016, 2018 ; Karsenty et Hardin, 2018). En effet, bien que l'exploitation soit sélective et que ses effets sur les stocks de carbone et la biodiversité soient réduits, le renouvellement des stocks de bois d'œuvre est souvent compromis. Gourlet-Fleury *et al.* (2013) ont montré que, pour certaines espèces, 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 populations d'arbres en forêt est crucial (Pearce *et al.*, 2003).

Mieux connaître les paramètres de la dynamique des populations d'arbres de chaque espèce commerciale s'avère essentiel pour élaborer des scénarios de gestion raisonnée (Favrichon *et al.*, 1998). Les différentes espèces d'arbres des forêts tropicales montrent des caractéristiques propres en termes de recrutement, de croissance et de mortalité (Swaine *et al.*, 1987). En outre, ces paramètres varient avec les types de forêts (Phillips *et al.*, 2004) et leurs stades de succession (Sheil *et al.*, 2000). Favrichon *et al.* (1998) soulignent aussi l'influence de la topographie, du sol, de l'espèce, de l'histoire individuelle de l'arbre, de la compétition et du stade architectural.

Les éléments favorisant le recrutement et la croissance ne sont pas forcément ceux qui augmentent la mortalité. Dans les forêts matures peu perturbées, le taux de recrutement des arbres tend à être similaire à leur taux de mortalité (Lieberman et Lieberman, 1987). De plus, les arbres auraient tendance à croître plus vite lorsque les nutriments du sol sont abondants (Wright *et al.*, 2011) et sous des régimes de précipitations élevées (Costa *et al.*, 2010). En outre, à partir de 10 cm de diamètre, la mortalité ne dépend plus de la taille des arbres (Swaine *et al.*, 1987) et correspondrait à un taux constant qui se maintiendrait entre les classes de diamètre et dans le temps (Lieberman et Lieberman, 1987). La croissance se révèle par contre fortement liée au diamètre initial de l'arbre

(Gourlet-Fleury, 2004), les très faibles accroissements étant souvent observés sur des arbres de petit diamètre. Enfin, si l'exploitation affecte la croissance, voire le recrutement, l'effet sur la mortalité est moins manifeste (Gourlet-Fleury, 2004).

Malgré l'imprécision des données actuelles (Sépulchre *et al.*, 2014), des modèles de dynamique forestière sont utilisés pour prédire l'évolution des populations d'arbres exploitées. Ainsi, le 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 et que les prélèvements portent sur la totalité des tiges exploitables. Un taux de reconstitution minimal de 40 à 75 % à l'issue du premier cycle de coupe est actuellement exigé dans la plupart des pays d'Afrique centrale (Sépulchre *et al.*, 2014). Toutefois, plusieurs auteurs considèrent qu'utiliser de tels modèles, sous l'hypothèse que l'ensemble des tiges exploitables sera prélevé, et sans être capable de calculer la dispersion autour de la moyenne, limite toute évaluation robuste de l'impact de l'exploitation forestière (Picard et Gourlet-Fleury, 2008).

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 tels que le modèle matriciel de Usher (Usher, 1966). Ce modèle permet de décrire l'évolution temporelle des populations d'arbres structurées en classes de diamètre et peut être adapté pour tenir compte de l'impact de l'exploitation et de la relation qui lie la croissance au diamètre des arbres (Picard *et al.*, 2012).

Très peu d'études ont jusqu'à présent eu recours à de tels modèles pour prédire l'impact de l'exploitation forestière sur le renouvellement du stock des bois exploités (Putz *et al.*, 2012). Il y a donc un besoin réel de quantifier l'évolution de la production future des bois d'œuvre dans le cadre d'un aménagement durable des forêts en Afrique centrale. La présente étude vise à déterminer si l'exploitation de l'azobé, *Lophira alata* Banks ex C. F. Gaertn. (Ochnaceae), est durable. Plus spécifiquement, il s'agit de simuler l'évolution du stock exploitable et du taux de reconstitution de l'espèce dans les forêts de production au Cameroun. Nous avons aussi simulé le recrutement qui serait nécessaire pour stabiliser, voire augmenter, le stock exploitable. Enfin, nous avons vérifié si le type forestier (Phillips *et al.*, 2004) et l'exploitation, précisément l'effet sur la croissance de la réduction de la compétition liée à l'éclaircie de l'exploitation, influençaient la croissance en diamètre des arbres (Rozendaal *et al.*, 2010). L'effet de ces facteurs sur les autres paramètres de la dynamique des populations n'a pu être mesuré, en raison du temps de suivi nécessaire pour détecter les variations éventuelles de ces paramètres (Bedel *et al.*, 1998).

Matériels et méthodes

Sites d'étude

L'étude a été réalisée de 2011 à 2014 sur quatre sites (figure 1) localisés dans trois types de forêts au Cameroun : en forêt sempervirente (Mamfé), en forêt mixte, entre les types sempervirent et semi-caducifolié (Maan), et en forêt semi-caducifoliée (Boumba). Ces sites correspondent à des concessions forestières sous aménagement durable. Le site Mamfé (5°18' N - 5°49' N, 8°49' E - 9°07' E) est situé dans le département de la Manyu. Les deux sites de Maan 1 et Maan 2 (2°10' N - 2°29' N, 10°11 E - 10°53' E) sont situés dans le département de la Vallée du Ntem et le site Boumba (3°01' N - 3°23' N, 14°05' E - 14°31' E) est situé dans le département du Haut Nyong. Ces concessions sont gérées par les sociétés Wijima (Mamfé, Maan 1, Maan 2) et Pallisco (Boumba). Les caractéristiques environnementales (pluviométrie et végétation) et la densité de tiges d'azobé dans ces sites sont présentées dans le tableau I. Au cours des trente dernières années, seul le site Maan 2 a fait l'objet d'une exploitation industrielle en 2010, d'une intensité de prélèvement de 1,7 tige/ha.

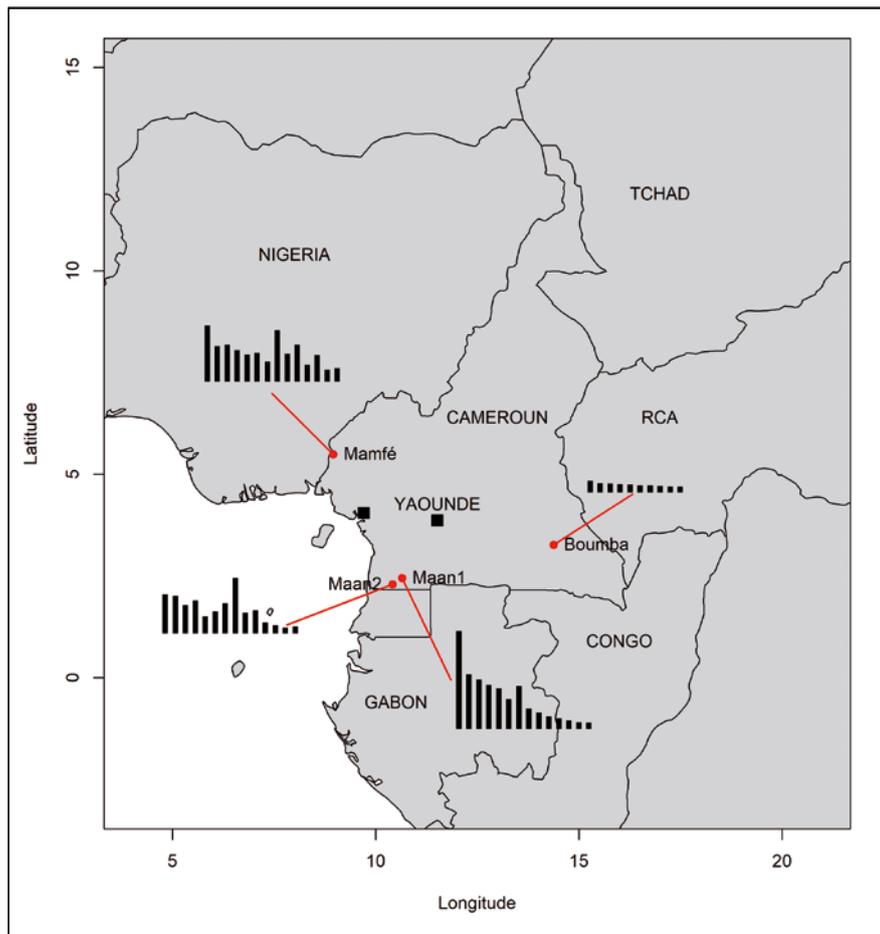


Figure 1.

Localisation des quatre sites d'étude et répartition de la densité de tiges d'azobé par classe de 10 cm d'amplitude dans les types forestiers étudiés au Cameroun. La limite inférieure de la classe 1 est fixée à 20 cm de diamètre et les effectifs dans cette classe sont de 0,19, 0,13, 0,35 et 0,03 tige/ha, à Mamfé, Maan 2, Maan 1 et Boumba, respectivement.

Espèce étudiée

L'azobé est un grand arbre des forêts denses humides d'Afrique centrale et une des cinq espèces de bois d'œuvre les plus exploitées dans cette région. Il est exploité en Afrique centrale à partir d'un diamètre minimum d'exploitation (DME) variant de 60 à 80 cm, avec un cycle de coupe (rotation) allant de 20 à 30 ans selon les pays (Sépulchre *et al.*, 2014). Les structures diamétriques de l'azobé dans les quatre sites d'étude sont présentées dans la figure 1. L'azobé est souvent associé aux forêts sempervirentes, mais peut se retrouver en forêt semi-caducifoliée, notamment le long des vallées et des grands cours d'eau (Biwolé *et al.*, 2012). Il est rarement présent à plus de 800 m d'altitude. L'azobé tolère les sols pauvres (Veenendaal *et al.*, 1998). Les arbres fructifient dès 34 cm de diamètre et produisent régulièrement des fruits à partir de 45 cm de diamètre (Doucet, 2003). Les fruits sont dispersés par le vent, certains pouvant être transportés à plus de 200 m du semencier. L'azobé présente à la fois les aptitudes de croissance d'une espèce pionnière, avec une croissance maximale des plantules entre 24 et 43 % de pleine lumière, et les capacités de survie d'une espèce héliophile non pionnière, suite à la très faible mortalité des plantules à de très faibles éclaircissements (Biwolé *et al.*, 2015).

Dispositif expérimental

Le dispositif d'étude est composé de deux types de dispositifs destinés à optimiser la qualité de l'information collectée (Picard et Gourlet-Fleury, 2008) : les sentiers (4 sentiers au total) et les parcelles (2 parcelles de 9 ha chacune), 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 mesurer le recrutement. Trois sentiers ont été installés dans les trois types forestiers, soit respectivement un à Mamfé, désigné Mamfé-FS-nex, pour Mamfé-forêt sempervirente-non exploitée ; un à Maan1-FM-nex, pour Maan 1-forêt mixte-non exploitée ; un à Boumba-FSD-nex, pour Boumba-forêt semi-caducifoliée-non exploitée. Un quatrième sentier a été installé à Maan2-FM-exp, pour Maan 2-forêt mixte-exploitée, en 2010, afin d'évaluer l'effet de l'exploitation sur la croissance des arbres, par comparaison avec le site Maan1-FM-nex, situé dans le même type forestier (tableau I). Pour améliorer les prédictions sur l'évolution du stock exploité et le taux de reconstitution, une parcelle a été installée dans chacun des deux sites de Maan et visait à étudier spécifiquement le recrutement dans un type forestier donné, après exploitation.

En 2011, un total de 666 arbres de dhp (ou à 30 cm au-dessus des déformations) ≥ 10 cm a été intégré dans les sentiers. Suivant les recommandations de Picard et Gourlet-Fleury (2008), les arbres étaient répartis sur une large gamme de diamètres, avec un diamètre moyen variant peu entre les sites situés en zone non exploitée (tableau I). De 2011 à 2014, le diamètre de chaque arbre a annuellement été mesuré dans les sentiers et son statut (vivant ou mort) relevé. De même, tous les nouveaux individus de dhp ≥ 5 cm ont été recensés dans les parcelles. Enfin, un inventaire de tous les arbres avec un dhp ≥ 20 cm, de toutes les espèces, a été réalisé en 2011 dans les deux parcelles de Maan1-FM-nex et Maan2-FM-exp. Ces données ont permis de déterminer la surface terrière d'un peuplement exploité (22,3 m²/ha) et non exploité (26,5 m²/ha) dans cette région, fournissant ainsi une variable quantitative de structure du peuplement, qui traduit l'exploitation sélective industrielle.

Analyse de l'effet du type forestier sur la croissance

Pour tester l'effet du type forestier sur la croissance des arbres, trois types de modèles de croissance (puissance, log-normal, Korf) ont été ajustés pour chacun des trois types forestiers retenus. La formulation générale de ces modèles, exprimant l'accroissement individuel de l'arbre en fonction de son diamètre (équation 1), est dérivée de la fonction log-normale souvent utilisée pour ce type de modélisation (Engone Obiang *et al.*, 2012) :

$$A_i = AM \exp \left\{ - \left[Y \ln \left(\frac{K}{D_i} \right) \right]^2 \right\} \quad (\text{équation 1})$$

où A_i est l'accroissement annuel moyen de l'arbre i entre 2011 et 2014, D_i (en cm) est le diamètre moyen de l'arbre i entre 2011 et 2014, et G , Y , K sont les paramètres à esti-

mer ; AM correspond à l'accroissement maximum (en cm/an) des arbres, Y au paramètre de forme de la courbe de croissance, et K au diamètre moyen (en cm) des arbres présentant cet accroissement.

L'expression du modèle puissance à deux paramètres α et β (équation 2) utilisée est :

$$A_i = \alpha D_i^\beta \quad (\text{équation 2})$$

L'expression du modèle de Korf à trois paramètres R , P , Y (équation 3) utilisée est :

$$A_i = R D_i \left[\ln \frac{P}{D_i} \right]^{1+Y} \quad (\text{équation 3})$$

Nous avons sélectionné le modèle le mieux adapté en comparant l'ajustement des trois modèles aux données sur la base du coefficient de détermination et du critère d'information Akaike.

Analyse de l'effet spécifique de l'exploitation sur la croissance

Pour tester l'effet spécifique de l'exploitation sur la croissance des arbres, le modèle log-normal de croissance a été ajusté pour chacun des deux sites de Maan1-FM-nex et Maan2-FM-exp. Le choix de ce modèle a été orienté par les mêmes raisons que celles évoquées précédemment dans l'analyse de l'effet du type forestier sur la croissance des arbres. L'équation de régression pour ce modèle (équation 4) est la suivante :

$$\ln(A_i) = d.P + a + b.\ln(D_i) + c[\ln(D_i)]^2 \quad (\text{équation 4})$$

où A_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, P est la parcelle où était localisé l'arbre i en 2011, et a , b , c et d sont les paramètres de l'équation à estimer.

Tableau I.

Caractéristiques environnementales (pluviométrie, végétation), densités totales (effectif ≥ 20 cm dhp), stock exploitable (densité \geq DME), diamètre de l'arbre de surface terrière moyenne (cm) et nombre d'arbres suivis dans le dispositif d'étude. Mamfé-FS-nex correspond à Mamfé-forêt sempervirente-non exploitée, Maan1-FM-nex correspond à Maan1-forêt mixte-non exploitée, Maan2-FM-exp correspond à Maan 2-forêt mixte-exploitée, Boumba-FSD-nex correspond à Boumba-forêt semi-caducifoliée-non exploitée.

Sites	Superficie (ha)	Densité de tiges (N/ha)	Stock exploitable	Diamètre (cm)			Caractéristiques environnementales		Dispositif expérimental		
				Minimum	Maximum	Moyen (écart-type)	Précipitations (mm/an)	Types de forêt	Type de dispositif	Croissance, mortalité (nombre d'arbres suivis)	Recrutement (superficie parcelle en ha)
Mamfé-FS-nex	81 550	1,29	0,77	5,92	73,57	38,42 (35,34)	2 477	FS	Sentier	200	*
Maan1-FM-nex	36 440	1,37	0,53	5,76	77,63	38,67 (35,93)	1 705	FM	Sentier + parcelle	214	9
Maan2-FM-exp	73 318	0,99	0,55	5,64	63,64	26,28 (26,48)	1 705	FM	Sentier + parcelle	151	9
Boumba-FSD-nex	11 805	0,10	0,03	5,64	64,77	38,01 (33,88)	1 550	FSD	Sentier	101	*

* Données non collectées.

Construction du modèle matriciel d'Usher

Dans cette étude, le modèle matriciel d'Usher a été retenu pour simuler l'évolution du taux de reconstitution et du stock exploitable de l'azobé après exploitation dans les deux sites de Maan. Les propriétés du modèle de Usher sont décrites en détail dans Picard *et al.* (2012). 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 ainsi 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 grâce à l'équation 4, qui intègre l'effet de l'exploitation. La matrice de transition du modèle est construite à partir des mesures spécifiques et répétées du recrutement, de la mortalité et de la croissance. La valeur propre réelle maximale positive de la matrice correspond au taux de croissance asymptotique de la population (λ).

Ce taux peut être interprété comme un indice de durabilité de l'exploitation, car il indique ce qu'il pourrait se passer sur le long terme si les conditions actuelles (recrutement, mortalité, croissance) étaient maintenues : si $\lambda > 1$, la population augmente ; si $\lambda = 1$, la population tend vers un effectif constant et est en équilibre ; si $\lambda < 1$, la population diminue indéfiniment.

Nous avons considéré dans le modèle un taux commun

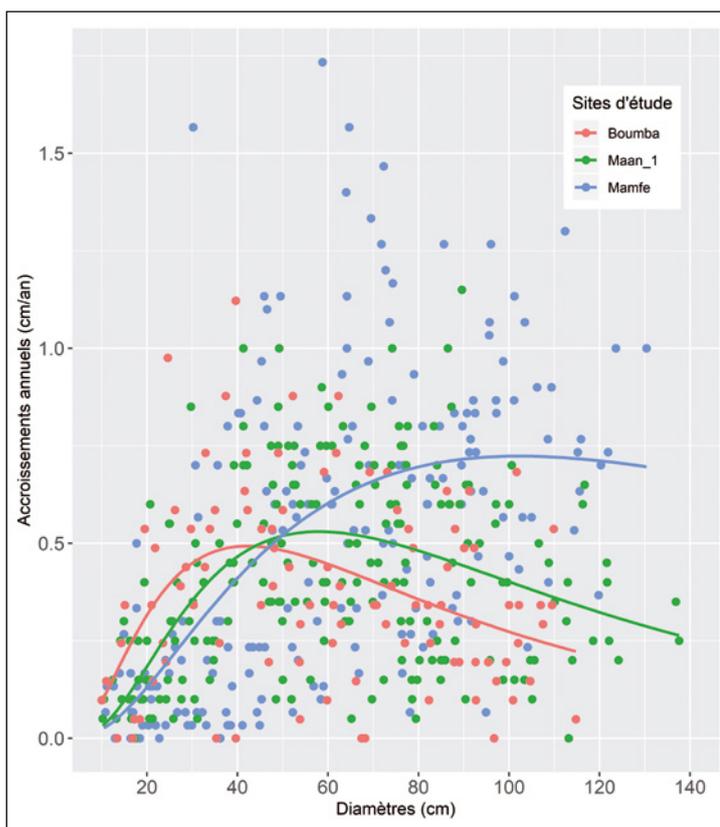


Figure 2.

Variation de l'accroissement individuel en fonction du diamètre des arbres pour chacun des trois types forestiers de Mamfé-FS-nex, Maan 1-FM-nex et Boumba-FSD-nex. Mamfé-FS-nex correspond à Mamfé-forêt sempervirente-non exploitée, Maan1-FM-nex correspond à Maan 1-forêt mixte-non exploitée et Boumba-FSD-nex correspond à Boumba-forêt semi-caducifoliée-non exploitée.

(turnover) pour la mortalité et le recrutement, en raison de la durée trop courte de suivi pour détecter une différence significative de mortalité ou de recrutement entre les sites ou entre les traitements. En fait, considérer un taux de turnover commun à la mortalité et au recrutement est une hypothèse neutre qui assure que la dynamique des populations à long terme de l'azobé ne sera déterminée ni par le recrutement ni par la mortalité. Ce taux a été calculé comme le ratio des moyennes du nombre d'arbres morts et du nombre d'arbres recrutés sur le nombre d'arbres initialement vivants dans les sentiers en 2011 et le nombre d'arbres présents dans les parcelles en 2014 (équation 5), et a l'avantage de présenter une variance plus faible (Nicolas Picard, *com. pers.*) :

$$t = \frac{(r + m)}{(N + M)} \quad (\text{équation 5})$$

où t est le taux de turnover commun à la mortalité et au recrutement, r est le nombre d'arbres recrutés en 2014, m est le nombre d'arbres morts en 2014, N est le nombre d'arbres inventoriés dans les parcelles en 2011 et M est le nombre d'arbres vivants dans les sentiers en 2011.

L'exploitation a été simulée en supprimant sur 1, 2, 3 rotations de 30 ans une proportion d'arbres de diamètre \geq DME du stock initial. Cette proportion, correspondant à l'intensité de prélèvement, variait en fonction des scénarios d'exploitation explicités ci-après.

Scénarios d'exploitation

La législation camerounaise en matière de gestion forestière n'autorise l'exploitation de l'azobé qu'à partir d'un DME de 60 cm. Selon cette législation (Arrêté 0222-MINEF), le taux de reconstitution de la population à aménager, c'est-à-dire l'effectif compris entre le DME et DME + 40 cm, doit être d'au moins 50 % au terme de la première rotation de 30 ans et ce en considérant un accroissement annuel constant de 0,35 cm. Les arbres plus gros ($>$ DME + 40 cm) sont jugés trop âgés pour être reconstitués sur une rotation de 30 ans.

Dans cette étude, nous avons calculé le taux de reconstitution de l'azobé en considérant, d'une part, le scénario légal (densité des tiges comprise entre le DME et DME + 40 cm) et, d'autre part, la population d'arbres à aménager égale à l'effectif (densité) \geq DME afin d'être en cohérence avec les exigences de durabilité. Sous ces conditions, nous avons simulé l'évolution du stock exploitable (densité de tiges \geq DME) et du taux de reconstitution sur trois rotations (30, 60, 90 ans). Comme l'effet de l'exploitation sur la croissance est supposé se maintenir sur une dizaine d'années (Bedel *et al.*, 1998 ; Dupuy *et al.*, 1998), nous avons intégré cet effet potentiel dans le modèle, en considérant durant cette période l'accroissement obtenu à Maan2-FM-exp. Nous avons ensuite ajusté les paramètres d'exploitation pour tester dans quelle mesure un relèvement du DME de 60 à 70 ou à 80 cm, ou une diminution de l'intensité de prélèvement de 100 à 80 %, ou à 60 % ou à 40 % augmentait le stock exploitable et le taux de reconstitution. Nous avons enfin calculé le taux de croissance asymptotique de la population (λ) pour déterminer les scénarios qui vérifiaient la durabilité de l'exploitation. Chaque scénario a été simulé 500 fois selon la méthode de Monte-Carlo afin de quantifier l'erreur associée à ces prédictions. Toutes les analyses statistiques ont été réalisées à l'aide du logiciel R (R Core Team, 2018).

Tableau II.

Variation du stock exploitable (densités \geq DME) avant exploitation (N0), du stock exploitable reconstitué après une rotation de 30 ans (N30), du taux de reconstitution à l'année 30 et du taux de croissance à long terme (asymptotique) de l'azobé selon les différents scénarios d'exploitation (DME : 60, 70 et 80 cm) et intensités de prélèvement de 100, 80, 60 et 40 %. IC correspond à l'intervalle de confiance à 95 % autour de la valeur moyenne. Le scénario légal implique que le taux de reconstitution est calculé sur l'effectif exploitable compris entre le DME et DME + 40 cm.

DME-Intensité Légal	Densité des tiges exploitables (/ha)		Taux de reconstitution à 30 ans (%)		Taux de croissance asymptotique (%)	
	N0	N30	Moyenne	IC à 95 %	Moyenne	IC à 95 %
60-40 %	0,54	0,29	53,87	49,87 - 57,58	94,00	93,62 - 94,35
60-60 %	0,54	0,22	41,62	39,15 - 44,31	92,60	92,37 - 92,85
60-80 %	0,54	0,16	29,49	27,68 - 31,48	62,05	57,87 - 66,42
60-100%	0,54	0,09	17,25	15,45 - 18,97	91,99	91,99 - 91,99
Durable						
60-40 %	0,55	0,36	63,59	62,67 - 64,47	75,18	73,47 - 77,21
60-60 %	0,55	0,25	45,23	44,39 - 46,16	67,36	64,09 - 70,88
60-80 %	0,55	0,15	26,84	25,93 - 27,75	62,12	58,08 - 66,45
60-100%	0,55	0,05	08,42	07,62 - 09,33	58,51	53,63 - 63,26
70-40 %	0,31	0,20	65,38	64,37 - 66,39	78,60	76,76 - 80,45
70-60 %	0,31	0,15	47,00	46,02 - 47,96	72,77	69,98 - 75,77
70-80 %	0,31	0,09	28,61	27,62 - 29,57	68,97	65,38 - 73,03
70-100 %	0,31	0,03	10,22	09,30 - 11,13	66,55	62,38 - 71,22
80-40 %	0,16	0,10	69,36	67,90 - 70,64	81,58	79,81 - 83,26
80-60 %	0,16	0,08	50,94	49,52 - 52,17	77,20	74,68 - 79,71
80-80 %	0,16	0,03	32,61	31,24 - 33,94	74,42	71,59 - 77,27
80-100 %	0,16	0,02	14,16	12,74 - 15,46	72,93	69,36 - 76,36

Résultats

Abondance des populations et croissance

La densité de tiges d'azobé dans les trois types forestiers de Mamfé-FS-nex, Maan1-FM-nex et Boumba-FSD-nex varie entre 0,10 et 1,37 tige/ha. Le stock exploitable est compris entre 0,03 et 0,77 tige/ha (tableau I). L'accroissement annuel moyen des arbres diffère également entre ces trois types forestiers ($t = 12,03$; $p < 0,001$) ; les valeurs de croissance les plus élevées (0,52 cm/an) en forêt non exploitée sont observées à Mamfé-FS-nex où domine une forêt humide sempervirente (figure 2).

Influence du type forestier sur la croissance

Le modèle avec le plus faible AIC et le R^2 le plus élevé pour chaque type forestier est le modèle log-normal (annexe 1). Ce modèle est moyennement bien ajusté aux données (annexe 2). Il explique 17 à 32 % de la variabilité totale de la croissance des arbres. Le meilleur ajustement est obtenu à Mamfé-FS-nex ($R^2 = 0,32$). Les écarts-types résiduels du modèle varient entre 0,21 et 0,29.

Le modèle prédit un effet significatif du type forestier et du diamètre sur la croissance des arbres. À Mamfé, où domine une forêt sempervirente, l'accroissement prédit reste faible jusqu'à 50 cm de diamètre. En revanche, la vitesse de croissance maximale prédite dans ce site est la plus élevée (0,72 cm/an). Elle est cependant atteinte tardivement, à 102 cm de diamètre (figure 2).

Effet de l'exploitation sur la croissance

En 2011, la surface terrière du peuplement dans les deux parcelles de Maan1-FM-nex et Maan2-FM-exp était de 26,54 et 22,26 m²/ha, respectivement. En conséquence, on peut estimer que l'exploitation s'est traduite par une réduction de la surface terrière de 4,28 m²/ha. Cet effet de l'exploitation a stimulé la croissance des arbres ($t = 5,43$; $p < 0,001$) : les arbres situés à Maan2-FM-exp, en forêt exploitée, ont en

moyenne la croissance la plus élevée (0,54 \pm 0,33 cm) durant les trois années suivant l'exploitation. En forêt non exploitée (Maan 1-FM-nex), la croissance est de 0,41 \pm 0,25 cm.

Le modèle log-normal avec un effet de l'exploitation explique 31,1 % (R^2) de la variabilité de la croissance. L'écart-type résiduel du modèle est de 0,19. La contribution relative du diamètre et de l'exploitation à cette variation est de 25 et 6,2 %, respectivement. Le modèle prédit une croissance plus élevée à Maan2-FM-exp durant les trois années qui suivent l'exploitation.

Dynamique de l'azobé suivant différents scénarios

Une population de 504 arbres, 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 de tiges exploitables dans les deux sites de Maan1-FM-nex et Maan2-FM-exp, issue des données d'aménagement forestier, est de 0,55, 0,31 et 0,16 tige/ha pour un DME de 60, 70 et 80 cm, respectivement (tableau II). En ne considérant que les quatre classes au-dessus du DME, la densité de tiges

exploitables est de 0,54 tige/ha. Le taux de turnover annuel calculé à partir des données de mortalité et de recrutement est de 0,278 %.

Les simulations prédisent une diminution continue du stock exploitable après chaque rotation, celui-ci ne représentant plus que 0,01 à 0,07 tige/ha, au terme de la troisième rotation (annexe 3). La réduction de l'intensité de prélèvement entraîne une augmentation du stock exploitable et du taux de reconstitution de l'azobé (tableau II). Pour le DME 60 cm, le stock exploitable à la fin de la première rotation passe de 0,05 à 0,15 tige/ha, à 0,25 tige/ha et à 0,36 tige/ha quand l'intensité de prélèvement diminue de 100 % à 80 %, 60 % et 40 %, respectivement. Le taux de reconstitution correspondant varie entre 8 et 64 % du stock exploitable actuel. Dans le scénario légal, le stock exploitable reconstitué à la fin de la première rotation varie entre 0,09 et 0,29 tige/ha. Il correspond à un taux de reconstitution compris entre 17 et 54 % de la densité actuelle.

Le relèvement du DME à 70 cm réduit considérablement la densité de tiges exploitables, qui ne représente plus, au terme de la première rotation, qu'entre 0,03 et 0,20 tige/ha. En revanche, le taux de reconstitution connaît un accroissement. Il varie entre 10 et 65 % de la densité exploitable initiale.

Le relèvement du DME à 80 cm se traduit également par une réduction de la densité de tiges exploitables, qui ne représente plus à la fin de la première rotation qu'entre 0,02 et 0,10 tige/ha. Le taux de reconstitution correspondant varie entre 14 et 69 % de la densité exploitable actuelle.

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

Le modèle prédit une diminution du stock exploitable au fil du temps, qui baisse après chaque rotation de 17 à 46 %. En fait, les valeurs moyennes des taux de reconstitution à long terme du stock exploitable, et les intervalles de confiance autour de ces moyennes, varient entre 54 et 83 % pour tous les scénarios d'exploitation simulés (tableau II), excluant ainsi la valeur un.

Influence de la régénération sur la dynamique de l'azobé

Les taux de recrutement permettant une reconstitution suffisante du stock exploitable au fil du temps ont été déterminés en calculant la dérivée première du taux de reconstitution par rapport aux taux de croissance à long terme. Ainsi, pour le DME 60 cm, le recrutement supplémentaire (densité de tiges ≥ 10 cm) nécessaire pour compenser les prélèvements réalisés varie entre 0,06 et 0,16 % par an (tableau III). Il correspond à un effectif compris entre 0,32 et 0,81 tige/ha. Pour le DME 70 cm, le recrutement supplémentaire à fournir à l'espèce est compris entre 0,03 et 0,12 % par an. Il correspond à un effectif qui varie entre 0,16 et 0,59 tige/ha. Enfin, pour le DME 80 cm, ce recrutement est compris entre 0 et 0,09 % par an, et correspond à un effectif compris entre 0 et 0,44 tige/ha.

Discussion

Le but de cette étude était de quantifier l'effet du type forestier et de l'exploitation sur la croissance de l'azobé au Cameroun et de simuler l'évolution du stock exploitable et du taux de reconstitution. Nous avons montré que la croissance de l'azobé est influencée à la fois par le type forestier et probablement par l'exploitation. Ce résultat tend ainsi à confirmer l'importance des données spécifiques et locales dans l'aménagement forestier (Therrell *et al.*, 2007). Nous avons également montré que l'exploitation de l'azobé n'est pas soutenable à moyen terme, sans mesures complémentaires.

Un patron de croissance reflétant une adaptation locale

Nous avons trouvé que les arbres de forêt sempervirente ont un patron de croissance qui diffère significativement de celui des arbres situés dans les autres types forestiers. Les arbres avec un $d_{hp} \leq 50$ cm ont montré une croissance plus faible à Mamfé, tandis que la croissance maximale pré-dite (0,72 cm par an) dans ce site était la plus élevée. Ces différences pourraient s'expliquer par les conditions locales des sites (Dauber *et al.*, 2005). La répartition de l'azobé est déterminée par la pluviométrie et la capacité de rétention en eau du sol (Veenendaal *et al.*, 1998). Il est rapporté que les

Tableau III.

Taux de recrutement (densité de tiges ≥ 10 cm) permettant une exploitation durable, écart par rapport aux taux de recrutement actuels (0,28 %/an) et nombre de tiges supplémentaires à recruter pour assurer une exploitation durable de l'azobé.

DME	Intensité de prélèvement	Taux de recrutement durable (%/an)	Écart entre taux de recrutement durable et taux de recrutement actuel (%/an)	Nombre de tiges supplémentaires à recruter (/ha)
60	40	0,34	0,06	0,32
60	60	0,40	0,12	0,60
60	80	0,42	0,15	0,73
60	100	0,44	0,16	0,81
70	40	0,31	0,03	0,16
70	60	0,36	0,08	0,43
70	80	0,39	0,11	0,55
70	100	0,40	0,12	0,59
80	40	0,28	0,00	0,00
80	60	0,33	0,05	0,26
80	80	0,36	0,08	0,40
80	100	0,36	0,09	0,44

DME : diamètre minimum d'exploitation.

plus fortes densités sont souvent rencontrées dans les sites où la pluviométrie est supérieure à 2 600 mm par an. De plus, cette abondance tend à diminuer avec l'augmentation de la capacité de rétention en eau du sol (Poorter *et al.*, 2004). La croissance élevée de l'azobé à Mamfé pourrait ainsi être due aux précipitations annuelles (Maharjan *et al.*, 2011) plus élevées dans cette région. Toutefois, ces pluviométries totales pourraient cacher l'effet d'autres facteurs climatiques tels que la saisonnalité, la durée et l'in-

tensité de la saison sèche (Bongers *et al.*, 1999). L'azobé est connu comme une espèce qui manifesterait une sensibilité à la sécheresse saisonnière (Veenendaal *et al.*, 1996), ce qui expliquerait sa présence à Boumba uniquement dans les forêts riveraines (Biwolé *et al.*, 2012).

La croissance de l'azobé peut également être corrélée avec les conditions édaphiques, à l'instar des observations réalisées à Korup au Cameroun (Gartlan *et al.*, 1986) et à M'baïki en RCA (Fayolle *et al.*, 2012), les meilleures performances des semis étant étonnamment rapportées sur des sols peu fertiles (Veenendaal *et al.*, 1996). Toutefois, à Mamfé, le sol est dominé par des nitisols riches en éléments nutritifs tandis que les autres sites sont marqués par des ferralsols avec une faible proportion d'éléments altérables (Jones *et al.*, 2013). Les exigences édaphiques de l'espèce pourraient varier suivant le stade de développement.

Une durabilité compromise à moyen terme

Nous avons montré que la croissance de l'azobé est positivement affectée par l'exploitation. La croissance élevée des arbres à Maan2-FM-exp, en forêt exploitée (0,54 cm), tend à confirmer l'effet de l'éclaircie due à l'exploitation sur la croissance résiduelle des arbres (Bedel *et al.*, 1998). De plus, cet effet d'exploitation affecte tout le patron de croissance des arbres. En raison de son tempérament héliophile, la croissance de l'azobé est négativement corrélée aux variables de structure du peuplement telles que la densité et la surface terrière (Engone Obiang *et al.*, 2012). Il serait donc préférable d'intégrer une description plus détaillée de ce

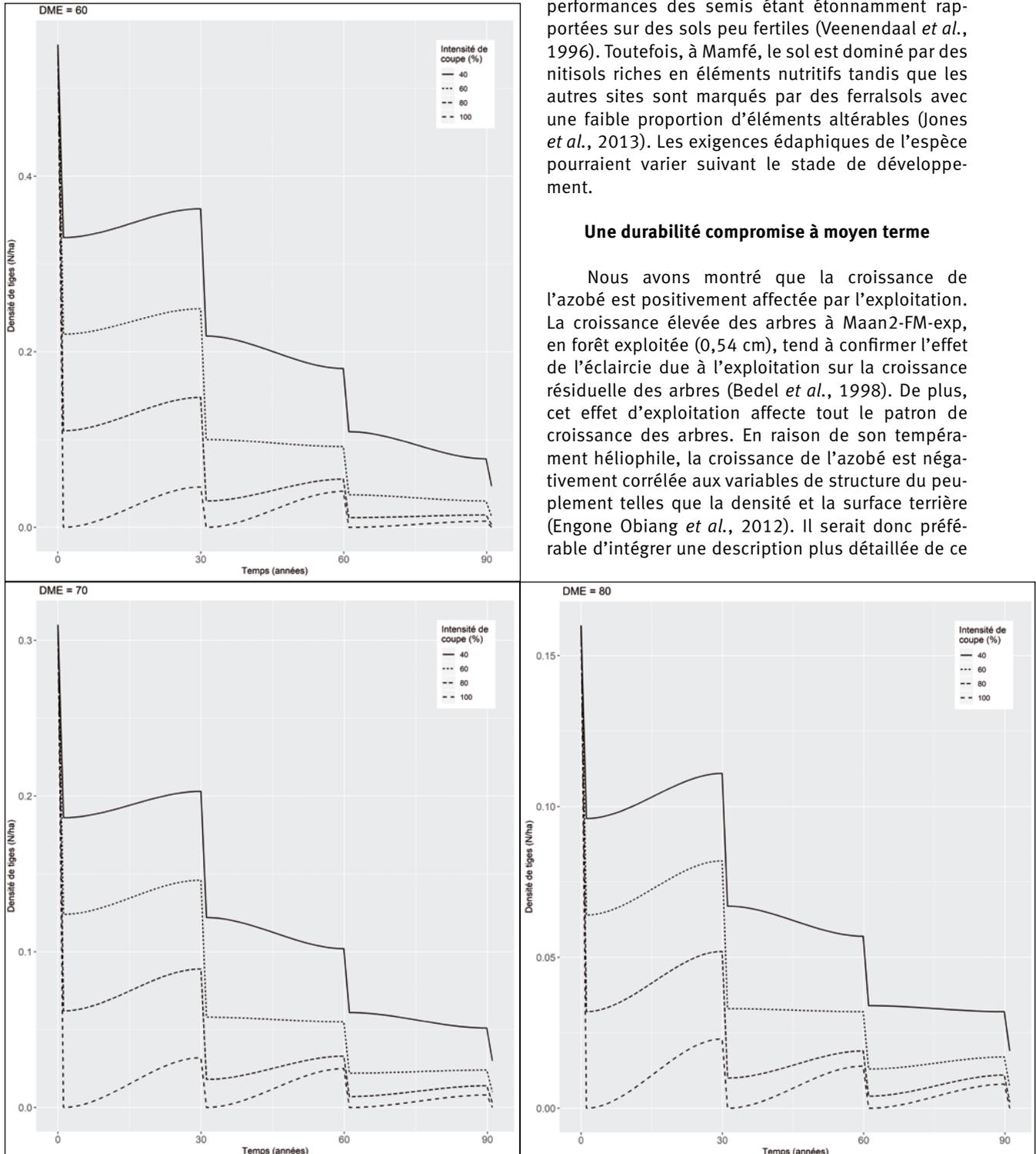


Figure 3. Prédiction du stock exploitable sur trois rotations suivant les différents scénarios retenus (DME : 60, 70, 80 cm ; intensité de prélèvement : 40 %, 60 %, 80 %, 100 %).

paramètre dans l'aménagement forestier afin d'améliorer l'estimation de ses taux de reconstitution (Groenendijk *et al.*, 2014).

Les simulations du modèle de Usher indiquent que l'exploitation de l'azobé telle qu'elle est réalisée au Cameroun n'est pas soutenable à moyen terme. Même si le taux de reconstitution semble satisfaire aux exigences légales, l'effectif exploitable ne représente plus que 0,05 à 0,10 tige/ha, au terme de la troisième rotation. Le relèvement du DME et la diminution de l'intensité de prélèvement ont amélioré le stock reconstitué à l'issue de la première rotation. L'analyse des taux de croissance à long terme indique que cette absence de durabilité se maintient au fil du temps, confirmant ainsi les valeurs rapportées pour d'autres bois d'œuvre : *Entandrophragma cylindricum*, *Triplochiton scleroxylon* en Afrique centrale (Karsenty et Gourlet-Fleury, 2006). Pour améliorer la reconstitution du stock exploitable et permettre une exploitation soutenue, il paraît nécessaire d'accroître le recrutement (Grogan *et al.*, 2014). En effet, nos simulations indiquent qu'une augmentation conséquente du taux de recrutement permet de compenser les prélèvements sur le stock exploitable à chaque rotation, et d'assurer la durabilité de l'exploitation.

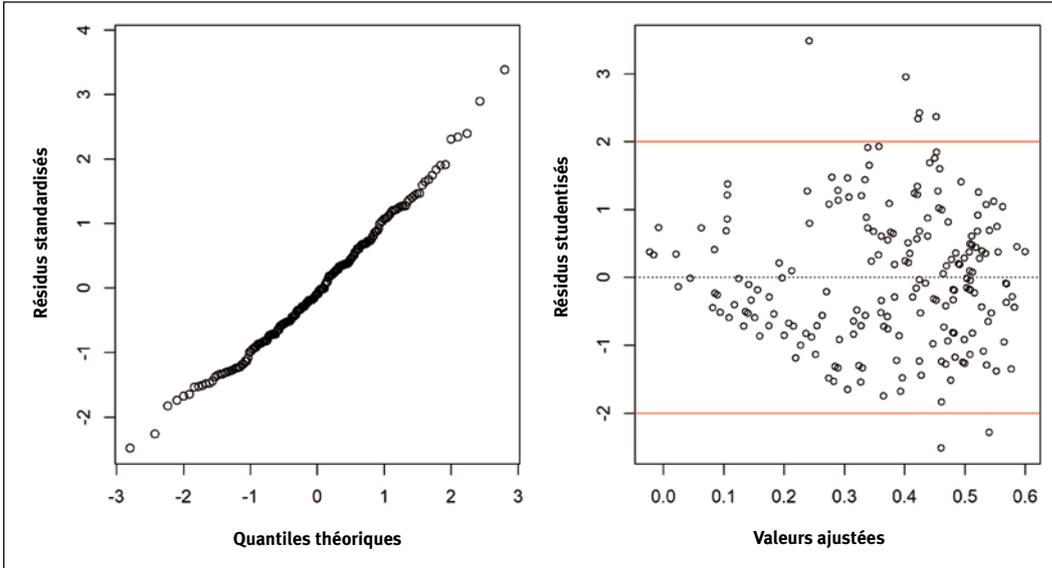
Conclusion

Deux enseignements majeurs peuvent être tirés de cette étude. Premièrement, l'effet du type forestier sur la croissance des arbres met en évidence l'importance des données locales dans la gestion des populations d'arbres. Deuxièmement, comme la plupart des espèces héliophiles, l'azobé, *Lophira alata* Banks ex C. F. Gaertn. (Ochnaceae), réagit positivement à l'ouverture de la canopée due à l'exploitation, ce qui indique que son déclin peut être atténué par une sylviculture dynamique. Une telle sylviculture pourrait reposer sur deux piliers : l'éclaircie et la stimulation de la régénération. En termes d'éclaircie, Gourlet-Fleury *et al.* (2013) ont montré, dans une forêt dense humide en RCA, qu'elle peut accélérer la croissance et la survie des futurs arbres exploitables, et aurait un impact positif après deux rotations. L'appui à la régénération pourrait reposer sur le recrutement des semis préexistants ou établis durant l'exploitation, ou encore des enrichissements forestiers (Grogan *et al.*, 2014). Cette dernière approche mise en œuvre depuis quelques années dans les forêts de production au Cameroun montre des résultats encourageants (Ouédraogo *et al.*, 2014 ; Doucet *et al.*, 2016) et mérite d'être testée pour l'azobé, espèce phare de l'exploitation des forêts denses humides sempervirentes d'Afrique centrale.

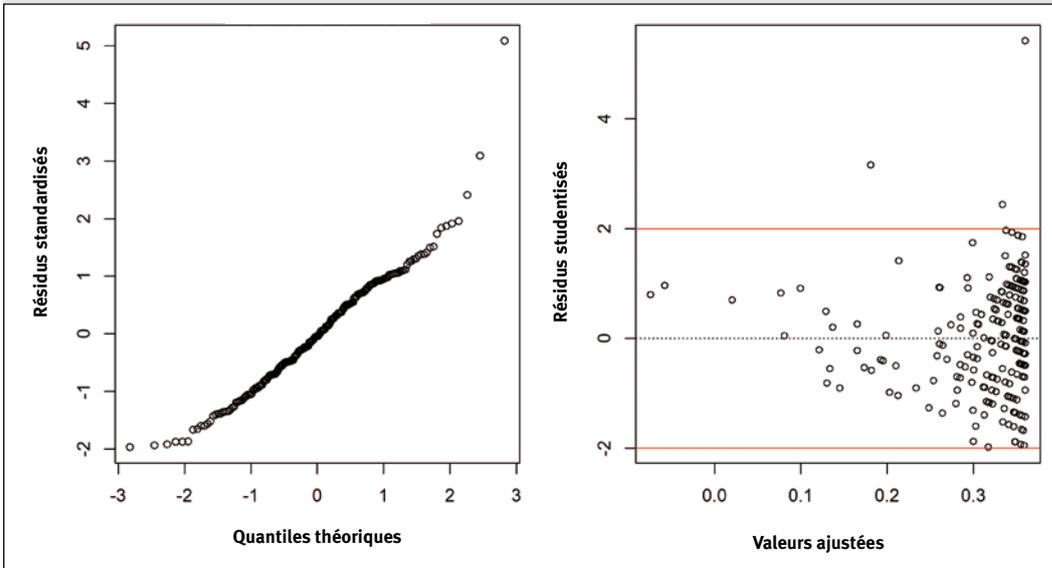
Annexe 1.

Résultat de l'ajustement des modèles de régression reliant la croissance au diamètre dans les trois types forestiers de Mamfé-FS-nex (Mamfé-forêt sempervirente-non exploitée), Maan1-FM-nex (Maan 1-forêt mixte-non exploitée) et Boumba-FSD-nex (Boumba-forêt semi-caducifoliée-non exploitée). L'estimation et l'intervalle de confiance (entre crochets) à 95 % sont donnés pour chacun des paramètres k_1 , k_2 , et k_3 . Le coefficient de détermination (R^2), l'écart-type résiduel (ECTr) et le critère d'Akaike (AIC) sont donnés pour chaque équation. Le meilleur modèle selon les critères d'ajustement utilisés est indiqué en gras pour chaque type forestier.

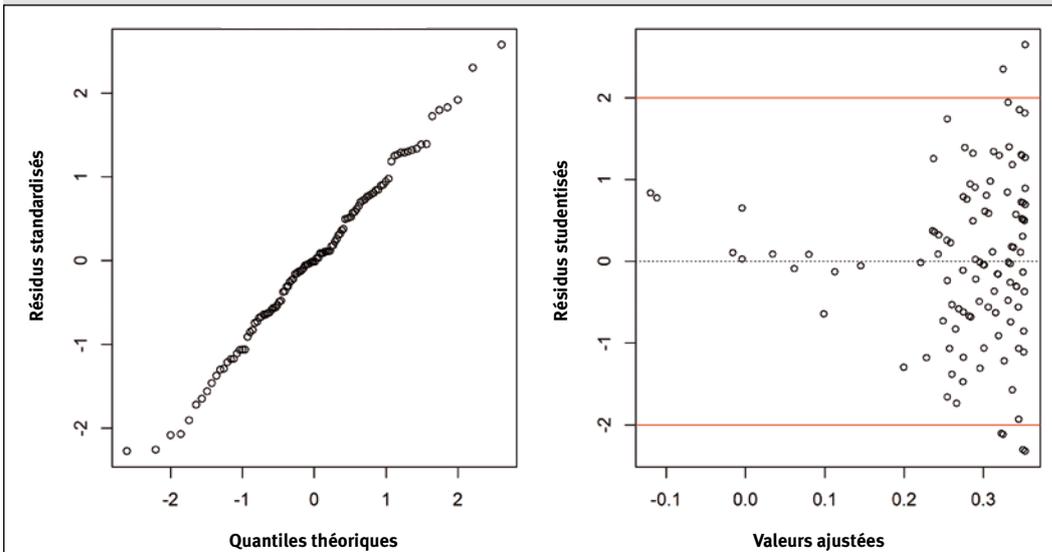
Modèle	Paramètres (intervalle de confiance à 95 %)			R^2	ECTr	AIC
	k_1	k_2	k_3			
Mamfé						
Log-normal	0,723 (0,609 ; 0,805)	0,802 (0,477 ; 1,080)	102,22 (59,634 ; 163,174)	0,323	0,290	76,07
Puissance	0,028 (0,003 ; 0,042)	0,714 (0,555 ; 0,956)		0,309	0,296	82,83
Korf	2,382e-03 (- 0,046 ; 0,051)	2,067e+03 (- 62,07e+03 ; 66,20e+03)	0 (- 8,993 ; 8,993)	0,342	0,296	83,7
Maan 1						
Log-normal	0,530 (0,443 ; 0,543)	0,966 (0,767 ; 1,179)	57,95 (52,018 ; 65,365)	0,172	0,244	7,85
Puissance	0,143 (0,040 ; 0,247)	0,265 (0,073 ; 0,420)		- 0,220	0,260	34,15
Korf	6,562e-03 (0,002 ; 0,011)	1,847e+02 (66,766 ; 302,634)	0 (- 0,701 ; 0,701)	0,144	0,249	17,78
Boumba						
Log-normal	0,493 (0,396 ; 0,591)	0,891 (0,614 ; 1,214)	42,22 (34,504 ; 51,773)	0,295	0,214	- 22,55
Puissance	0,349 (- 0,016 ; 0,312)	0,016 (- 0,054 ; 0,490)		- 0,276	0,244	5,51
Korf	8,172e-03 (0,002 ; 0,011)	1,442e+02 (43,065 ; 245,335)	0 (- 0,936 ; 0,936)	0,218	0,225	- 11,38



Annexe 2a.
Résultats de l'analyse des résidus du modèle log-normal de régression dans le site de Mamfé.



Annexe 2b.
Résultats de l'analyse des résidus du modèle log-normal de régression dans le site de Maan 1.



Annexe 2c.
Résultats de l'analyse des résidus du modèle log-normal de régression dans le site de Boumba.

Annexe 3.

Variation du stock exploitable initial (densité de tiges), avant exploitation (N), du taux de reconstitution de l'azobé sur trois cycles d'exploitation de 30 ans, et du taux de croissance asymptotique suivant les différents scénarios considérés.

DME – Intensité exploitation	Années	Stock exploitable initial (N/ha)					Taux de reconstitution de la population après exploitation (%)			
		0	30	60	90	Total	30	60	90	Infini
60 - 40 %		0,55	0,35	0,17	0,07	1,15	63,64	49,69	43,06	75,13
60 - 60 %		0,55	0,25	0,09	0,03	0,92	45,22	36,96	32,75	67,36
60 - 80 %		0,55	0,15	0,05	0,01	0,77	26,81	36,87	25,17	62,20
60 - 100 %		0,55	0,05	0,04	0,01	0,64	08,40	87,49	17,93	58,88
70 - 40 %		0,31	0,20	0,10	0,05	0,67	65,41	50,25	49,78	78,54
70 - 60 %		0,31	0,15	0,06	0,02	0,54	47,04	37,72	44,51	72,71
70 - 80 %		0,31	0,09	0,03	0,01	0,45	28,62	37,44	40,34	69,12
70 - 100 %		0,31	0,03	0,03	0,01	0,37	10,20	80,16	31,05	66,42
80 - 40 %		0,16	0,11	0,06	0,03	0,36	69,36	51,77	55,00	81,62
80 - 60 %		0,16	0,08	0,03	0,02	0,29	50,93	38,66	55,31	77,21
80 - 80 %		0,16	0,05	0,02	0,01	0,24	32,59	36,72	58,39	74,41
80 - 100 %		0,16	0,02	0,01	0,01	0,20	14,16	63,31	52,10	72,70

Remerciements

Ce travail a bénéficié du financement du Fonds français pour l'Environnement mondial, au titre des conventions CZZ 1636.01 D et CZZ 1636.02 E, administré par l'Agence française de Développement dans le cadre du projet « Structure et dynamique des forêts d'Afrique centrale : vers des règles d'exploitation du bois intégrant le fonctionnement écologique des populations d'arbres et la variabilité des conditions environnementales » (DynAfFor), mis en œuvre par le consortium ATIBT/CIRAD/Gembloux Agro-Bio Tech-Université de Liège/Nature Plus. Les auteurs remercient également l'Université de Douala et l'École régionale postuniversitaire d'Aménagement et de Gestion intégrés des Forêts et Territoires tropicaux (ERAIFT) pour le soutien financier apporté aux travaux de thèse de doctorat de Achille Biwolé, les sociétés Wjima et Pallisco pour les appuis logistique et financier apportés à Achille Biwolé durant la collecte des données, et Richard Fétéké pour son aide dans l'analyse et le traitement des données de croissance en diamètre des arbres.

Références bibliographiques

Bayol N., Anquetil F., Bile C., Bollen A., Bousquet M., Castadot B., *et al.*, 2014. Filière bois d'œuvre et gestion des forêts naturelles : les bois tropicaux et les forêts d'Afrique Centrale face aux évolutions des marchés. *In* : De Wasseige C., Flynn J., Louppe D., Hiol Hiol F., Mayaux P. (éds). Les forêts du bas-

sin du Congo - État des forêts 2013, Neufchâteau, Belgique, Weyrich, 47-67. <https://doi.org/10.19182/bft2019.340.a31708>

Bedel F., Durrieu de Madron L., Dupuy B., Favrichon V., Maître H.-F., Bar-Hen A., *et al.*, 1998. Dynamique de croissance dans des peuplements exploités et éclaircis de forêt dense africaine : le dispositif de M'Baïki en République Centrafricaine (1982-1995). Montpellier, France, Cirad-Forêt, 73 p. (série Forafri, 1). <https://doi.org/10.1515/mamm.1980.44.4.423>

Biwolé A., 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. *Biotechnologie, Agronomie, Société et Environnement*, 16: 217-228.

Biwolé A., Dainou K., Fayolle A., Hardy O. J., Brostaux Y., Coste S., *et al.*, 2015. Light response of seedlings of a Central African timber tree species, *Lophira alata* (Ochnaceae), and the definition of light requirements. *Biotropica*, 47: 681-688. <https://doi.org/10.1111/btp.12258>

Bongers F., Poorter L., Rompaey R., Parren M., 1999. Distribution of twelve moist forest canopy tree species in Liberia and Côte d'Ivoire: response curves to a climatic gradient. *Journal of Vegetation Science*, 10: 371-382. <https://doi.org/10.2307/3237066>

Brandt J. S., Nolte C., Agrawal A., 2016. Deforestation and timber production in Congo after implementation of sustainable forest management policy. *Land Use Policy*, 52: 15-22. <https://doi.org/10.1016/j.landusepol.2015.11.028>

- Brandt J. S., Nolte C., Agrawal A., 2018. Deforestation and timber production in Congo after implementation of sustainable management policy: A response to Karsenty *et al.* (2017). *Land Use Policy*, 77: 375-378. <https://doi.org/10.1016/j.landusepol.2018.04.056>
- Costa (da) A. C. L., Galbraith D., Almeida S., Portela B. T. T., da Costa M., de Athaydes Silva Junior J., *et al.*, 2010. Effect of seven years of experimental drought on the aboveground biomass storage of an eastern Amazonian rainforest. *New Phytologist*, 187 (3): 579-591. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03309.x>
- Dauber E., Fredericksen T. S., Peña M., 2005. Sustainability of timber harvesting in Bolivian tropical forests. *Forest Ecology and Management*, 214: 294-304. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.04.019>
- Doucet J.-L., 2003. L'alliance délicate de la gestion forestière et de la biodiversité dans les forêts du centre du Gabon. Thèse de doctorat, Faculté des Sciences agronomiques de Gembloux, Belgique. <https://doi.org/10.4314/asab.v4i1.43378>
- Doucet J.-L., Daïnou K., Ligot G., Ouédraogo D.-Y., Bourland N., Ward S. E., *et al.*, 2016. Enrichment of Central African logged forests with high-value tree species: testing a new approach to regenerating degraded forests. *International Journal of Biodiversity Science, Ecosystem Services & Management*, 12: 83-95. <https://doi.org/10.1080/21513732.2016.1168868>
- Dupuy B., Durrieu de Madron L., Petrucci Y., 1998. Sylviculture des peuplements naturels en forêt dense humide africaine. Acquis et recommandations. *Bois et Forêts des Tropiques* 257 : 5-22. <https://doi.org/10.19182/bft1965.102.a18952>
- Durrieu de Madron L., Forni E., Karsenty A., Loffeier M. E., Pierre J.-M., 1998. Le projet d'aménagement pilote intégré de Dimako, Cameroun, 1992-1996. Montpellier, France, Cirad-Forêt, 160 p. (série Forafri, 7).
- Engone Obiang N. L., Ngomanda A., White L., Jeffery K. J., Chézeaux E., Picard N., 2012. A growth model for azobé, *Lophira alata*, in Gabon. *Bois et Forêts des Tropiques*, 314: 65-72. <https://doi.org/10.19182/bft2012.314.a20492>
- Favrichon V., Gourlet-Fleury S., Bar-Hen A., Dessard H., 1998. Parcelles permanentes de recherche en forêt dense tropicale humide. Éléments pour une méthodologie d'analyse de données. Montpellier, France, Cirad-Forêt, 69 p. (série Forafri, 14). <https://doi.org/10.1051/forest:19980601>
- Fayolle A., Engelbrecht B., Freycon V., Mortier F., Swaine M., Réjou-Méchain M., *et al.*, 2012. Geological substrates shape tree species and trait distributions in African moist forests. *Plos One*, 7 (8) e42381, 10 p. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0042381>
- FRM, 2018. Vision stratégique et industrialisation de la filière bois dans les 6 pays du bassin du Congo, Horizon 2030. Rapport stratégique régional, France.
- Gartlan J., Newbery D. M., Thomas D., Waterman P., 1986. The influence of topography and soil phosphorus on the vegetation of Korup Forest Reserve, Cameroun. *Vegetation*, 65: 131-148. <https://doi.org/10.1007/bf00044814>
- Gourlet-Fleury S., 2004. Forest structure and dynamics at Paracou. *In: Ecology and Management of a Neotropical Rainforest*. Paris, France, Elsevier, 175-190.
- Gourlet-Fleury S., Mortier F., Fayolle A., Baya F., Ouédraogo D., Bénédet F., *et al.*, 2013. Tropical forest recovery from logging: a 24 year silvicultural experiment from Central Africa. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 368: 20120302. <https://doi.org/10.1098/rstb.2012.0302>
- Groenendijk P., Sass-Klaassen U., Bongers F., 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. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.03.037>
- Grogan J., Landis R. M., Free C. M., Schulze M. D., Lentini M., Ashton M. S., 2014. Big-leaf mahogany *Swietenia macrophylla* population dynamics and implications for sustainable management. *Journal of Applied Ecology*, 51: 664-674. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12210>
- Jones A., Breuning-Madsen H., Brossard M., *et al.*, 2013. Soil atlas of Africa. Luxembourg, European Commission. <https://dx.doi.org/10.2788/52319>
- Karsenty A., 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: 26. <https://doi.org/10.5751/es-01668-110126>
- Karsenty A., Hardin R., 2018. Forest concessions in Central Africa: an introduction to the Special Issue. *International Forestry Review*, 19: 1-9. <https://doi.org/10.1505/146554817822295975>
- Lieberman D., Lieberman M., 1987. Forest tree growth and dynamics at La Selva, Costa Rica (1969-1982). *Journal of Tropical Ecology*, 3: 347-358. <https://doi.org/10.1017/s0266467400002327>
- Maharjan S. K., Poorter L., Holmgren M., Bongers F., Wieringa J. J., Hawthorne W. D., 2011. Plant functional traits and the distribution of West African rain forest trees along the rainfall gradient. *Biotropica*, 43: 552-561. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2010.00747.x>
- Marquant B., Mosnier A., Bodin B., Dessard H., *et al.*, 2015. Importance des forêts d'Afrique centrale. *In: De Wasseige C., Tadoum M., Eba'a Atyi R., Doumenge C.* (éds). *Les forêts du bassin du Congo - Forêts et changements climatiques*. Neufchâteau, Belgique, Weyrich, 17-35. http://www.observe-toire-comifac.net/docs/edf2015/FR/EDF2015_Chap1_FR.pdf
- Mayaux P., Pekel J.-F., Desclée B., *et al.*, 2013. State and evolution of the African rainforests between 1990 and 2010. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 368: 20120300. <https://doi.org/10.1098/rstb.2012.0300>
- Nasi R., Billand A., Van Vliet N., 2012. Managing for timber and biodiversity in the Congo Basin. *Forest Ecology and Management*, 268: 103-111. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.04.005>
- Ouédraogo D.-Y., Fayolle A., Daïnou K., *et al.*, 2014. Enrichment of logging gaps with a high conservation value species (*Pericopsis elata*) in a Central African moist forest. *Forests*, 5: 3031-3047. <https://doi.org/10.3390/f5123031>
- Pearce D., Putz F. E., Vanclay J. K., 2003. Sustainable forestry in the tropics: panacea or folly? *Forest Ecology and Management*, 172: 229-247. [https://doi.org/10.1016/s0378-1127\(01\)00798-8](https://doi.org/10.1016/s0378-1127(01)00798-8)

Phillips O. L., Baker T. R., Arroyo L., *et al.*, 2004. Pattern and process in Amazon tree turnover, 1976-2001. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 359: 381-407.

Picard N., Gourlet-Fleury S., 2008. Manuel de référence pour l'installation de dispositifs permanents en forêt de production dans le Bassin du Congo. Yaoundé, Cameroun, Comifac-Cirad, 265 p. <https://doi.org/10.1016/j.ijrobp.2005.02.050>

Picard N., Gourlet-Fleury S., Forni E., 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. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.06.013>

Poorter L., Bongers M., Kouamé F. Y. N., Hawthorne W. D., 2004. Biodiversity of West African forests: An ecological atlas of woody plant species. Wallingford, United Kingdom, CAB, CAB eBooks, 528 p. <https://doi.org/10.1079/9780851997346.0005>

Putz F. E., Zuidema P. A., Synnott T., *et al.*, 2012. Sustaining conservation values in selectively logged tropical forests: the attained and the attainable. *Conservation Letters*, 5: 296-303. <https://doi.org/10.1111/j.1755-263x.2012.00242.x>

R Core Team, 2018. R: A Language and Environment for Statistical Computing. Vienna, Austria, R Foundation for Statistical Computing. <https://www.R-project.org>

Rozendaal D. M. A., Soliz-Gamboa C. C., Zuidema P., 2010. Timber yield projections for tropical tree species: the influence of fast juvenile growth on timber volume recovery. *Forest Ecology and Management*, 259: 2292-2300. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.02.030>

Sépulchre F., Federspiel M., Doucet J.-L., 2014. Suivi et gestion des populations d'essences commerciales. Protection des espèces sensibles et viabilité écologique de l'exploitation. *In* : Études 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. France, ATIBT.

Sheil D., Jennings S., Savill P., 2000. Long-term permanent plot observations of vegetation dynamics in Budongo, a Ugandan rain forest. *Journal of Tropical Ecology*, 16: 865-882. <https://doi.org/10.1017/s0266467400001723>

Swaine M. D., Lieberman D., Putz F. E., 1987. The dynamics of tree populations in tropical forest: a review. *Journal of Tropical Ecology*, 3: 359-366. <https://doi.org/10.1017/s0266467400002339>

Therrell M. D., Stahle D. W., Mukelabai M. M., Shugart H. H., 2007. Age, and radial growth dynamics of *Pterocarpus angolensis* in southern Africa. *Forest Ecology and Management*, 244: 24-31. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.03.023>

Usher M., 1966. A matrix approach to the management of renewable resources, with special reference to selection forests. *Journal of Applied Ecology*, 3 (2): 355-367. <https://doi.org/10.2307/2401258>

Veenendaal E. M., Swaine M. D., Lecha R. T., Walsh M. F., Aberbrese I. K., Owusu-Afriyie K., 1996. Responses of West African forest tree seedlings to irradiance and soil fertility. *Functional Ecology*, 10: 501-511. <https://doi.org/10.2307/2389943>

Veenendaal E. M., Swaine M. D., Newbery D. M., Prins H. H.

T., Brown N., 1998. Limits to tree species distributions in lowland tropical rainforest. *In*: Newbery D. M., Prins H. H. T., Brown N. (eds). *Dynamics of tropical communities*. 37th Symposium of the British Ecological Society. Cambridge University, Blackwell Science, 163-191.

Wasseige (de) C., Flynn J., Louppe D., Hiol Hiol F., Mayaux P., 2014. Les forêts du bassin du Congo - État des forêts 2013. Neufchâteau, Belgique, Weyrich, 325 p. https://www.observe-vatoire-comifac.net/docs/edf2013/FR/EDF2013_FR.pdf

Wright S. J., Yavitt J. B., Wurzbarger N., *et al.*, 2011. Potassium, phosphorus, or nitrogen limit root allocation, tree growth, or litter production in a lowland tropical forest. *Ecology*, 92: 1616-1625. <https://doi.org/10.1890/10-1558.1>

Biwolé *et al.* – Contribution des auteurs

RÔLE DU CONTRIBUTEUR	NOMS DES AUTEURS
Conceptualisation	A. B. Biwolé, J.-L. Doucet
Gestion des données	A. B. Biwolé
Analyse formelle	A. B. Biwolé, N. Picard, V. Rossi, D. Y. Ouédraogo
Acquisition du financement	J.-L. Doucet, S. Gourlet-Fleury
Enquête et investigation	A. B. Biwolé
Méthodologie	A. B. Biwolé, J.-L. Doucet, N. Picard, V. Rossi
Gestion de projet	A. B. Biwolé, J.-L. Doucet
Ressources	S. Delion, P. Lagoute
Logiciels	N. Picard, V. Rossi
Supervision	J.-L. Doucet
Validation	J.-L. Doucet, S. Gourlet-Fleury, P. Lejeune, J. L. Betti
Visualisation	A. B. Biwolé, J.-L. Doucet
Écriture – Préparation de l'ébauche originale	A. B. Biwolé
Écriture – Révision et édition	A. B. Biwolé, J.-L. Doucet, N. Picard, V. Rossi, D. Y. Ouédraogo, P. Lejeune, J.-L. Betti, S. Gourlet-Fleury

Bois et Forêts des Tropiques - Revue scientifique du Cirad



Cirad - Campus international de Baillarguet, 34398 Montpellier Cedex 5, France - Contact : bft@cirad.fr - ISSN : L-0006-579X