

CHAPITRE III. MATERIEL ET METHODES

Le protocole de cette étude s'est inspiré de De Ridder (2013) qui a étudié la croissance de *T. superba* dans la RBL et de Couralet (2010) qui a examiné la dynamique de communautés végétales et la phénologie des arbres de la canopée et du sous-bois dans la RBL.

3.1. Collecte des données

Le présent travail repose notamment sur des données collectées sur le terrain de 1948 à 1957. Les informations ciblées ont concerné la phénologie et la croissance de 3.750 arbres dont 178 tiges de *P. balsamifera*. Cette collecte de données a été menée par l'INEAC, les données ont été stockées dans des carnets phénologiques. Nous avons par ailleurs repris les observations de 2013 à 2015 sur 36 tiges de *P. balsamifera*. En ce qui concerne la croissance, les mesures ont été faites les deux dernières semaines de décembre pendant les deux phases de collectes d'observations.

3.1.1. Phénologie de *P. balsamifera*

De janvier 1948 à décembre 1957, la phénologie a été suivie sur 178 tiges de *P. balsamifera* tous les dix jours dans la forêt de la Nkula dans la RBL. Les arbres suivis avaient des diamètres compris entre 30 et 145 cm. Afin de permettre les comparaisons inter-annuelles, les observations par décades ont été ramenées mensuellement. Ainsi, l'arbre qui a produit un événement phénologique pendant une des trois décades a été renseigné comme produisant l'événement au cours du mois considéré. Ce suivi a porté sur la défeuillaison, la floraison, la fructification et la dissémination qui est la libération des fruits matures par l'arbre. Pour faciliter l'identification des arbres suivis sur le terrain, chaque arbre était marqué et numéroté à l'aide d'une plaquette métallique. Le numéro inscrit sur l'arbre correspondait à celui noté dans le carnet phénologique. Les photos 5 a et b montrent respectivement le carnet phénologique et un arbre-cible étiqueté ayant fait l'objet d'un suivi.

Les données collectées sur le terrain étaient transcrites sur les carnets phénologiques. Ces derniers et les carnets de terrain sont conservés à l'herbarium de Luki et ont été mis à notre disposition par l'INERA.

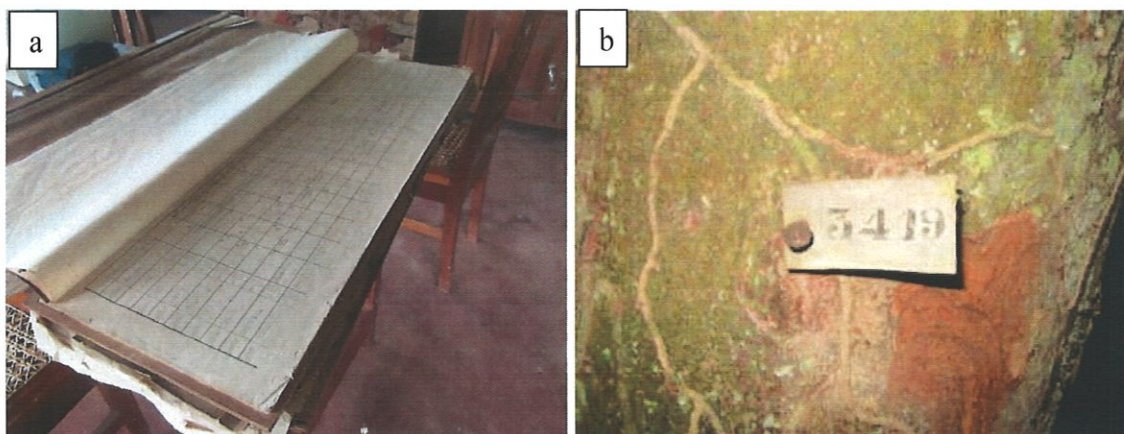


Photo 5. a. Carnet phénologique et b. arbre étiqueté pour le suivi de la phénologie et de la croissance

Sur le terrain, les arbres ont été localisés le long de six sentiers suivant les courbes de niveau dans la forêt de la Nkula. Après l'identification des bornes montrant le début des six sentiers en 2013, nous avons recherché les arbres en suivant ces sentiers. Pour les arbres pour lesquels les plaquettes étaient tombées, nous avons utilisé un détecteur de métaux afin de les retrouver. Ainsi, cette technique nous a permis de retrouver 36 arbres de *P. balsamifera*, ce sont ces arbres qui ont fait l'objet de suivis de 2013 à 2015, leur diamètre était compris entre 40 et 115 cm. Ces suivis ont été effectués de la même manière que pendant la période de 1948 à 1957 : i) une fréquence de passage de 10 jours et ii) des observations phénologiques (présence ou absence) portant sur la défeuillaison, la floraison, la fructification et la dissémination. La défeuillaison correspond à la perte des feuilles et la dissémination.

3.1.2. Croissance de *P. balsamifera*

La croissance a été suivie annuellement de 1948 à 1957 sur 178 tiges de *P. balsamifera*, activité que nous avons reprise de 2013 à 2015 sur les 36 arbres faisant l'objet de suivis phénologiques. Les mesures de la circonférence ont été faites fin 2013, 2014 et 2015 à l'aide d'un mètre-ruban gradué en mm. C'est pendant cette phase d'observations que la hauteur de mesure des arbres a été marquée à la peinture rouge.

3.1.3. Climatologie

La Station de Luki dispose d'une station climatologique opérationnelle depuis 1948. Les données enregistrées de façon permanente sont la précipitation, la température et l'humidité relative. Les données sont lues journalièrement à 6h, 9h, 12h, 15h et 18h.

3.2. Analyse des données

Les données collectées ont été encodées dans le tableur MS Excel et analysées avec le logiciel R (R_Core, 2014). Les patrons phénologiques ont été étudiés à l'aide des statistiques circulaires et des régressions logistiques ont été utilisées (Batschelet, 1981 ; Plumptre J., 1995 ; Stuart J. Davies & Peter S. Ashton, 1999) pour établir le lien entre les paramètres climatiques et la phénologie de *P. balsamifera* dans le Mayombe et la probabilité de fructification en fonction du diamètre.

3.2.1. Analyse des patrons de la phénologie

Les patrons des événements phénologiques (floraison, fructification, dissémination et défeuillaison) de *P. balsamifera* ont été analysés à partir des statistiques circulaires appliquées sur les individus et l'espèce à l'aide du logiciel R. Les analyses ont été faites sur les périodes de 1948 à 1957 et de 2013 à 2015. Les mois de chacune des observations phénologiques ont été convertis en angle (θ_i) à l'aide l'équation 1. L'angle moyen ainsi calculé a ensuite été reconverti en date et a permis de déterminer la date moyenne du pic de chaque événement phénologique. L'angle θ_{moy} et la longueur du vecteur r ont été calculée respectivement à l'aide des équations 2 et 3.

$$\theta_i = mois * \frac{2\pi}{12} \quad (\text{équation 1})$$

$$\left. \begin{aligned} \theta_{moy} &= \arctan\left(\frac{y}{x}\right) \text{ si } x > 0 \\ \theta_{moy} &= \pi + \arctan\left(\frac{y}{x}\right) \text{ si } x < 0 \end{aligned} \right\} \quad (\text{équation 2})$$

$$\text{où } x = \frac{1}{n} * \sum \cos(\theta_i) \text{ et } y = \frac{1}{n} * \sum \sin(\theta_i)$$

n = nombre de dates de l'événement phénologique

$$r = \sqrt{x^2 + y^2} \quad (\text{équation 3})$$



La longueur du vecteur r varie de 0 à 1 et mesure la concentration temporelle des activités phénologiques. Ce vecteur est calculé au niveau de l'individu et de l'espèce. Au niveau de l'individu, une valeur faible de r indique une activité phénologique individuelle de longue durée et/ou ayant lieu plusieurs fois par an. A l'opposé, si la valeur est proche de 1, elle indique que l'évènement phénologique est annuel et ponctuel.

Le test de Rayleigh a été utilisé pour déterminer si les distributions des activités phénologiques sont aléatoires ou pas (Batschelet, 1981 ; Stuart J. Davies & Peter S. Ashton, 1999, Anthonissen F. *et al.*, 2014 ;).

Les événements phénologiques (floraison, fructification, dissémination et défeuillaison) ont été quantifiés mensuellement par le nombre d'individus et le pourcentage d'individus dans chacune des phases phénologiques (Sun *et al.*, 1996; Anderson *et al.*, 2005).

Les données climatiques (précipitations et température) de la station de Luki enregistrées pendant les périodes d'observations phénologiques ont été corrélées avec le nombre d'individus en phase phénologique. Ceci a permis de faire correspondre les pics des événements phénologiques avec les données climatiques correspondantes et d'apprécier le niveau d'influence des variations climatiques inter-annuelles sur la phénologie.

3.2.2. Probabilité des événements phénologiques en fonction des paramètres climatiques

Afin de déterminer la probabilité de la floraison, de la fructification, de la dissémination et de la défeuillaison (variables expliquées) en fonction de la précipitation et de la température mensuelles (variables explicatives), des régressions logistiques (modèle linéaire généralisé, GLM) ont été réalisées à l'aide du logiciel R. Les données des différents événements phénologiques ont été gardées en données binaires et les paramètres climatiques sont les covariables ou les prédicteurs du modèle. La précipitation et la température ont été donc considérées chacune comme une variable explicative de chaque événement phénologique selon le modèle suivant:

$$P(\text{événement phénologique}) = \text{logit}(\beta_0 + \beta_1 x + \varepsilon) \quad (\text{équation 4})$$

Où : x = précipitation ou température mensuelle

β_0 = ordonnée à l'origine

β_1 = paramètre du modèle

ε = erreur individuelle de l'arbre

Cette équation a pris la forme : $P(\text{événement phénologique}) = \frac{e^{\beta_0 + \beta_1 X}}{1 + e^{\beta_0 + \beta_1 X}}$

Cette analyse permet de définir l'influence que pourrait avoir la variation des précipitations et de la température sur les différents événements phénologiques.

3.2.3. Probabilité de la floraison et de la fructification en fonction du diamètre

La régression logistique (modèle linéaire généralisé, GLM) a été utilisée pour évaluer la probabilité de la floraison et de la fructification en fonction du diamètre (Plumptre *et al.*, 1995). Les données de la floraison et de la fructification sont des données binomiales en fonction de l'absence ou de la présence de l'événement. Le diamètre a été considéré comme la variable explicative de la floraison et de la fructification selon le modèle suivant:

$$P(\text{fructification})/P(\text{floraison}) = \text{logit}(\beta_0 + \beta_1 X + \varepsilon) \quad (\text{équation 5})$$

Où : X = diamètre

β_0 = ordonnée à l'origine

β_1 = paramètre du modèle

ε = erreur individuelle de l'arbre

Cette équation a pris la forme : $P(\text{fructification})/P(\text{floraison}) = \frac{e^{\beta_0 + \beta_1 X}}{1 + e^{\beta_0 + \beta_1 X}}$

3.2.4. Croissance

Les modalités de mesure des arbres pour la période s'étalant de 1948 à 1957 ne sont pas consignées dans les archives. Les nombreuses erreurs et incohérences observées laissent supposer que la hauteur de mesure n'était pas matérialisée correctement. Il a en conséquence été impossible d'analyser les variations de croissance en lien avec les facteurs climatiques. Bien que la hauteur de mesure ait été marquée à la peinture dès 2013, le nombre limité de campagnes et de pieds suivis ne permet pas non plus d'analyser les variations inter-annuelles.

Ainsi, les analyses se limitent au calcul de l'accroissement annuel moyen en diamètre.

CHAPITRE IV. RESULTATS

Ce chapitre présente les résultats de l'étude. Il aborde successivement la synthèse des données climatiques, les patrons phénologiques, les diamètres de floraison et de fructification, les interactions entre la phénologie, le climat et la croissance.

4.1. Synthèse des données climatiques

Les données climatiques moyennes et les écart-types sont synthétisés dans le tableau 1.a et 1.b respectivement pour les périodes 1948-1957 et 2013-2015. Le tableau 1.a montre une forte variation des précipitations pendant la période 1948-1957. Par contre, la température moyenne est restée très constante. Pour la seconde période de suivi, les précipitations moyennes sont légèrement plus faibles et les températures plus élevées. Etant donné que seulement trois années ont été suivies, l'interprétation de ces tendances demeure délicate.

Tableau 1.a. Synthèse des données climatiques pour la période 1948-1957

Année	Précipitations annuelles en mm	Températures annuelles moyennes en °C
1948	1268,4	24,3
1949	1160,1	24,5
1950	1844,8	24,3
1951	1188,8	24,1
1952	1294,8	24,1
1953	654,4	24,0
1954	1115,9	24,1
1955	1398,7	24,2
1956	806,4	24,2
1957	1281,6	24,2
Moyenne	1201,39	24,2
Ecart-type	322,7	0,1

Tableau 1.b. Synthèse des données climatiques pour la période 2013-2015

Année	Précipitations annuelles en mm	Températures annuelles moyennes en °C
2013	1089,3	24,9
2014	1032,7	24,9
2015	1282,2	25,5

Moyenne	1134,7	25,1
Ecart-type	130,8	0,4

4.2. Patrons phénologiques

4.2.1. Patrons généraux

Les figures 6.a et 6.b illustrent les différentes phénophases dont l'annualité semble évidente pour les deux périodes d'étude.

Chaque année, les arbres perdent leurs feuilles entre les mois de septembre et de novembre. Les pourcentages d'arbres défeuillés ont variés pendant la période 1948-1957. Il était plus élevée en 1948, 1949 et 1956 avec respectivement 55,1 ; 54,4 et 37,7 %. L'intensité a été faible en 1952 et 1953 avec respectivement 2,9 et 2,4 %. En ce qui concerne la dissémination, elle se produit chaque année entre les mois de janvier et mars. Elle a été plus importante pour les années 1957, 1948, 1950 et 1949 avec respectivement 86,3 ; 86 ; 76,8 et 57,2%. Par contre les pourcentages des années 1954 et 1953 ont été faibles avec respectivement 16,4 et 18,8 %. Les arbres fleurissent chaque année entre les mois d'octobre et de décembre. Les pourcentages des arbres fleuris ont été élevés pendant les années 1949, 1948 et 1956 avec respectivement 79,4 ; 75,3 et 73,5%. Par contre les années 1952, 1953 et 1954 ont enregistré des pourcentages faibles avec respectivement 19,9 ; 22,4 et 23,6 %. Les arbres fructifient chaque année entre décembre et février. Les pourcentages des arbres qui ont fructifiés ont été élevés pendant les années 1948, 1957 et 1950 avec respectivement 92,1 ; 86,9 ; 83,6 et 74,1 % tandis que les années 1954 et 1953 ont enregistré les pourcentages les plus faibles soit respectivement 27,3 et 27,9 %.

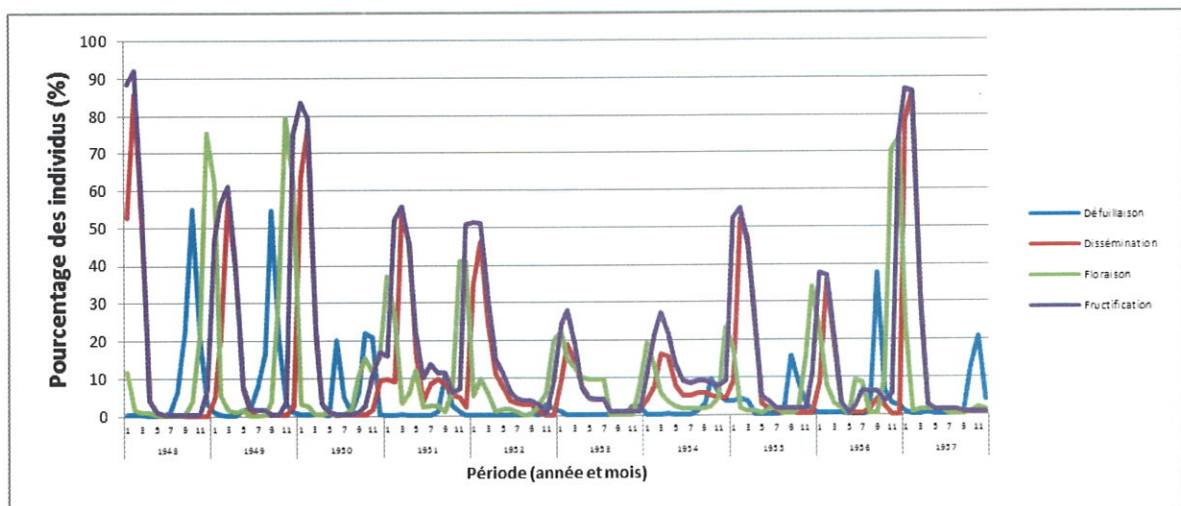


Figure 6.a. Proportion d'individus pour lesquels les activités phénologiques de *P. balsamifera* ont été observées mensuellement (1948 – 1957)

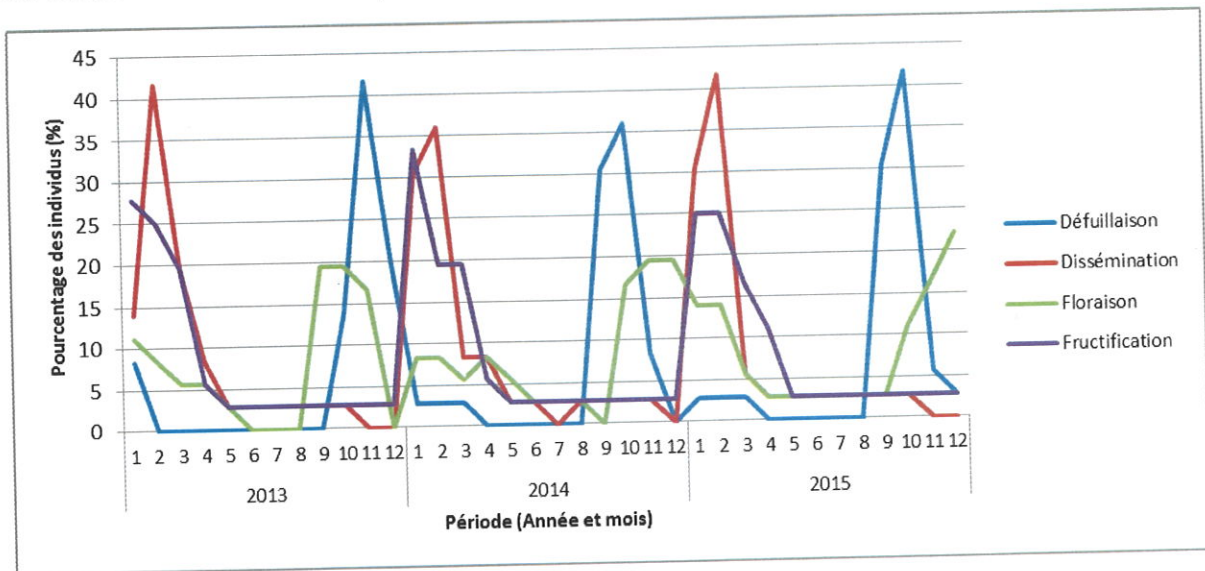


Figure 6.b. Proportion d'individus pour lesquels les activités phénologiques de *P. balsamifera* ont été observées mensuellement (2013-2015)

Le tableau 3 synthétise les informations des graphiques 7.a et 7.b en donnant le pic de chaque événement phénologique et la saison pendant laquelle il se produit.

Tableau 2. Saison des événements phénologiques pendant les périodes d'observations

Événement phénologique	Pic de l'évènement phénologique	Saison
Floraison	Décembre	Grande saison des pluies / Petite saison sèche
Fructification	Février	Petite Saison Sèche
Dissémination	Février	Petite saison sèche
Défeuillaison	Octobre	Grande saison des Pluies

4.2.2. La synchronisation des événements phénologiques

Les résultats des statistiques circulaires sont présentés dans le tableau 3. Les longueurs des vecteurs $r_{ind,moy}$ et r_{esp} sont globalement élevées. Ce qui montre une synchronisation intra-individu élevée et une relative brièveté pour tous les événements phénologiques.

Pour la période 1948-1957, la valeur r_{ind} pour tous les événements phénologiques a varié de 0,71 à 0,85 alors qu'elle était comprise entre 0,73 à 0,90 pour la période de 2013 à 2015 (tableau 3).

Pour la période 1948-1957, la valeur r_{esp} pour tous les événements phénologiques a varié de 0,65 à 0,74 alors qu'elle était comprise entre 0,43 et 0,78 pour la période de 2013 à 2015 (tableau 3). La synchronisation des différents événements semble diminuer pour la seconde période d'étude. L'interprétation des tendances à la hausse ou à la baisse demeure néanmoins délicate car, la seconde période d'étude est plus réduite et concerne un plus faible nombre d'individus.

Tableau 3. Résultats des statistiques circulaires par année et par événement phénologique avec les valeurs des $r_{ind, moy}$, des r_{esp} , du mois moyen, du nombre d'individus

Événement phénologique	Paramètres	1948 - 1957	2013 - 2015
Défeuillaison	$r_{ind\ moy}$	0,85	0,90
	Mois espèce	Octobre	Octobre
	r_{esp}	0,74	0,78
	Nb	169	28
	P-value	***	***
Floraison	$r_{ind\ moy}$	0,74	0,73
	Mois espèce	Décembre	Décembre
	r_{esp}	0,66	0,43
	Nb	175	33
	P-value	***	***
Fructification	$r_{ind\ moy}$	0,71	0,87
	Mois espèce	Février	Février
	r_{esp}	0,65	0,58
	nb	173	29
	P-value	***	***
Dissémination	$r_{ind\ moy}$	0,78	0,84
	Mois espèce	Février	Février
	r_{esp}	0,70	0,68
	Nb	173	47
	P-value	***	***

Le tableau 4 synthétise les informations en suivant la classification de Newstrom *et al.* (1994).

Tableau 4. Classification des événements phénologiques de *P. balsamifera*

Événement phénologique	Classe de fréquence	Classe de régularité	Simultanéité des individus
Floraison	Annuel	Patron régulier	oui
Fructification	Annuel	Patron régulier	oui
Dissémination	Annuel	Patron régulier	oui
Défeuillaison	Annuel	Patron régulier	oui

4.2.2. Diamètres de floraison et de fructification

Le diamètre minimum de floraison a été de 33,8 cm. Les résultats de la régression logistique ne montrent pas une influence significative du diamètre sur la fructification et la floraison de *P. balsamifera* ($p\text{-value } \beta_0, \beta_1 > 0,05$) (tableaux 5 et 6). Pendant la période 1948-1957, seuls 11 arbres sur 178 n'ont jamais fleuri et fructifié. Pour la période 2013-2015, tous les arbres ont fleuri et fructifié, ce qui paraît logique vu l'augmentation du diamètre au cours de la période

Tableau 5. Résumé du modèle logistique de la floraison en fonction du diamètre moyen pour la période 1948-1957

Termes	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)	Code	AIC
(Intercept)	2.540609	0.932205	2.725	0.00642	**	86.51
diam	0.002738	0.013535	0.202	0.83970		

Signif. codes: '***' <0.001 '**' <0.01 '*' <0.05 '.' <0.1 ' ' <1

Tableau 6. Résumé du modèle logistique de la fructification en fonction du diamètre moyen pour la période 1948-1957

Termes	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)	Code	AIC
(Intercept)	1.64759	0.89088	1.849	0.0644	.	82.03
diam	0.01722	0.01425	1.209	0.2268		

Signif. codes: '***' <0.001 '**' <0.01 '*' <0.05 '.' <0.1 ' ' <1

Le tableau 7 présente la fréquence de fructification des arbres ayant dépassé le diamètre minimum de fructification (33,8) pendant les 10 années d'observations soit 1948-1957 sachant

que 11 arbres n'ont pas fructifié. Il renseigne que la rythmicité des individus est irrégulière. Néanmoins, trois quarts des individus ont fructifiés cinq années sur 10.

Tableau 7. Fréquence de fructification des arbres de *P. balsamifera* dépassant le diamètre minimum de fructification entre 1948-1957

Nombre de fructifications	Effectif	Fréquence (%)
1	0	0
2	8	4,5
3	7	3,9
4	14	7,9
5	29	16,3
6	21	11,8
7	12	6,7
8	35	19,7
9	29	16,3
10	12	6,7

4.3. Probabilité des événements phénologiques

Les interactions entre les différentes phénophases et deux paramètres climatiques, les précipitations et les températures mensuelles, ont été examinées.

4.3.1. Probabilité des événements phénologiques en fonction de la précipitation mensuelle

Les précipitations mensuelles influencent de façon très hautement significative les différents événements phénologiques (p-value (β_0, β_1) < 0,05). Suivant les paramètres (tableau 8), les probabilités des différents événements phénologiques peuvent s'écrire de la manière suivante :

$$P(\text{défeuillaison}) = \frac{e^{(-3,0819467 - 0,0014791 \cdot \text{précipitation})}}{1 + e^{(-3,0819467 - 0,0014791 \cdot \text{précipitation})}} \text{ avec ES } \beta_0 = 0,0505074 \text{ et ES } \beta_1 = 0,0003841$$

$$P(\text{floraison}) = \frac{e^{(-2,5618751 + 0,0025276 \cdot \text{précipitation})}}{1 + e^{(-2,5618751 + 0,0025276 \cdot \text{précipitation})}} \text{ avec ES } \beta_0 = 0,0363563 \text{ et ES } \beta_1 = 0,0002148$$

$$P(\text{fructification}) = \frac{e^{(-2,1990675 + 0,0049619 \cdot \text{précipitation})}}{1 + e^{(-2,1990675 + 0,0049619 \cdot \text{précipitation})}} \text{ avec ES } \beta_0 = 0,030213 \text{ et ES } \beta_1 = 0,000171$$

$$P(\text{dissémination}) = \frac{e^{(-2,8072467 + 0,0056887 \cdot \text{précipitation})}}{1 + e^{(-2,8072467 + 0,0056887 \cdot \text{précipitation})}} \text{ avec ES } \beta_0 = 0,03736 \text{ et ES } \beta_1 = 0,000195$$

Sur base de ces équations, des courbes logistiques ont pu être construites. Elles permettent de visualiser graphiquement la probabilité de production des différents événements phénologiques en fonction de la précipitation.

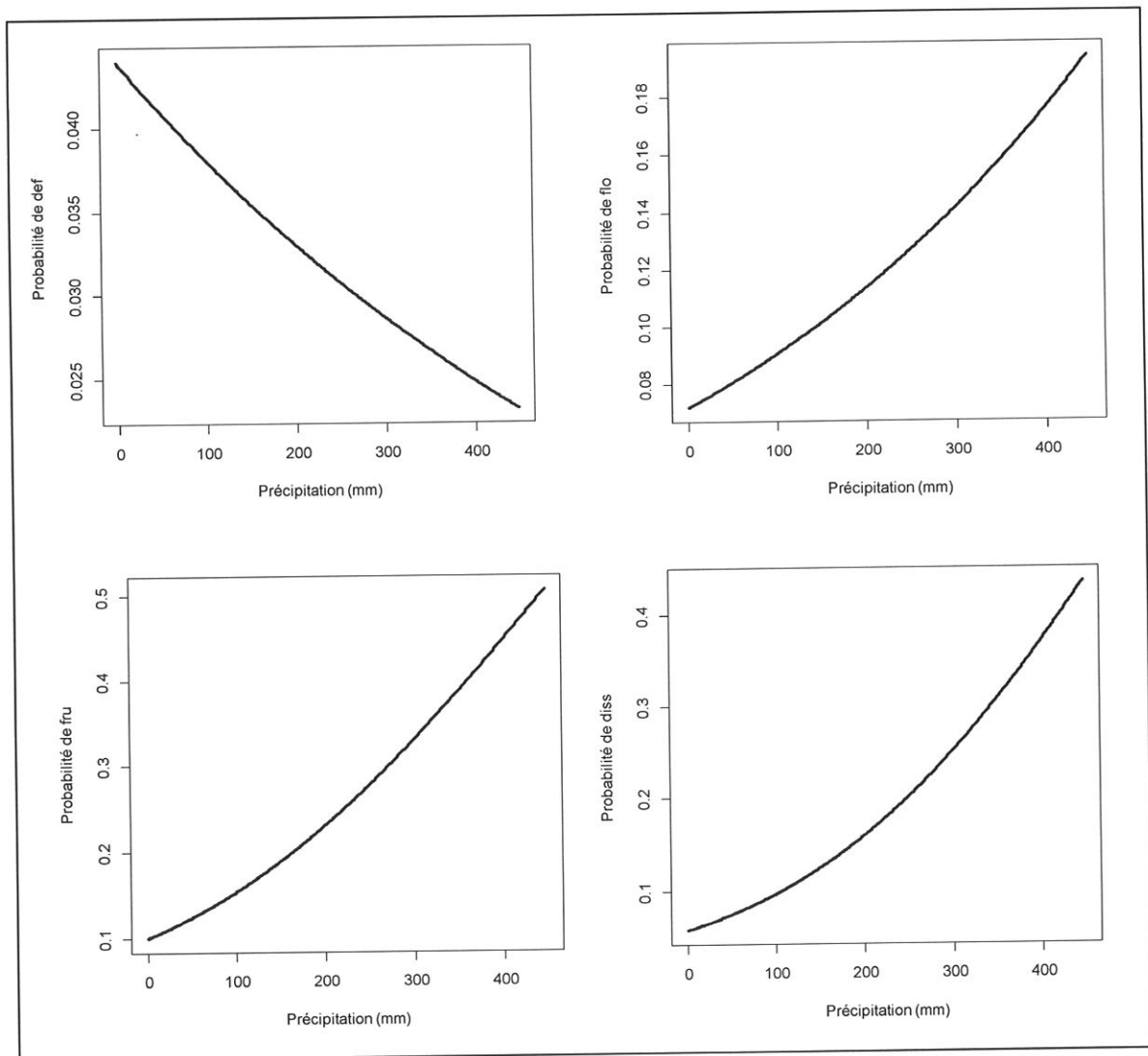


Figure 7. Probabilité des événements phénologiques en fonction de la précipitation

La figure 7 montre que la probabilité de la défeuillaison de *P. balsamifera* est inversement proportionnelle à la précipitation. Par contre, pour la dissémination, la fructification et la floraison, la probabilité augmente avec l'augmentation de la précipitation. Le tableau 8 résume les informations.

Tableau 8. Résumé des modèles logistiques des événements phénologiques en fonction de la précipitation

Termes	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)	Code	AIC
Défeuillaison						
(Intercept)	-3.0819467	0.0505074	-61.020	< 2e-16	***	6663.2
Précipitation	-0.0014791	0.0003841	-3.851	0.000118	***	
Floraison						
(Intercept)	-2.5613751	0.0363563	-70.45	<2e-16	***	12678
Precipitation	0.0025276	0.0002148	11.77	<2e-16	***	
Fructification						
(Intercept)	-2.1990675	0.0302129	-72.79	<2e-16	***	17830
Précipitation	0.0049619	0.0001712	28.99	<2e-16	***	
Dissémination						
(Intercept)	-2.8072467	0.0373545	-75.15	<2e-16	***	13560
Précipitation	0.0056887	0.0001954	29.12	<2e-16	***	

Significative codes: '***' < 0.001 ; '**' < 0.01 ; '*' < 0.05 ; '.

4.3.2. Probabilité des événements phénologiques en fonction de la température mensuelle

Il existe une relation très hautement significative entre les événements phénologiques et la température à l'exception de la défeuillaison. Ainsi, les probabilités prédites pour les différents événements phénologiques peuvent s'écrire de la manière suivante :

$$P(\text{défeuillaison}) = \frac{e^{(-2,40869 - 0,03280 \cdot \text{température})}}{1 + e^{(-2,40869 - 0,03280 \cdot \text{température})}} \text{ avec ES } \beta_0 = 0,42083 \text{ et ES } \beta_1 = 0,01739$$

$$P(\text{floraison}) = \frac{e^{(-11,96750 + 0,38996 \cdot \text{température})}}{1 + e^{(-11,96750 + 0,38996 \cdot \text{température})}} \text{ avec ES } \beta_0 = 0,44972 \text{ et ES } \beta_1 = 0,01783$$

$$P(\text{fructification}) = \frac{e^{(-17,49267 + 0,63674 \cdot \text{température})}}{1 + e^{(-17,49267 + 0,63674 \cdot \text{température})}} \text{ avec ES } \beta_0 = 0,45765 \text{ et ES } \beta_1 = 0,01777$$

$$P(\text{dissémination}) = \frac{e^{(-19,69416 + 0,70280 \cdot \text{température})}}{1 + e^{(-19,69416 + 0,70280 \cdot \text{température})}} \text{ avec ES } \beta_0 = 0,60317 \text{ et ES } \beta_1 = 0,02362$$

Sur base de ces équations, des courbes logistiques ont pu être construites. Elles permettent de visualiser graphiquement la probabilité des événements phénologiques en fructification de la température.

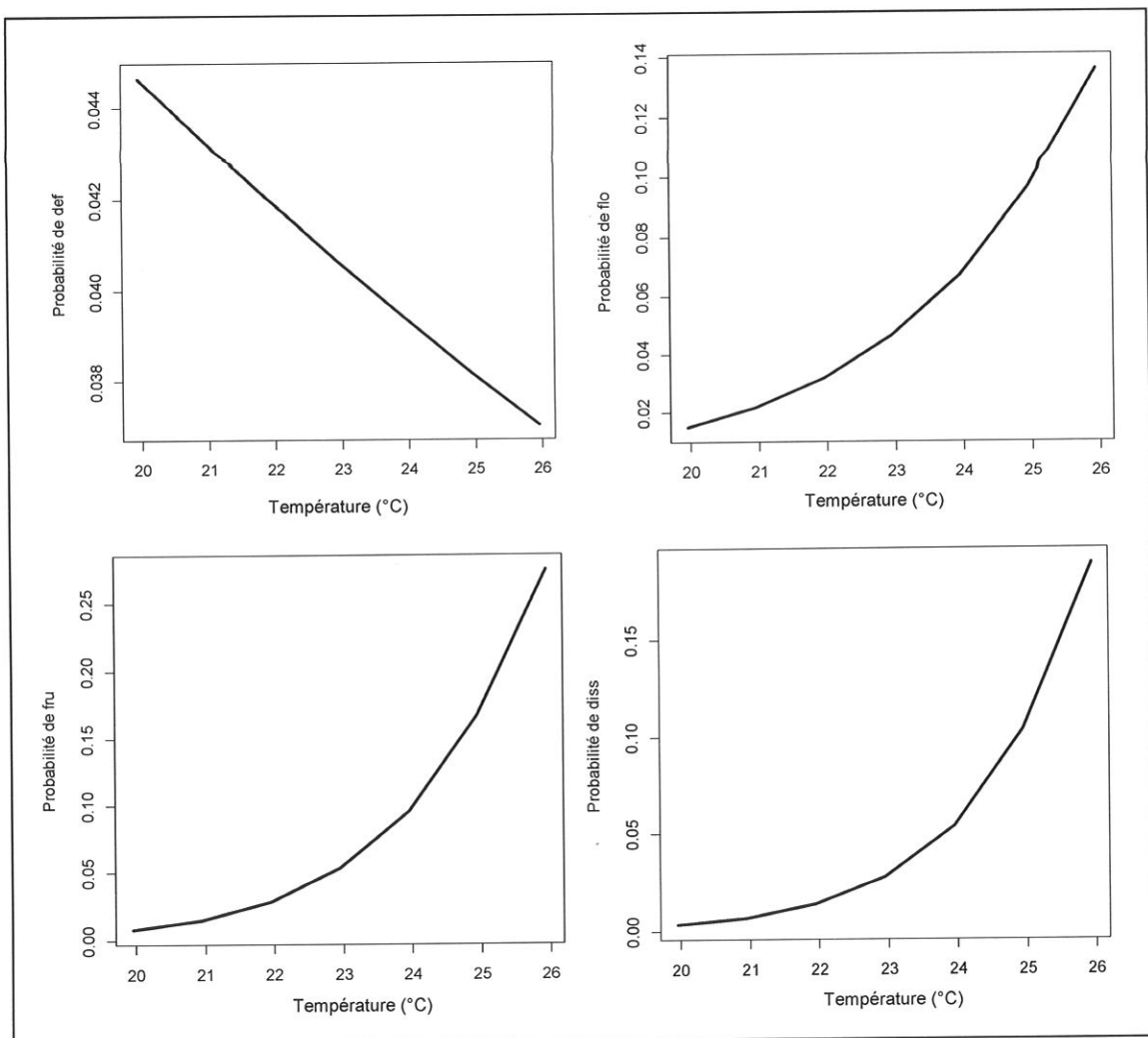


Figure 8. Probabilité des événements phénologiques en fonction de la température mensuelle

Suivant la figure 8, la probabilité de la défeuillaison est également inversement proportionnelle à la température. Quant à la floraison, la fructification et la dissémination, elles deviennent plus importantes quand la température augmente.

Tableau 9. Résumé des modèles logistiques des événements phénologiques en fonction de la température

Termes	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)	Code	AIC
Défeuillaison						
(Intercept)	-2.40869	0.42083	-5.724	1.04e-08	***	7092.9
température	-0.03280	0.01739	-1.886	0.0593		.
Floraison						
(Intercept)	-11.96750	0.44972	-26.61	<2e-16	***	12361
température	0.38996	0.01783	21.87	<2e-16	***	
Fructification						
(Intercept)	-17.49267	0.45165	-38.73	<2e-16	***	16932
température	0.63674	0.01777	35.83	<2e-16	***	
Dissémination						
(Intercept)	-19.69416	0.60317	-32.65	<2e-16	***	13061
température	0.70280	0.02362	29.75	<2e-16	***	

Significative codes: '***' <0.001 ; '**' <0.01 ; '*' <0.05 ;

4.4. Analyse de la croissance

4.4.1. Structure de la population

Les figures 9.a et b présentent les structures diamétriques des peuplements suivis en 1948-1957 et 2013-2014.

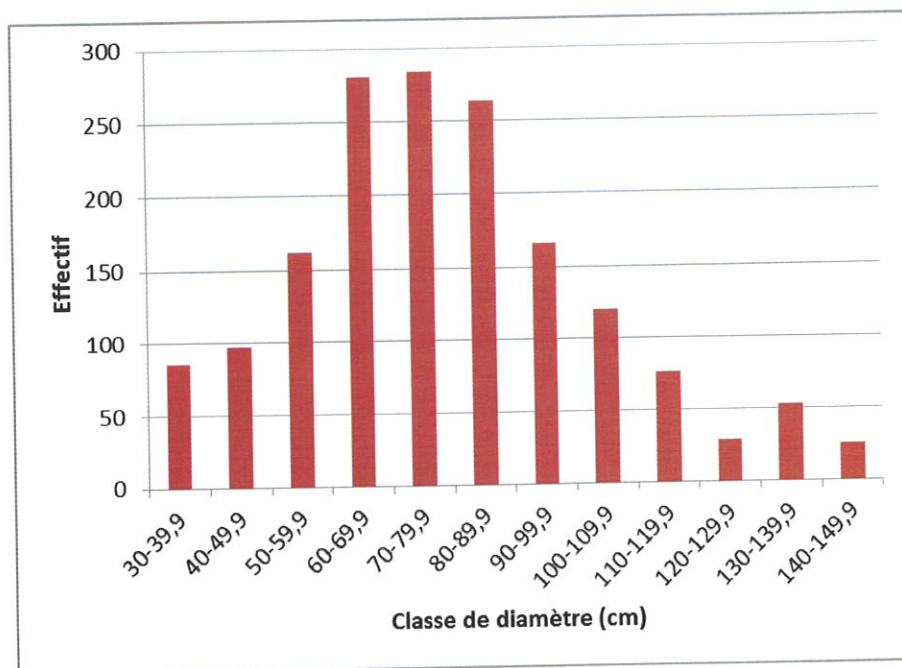


Figure 9.a. Structure diamétrique des arbres observés de 1948-1957

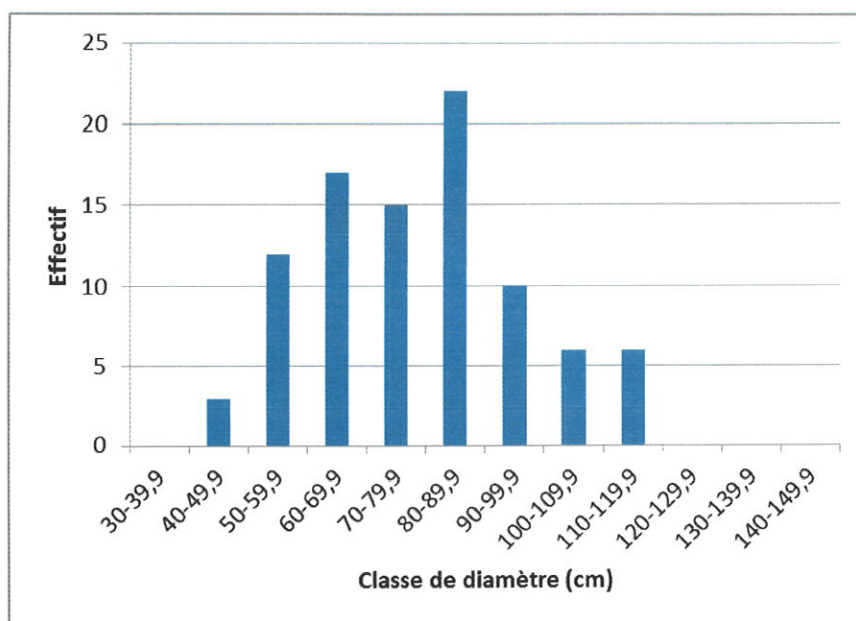


Figure 10.b. Structure diamétrique des arbres observés de 2013-2015

Les accroissements annuels moyens observés en fonction du diamètre initial pour les deux périodes d'observations (1948-1957 et 2013-2015) renseignent que l'accroissement annuel moyen ralentit pendant que l'arbre croît. Il a été de 0,5 cm de 1948 à 1957 et 0,4 cm de 2013 à 2015.

CHAPITRE V. DISCUSSION ET RECOMMANDATIONS

Dans ce chapitre, nous discutons nos résultats en se basant sur les deux hypothèses de notre travail, qui pour rappel étaient : (1) le climat joue un rôle déterminant sur la phénologie de *P. balsamifera* dans le Mayombe ; (2) l'ampleur de la fructification, de la floraison et de l'accroissement annuel moyen de *P. balsamifera* est influencée par le diamètre.

P. balsamifera présente des patrons phénologiques réguliers et annuels. En d'autres termes, les événements phénologiques se produisent chaque année à la même période. Sa phénologie est influencée significativement par les précipitations et la température. Ces résultats confirment ceux obtenus par Couralet (2010) sur *P. balsamifera* et *T. superba* dans la même station. Les deux variables sont toutefois corrélées et affirmer laquelle des deux pourrait déclencher l'événement phénologique demeure délicat.

La précipitation influence tous les événements phénologiques, car l'amplitude est importante entre la saison des pluies et la sèche, à l'instar des observations de Newberry *et al.* (2006) et de Menga *et al.* (2012).

En ce qui concerne la température, la variabilité inter-mensuelle est moindre (*cfr.* tableau 1 a et b), ce qui explique son influence limitée sur la défeuillaison. La défeuillaison en saison sèche a été observée chez beaucoup d'espèces de la zone intertropicale (Whitmore, 1975 ; Reich et Borchert, 1984 ; Yalibanda, 1999 ; Newberry *et al.*, 2006 ; Kouadio, 2009 ; Bourland *et al.*, 2012 ; Menga, 2012). Pendant la saison sèche, les températures baissent et les pluies se raréfient. De ce fait, les arbres sont confrontés à un stress hydrique foliaire et racinaire, la photosynthèse en est naturellement affectée, les feuilles jaunissent puis tombent (Whitmore, 1975 ; Mapongmetsem *et al.*, 1998). Pour Fenner (1998) in Couralet (2010), la défeuillaison est souvent associée à un changement dans les conditions environnementales telles que la disponibilité de l'eau, de la température ou de la photopériode. Par contre, cette situation n'est pas observée chez *P. balsamifera* qui, garde son feuillage pendant la saison sèche et les renouvelle lors de la reprise des pluies en octobre. L'humidité de l'air étant constamment élevée à Luki jouerait un rôle non négligeable sur la défeuillaison (Lubini, 1997 ; Couralet *et al.* 2010)

La défeuillaison pendant la saison des pluies révèle un patron de la phénologie inhabituel. L'abscission foliaire induite par des précipitations a été observée, mais reste rare (Elliott *et al.*,

2006, Mehltreter et Garcia-Franco, 2009 in Couralet, 2010). Cette défeuillaison inversée serait intéressante pour l'agroforesterie, car elle facilite la pénétration de la lumière au sol pour les cultures pendant la saison des pluies

Dieterlen (1978), en étudiant la phénologie dans la forêt équatoriale du Kivu en RDC, a constaté que plus de la moitié des espèces fleurissent durant la saison la moins pluvieuse et lorsque l'intensité des pluies reprend. Ces résultats ne confirment pas les nôtres puisque *P. balsamifera* ne fleurit pas lors de la grande saison sèche. *P. balsamifera* n'a qu'une seule période de floraison dans le Mayombe qui culmine à la transition entre la grande saison des pluies et la petite saison sèche. Doucet (2003) a également observé la floraison à la même période au Gabon. Il a toutefois constaté un second pic de floraison de mars à mai.

La relation entre la fructification et le diamètre a été largement affirmé pour certaines espèces exploitables dans le bassin du Congo (Anthonissen *et al.*, 2014). Cette relation a été également observée par Plumptre (1995) qui, a mis en exergue le fait que la probabilité de fructification de certaines espèces variait en fonction de leur diamètre. Ces résultats sont contraires aux nôtres qui renseignent aucune influence significative du diamètre sur la floraison et la fructification de *P. balsamifera*.

Le diamètre minimum de floraison et de fructification qui est de 33,8 cm. Au Gabon, Doucet (2003) a trouvé un diamètre minimum de floraison très similaire (34 cm). Par contre, à l'inverse de Doucet (2003), nous n'avons pu détecter aucune influence significative du diamètre sur la probabilité de floraison ou de fructification. Cela pourrait s'expliquer par une période d'observation plus longue dans notre étude.

Les individus de *P. balsamifera* présentent une rythmicité irrégulière (*Sensu* Sabatier & Puig, 1986, Newstrom, 1994) qui se manifeste par une absence des fructifications de certains individus. En moyenne, sur une période continue de 10 ans, un individu en âge de fructifier produira des fruits matures à 6 reprises.

L'accroissement annuel moyen calculé sur les observations faites de 1948 à 1957 est de 0,55 cm alors qu'il est 0,40 cm de 2013 à 2015. Ceci semble traduire une diminution de l'accroissement au cours du temps. Elles sont toutefois dans l'intervalle indiquée par Durrieu *et al.*, (1998) qui signalent que les accroissements annuels moyens des essences commerciales sont de l'ordre de 0,37 à 0,52 cm/an. Ces valeurs obtenues ne sont pas loin de l'accroissement annuel 0,5 cm obtenu par Doucet (2003) pour la même espèce au Gabon.

Les accroissements annuels obtenus en 1948-1957 et 2013-2015 justifient l'argument de Nolet (2003) cité par Nsielolo (2016), selon lequel les tiges les plus vieilles offrent une croissance en diamètre statistiquement moins élevée que les tiges les plus jeunes. Nsielolo (2016) a par exemple obtenu un accroissement annuel moyen de 0,6 cm pour les jeunes individus de *Millettia laurentii* De Wild. alors que Menga (2012) a trouvé un accroissement de 0,44 cm pour les individus adultes. Sur *Terminalia superba* Engl. & Diels au Cameroun, Doucet *et al.* (2007) ont trouvé un accroissement annuel moyen allant de 7 cm/an pour des arbres de 30 à 49 cm de diamètre, à 0,6 cm/an pour des arbres de plus de 90 cm de diamètre. L'accroissement d'un arbre peut être influencé par le milieu, l'écologie et même par le statut des individus (Nsielolo, 2016).

L'accroissement annuel moyen de 0,5 cm obtenu pendant la période 1948-1957 correspond à celui recommandé par l'administration forestière et utilisé dans les plans d'aménagement en RDC.

CONCLUSION

La présente étude a montré que les patrons de la phénologie de *P. balsamifera* sont annuels et réguliers. Le rythme de fructification individuel est irrégulier.

Cette régularité est un atout pour la régénération de l'espèce. Toutefois cet aspect n'a pu être étudié dans le cadre de ce travail. Une production de graines régulière n'est pas synonyme d'une bonne régénération car de nombreux autres facteurs interviennent, dont la prédation, le parasitisme ou les besoins en lumière des jeunes plants. Les résultats a priori positifs des essais réalisés à l'époque coloniale dans la RBL confirment les besoins en lumière des plantules. Compte tenu de la pression sur les populations naturelles liée à une exploitation illégale, une étude approfondie de la régénération naturelle et des méthodes de régénérations assistée s'impose.

En matière d'aménagement forestier, nous suggérons d'utiliser une valeur annuelle d'accroissement de 0,5 cm pour le calcul de reconstitution. Le DME légal de 80 cm est compatible avec le maintien d'une proportion élevée de semenciers puisque l'espèce fructifie dès une quarantaine de cm de diamètre.

L'exploitation forestière dans le Mayombe étant exclusivement artisanale doit interpeler les gestionnaires. Car, elle ne tient pas compte de normes retenues par l'administration visant à pérenniser l'espèce. Ainsi, les aptitudes de régénération de *P. balsamifera* doivent faire l'objet d'études futures.

En ce qui concerne la distribution spatiale de l'espèce dans la réserve de biosphère de Luki, il est important de considérer cet aspect dans les prochaines études de sa flore.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- African Régional Workshop, (1996).** Conservation and Sustainable Management of Trees project workshop held in Harare, Zimbabwe.
- Anderson D, Nordheim E, Moermond T, Zoro & Boesch C. (2005).** *Factors influencing tree phenology in Tai National Park, Cote d'Ivoire.* *Biotropica* 37: 631–640.
- Anthonissen F., Lehnebach C., Rousseau M., Vuylsteke C., Gorel A-P., Fayolle A., Doucet J.-L. (2014).** *Importance de la phénologie reproductrice pour l'exploitation forestière au Cameroun.* Rapport non publié.
- Arno, J. (2001).** *Gossweilerodendron balsamiferum.* pages 260-261 in J. H. Flynn, Jr., and C. D. Holder, editors. *A guide to useful woods of the world.* Forest Products Society, Madison, United States.
- ATIBT (2006).** *Synthèse sur les forêts équatoriales-Volet faune sauvage.* Ed. ATIBT, 50p.
- Augspurger, C. K. (1981).** *Reproductive synchrony of a tropical shrub: experimental studies on effects of pollinators and seed predators on Hybanthus prunifolius.* *Ecology* 62:775-788.
- Batschelet E., (1981).** *Circular Statistics in Biology.* Academic Press, New York.
- Berthelot, M., Friedlingstein, P., Ciais, P., Dufresne, J.L., Monfray, P., (2005).** *How uncertainties in future climate change predictions translate into future terrestrial carbon fluxes.* *Global Change Biology*, vol. 11, n° 6, pp. 959-970.
- Blanc P., (2002).** *Être plante à l'ombre des forêts tropicales.* Paris, France, Nathan, 428p.
- Borchert R, Robertson K, Schwartz MD, Williams-Linera G. (2005).** *Phenology of temperate trees in tropical climates.* *International Journal of Biometeorology* 50: 57-65.
- Bourland N., Kouadio Y. L., Lejeune P., Sonké B., Philippart J., Daïnou K., Fousséni F., Doucet J.-L. (2012).** *Ecology of Pericopsis elata (Fabaceae), an Endangered Timber Species in Southeastern Cameroon.* *Biotropica* 44: 840-847.
- Breteler, F.J. (1999).** *A revision of Prioria, including Gossweilerodendron, Kingiodendron, Oxy stigma, and Pterygopodium (Leguminosae - Caesalpinioideae - Detarieae) with emphasis on Africa.* Wageningen Agricultural University Papers 99–3. 61 pp.
- Capon, M. (1947).** *Observations sur la phénologie des essences de la forêt de Yangambi.* Pages 849-862 in *Compte-rendu de la Semaine Agricole de Yangambi.* INEAC, Brussels, Belgium.
- Chuine, I., Belmonte, J. & Mignot, A., (2000).** *A modelling analysis of the genetic variation of phenology between tree populations.* *Journal of Ecology.* 561-570.
- Connell J.H. (1971).** *On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forests.* In Den Boer P.J. et Graadwelle P.R. (Eds) *Dynamic of population's* pp 298-312. Wageningen. The Netherlands.
- Couralet C., J Van den Bulcke, LM Ngoma, J Van Acker & H Beeckman (2013).** *Phenology in functional groups of central african rainforest trees.* *Journal of Tropical Forest Science* 25(3): 361–374

Couralet, C., (2010). *Community dynamics, phenology and growth of tropical trees in the rain forest Reserve of Luki, Democratic Republic of Congo*. PhD thesis. Faculty of Bioscience Engineering, Ghent University, Belgium. 173 pp.

De Ridder M., (2013). *Tree-ring analysis and stem biomass estimation of Limba (Prioria balsamifera Engl. & Diels) in the framework of sustainable forest management*. Ph.D. dissertation, Ghent University, Ghent, 167 p.

De Ridder M., Toirambe B., Van den Bulcke J., Bourland N., Van Acker J., Beeckman H. (2014). *Dendrochronological Potential in a Semi-Deciduous Rainforest: The Case of Pericopsis elata in Central Africa*. *Forests* 5: 3087-3106.

Dieterlen; F. (1978). *Zur Phänologie des Äquatorialen Regenwaldes im Ost-Zaire (Kivu). Nebst Pflanzenlisten und Klimadaten*. Diss. Bot. 47. Cramer, Vaduz

Direction de la Gestion Forestière (DGF), (2009). Rapport annuel d'activités – Exercice 2008. Kinshasa, République Démocratique du Congo, 25 p

Djiré A., (2004). Rapport final de l'étude sur le secteur informel du bois d'œuvre en RDC. Rapport d'appui à la Revue économique du secteur forestière, Banque Mondiale et Ministère de l'Environnement de la RDC, Kinshasa.

Donis C. & Mardoux R., (1951). *Sur l'uniformisation par le haut*. Belgique, INEAC, 51-75p.

Donis C. (1948). *Essai d'économie forestière au Mayombe*. Publications de l'INEAC, série scientifique, 37, Bruxelles, 92p.

Doucet J.-L., Daïnou K., Bourland N., Sheila Ward, Tekam P., Ligot G., Lagoute P., Fayolle A. (2016). *Enrichment of Central African logged forests with high-value tree species: testing a new approach to regenerating degraded forests*. *IJBSESM* (online): 2151-3740.

Doucet J.-L., Kouadio Y. L., Monticelli D., Lejeune P. (2009). *Enrichment of logging gaps with moabi (Baillonella toxisperma Pierre) in a Central African rain forest*. *For. Ecol. Manage.* 258: 2407-2415.

Doucet J.-L. (2003). *L'Alliance délicate de la gestion et de la biodiversité dans les forêts du Gabon*. Thèse de doctorat, Faculté Universitaire des Sciences Agronomiques Gembloux, 323 p + Annexes.

Doucet J.-L., Dissaki A., Mengome A., Issembe Y., Dainou K., Gillet J.-F., Kouadio Y.L. et Laporte J. (2007). *Dynamique des peuplements forestiers d'Afrique Centrale*. Module de formation. Projet d'appuis régional à l'ENEF et l'ERAIFT. ATIBT, UE, FUSAGX, ENEF, Gembloux, Belgique, 299 p.

Dufour S., (2005). *Contrôles naturels et anthropiques de la structure et de la dynamique des forêts riveraines des cours d'eau du bassin rhodanien (Ain, Arve, Drôme et Rhône)*. Thèse, Université Jean Moulin Lyon 3, 244p.

Durrieu de Madron L. et Daumerie A. (2004). *Fruiting diameter in different species in the natural forests of the Central African Republic*. *Bois et Forêts des Tropiques*, 281 (3) : 87-95.

Durrieu de Madron L., Favrichon V., Dupuy B., Bar hen A. et Maître H. F. (1998). *Croissance et productivité en forêt dense humide: bilan des expérimentations dans le dispositif d'Irobo-Côte d'Ivoire (1978 -1990)*, CIRAD-Forêt Campus International de Baillarguet, Montpellier cedex 1 France, 77p.

Fayolle A., Ouédraogo D., Ligot G., Daïnou K., Bourland N., Tekam P. & Doucet J.-L. (2015). *Differential performance between two timber species in forest logging gaps and in plantations in Central Africa.* *Forests* 6: 380-394.

Fenner, M. (1998). *The phenology of growth and reproduction in plants. Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics.* 1:78-91.

Fouarge, J., & G. Gérard. (1964). *Bois du Mayumbe.* Institut National pour l'Etude Agronomique du Congo belge (INEAC), Brussels, Belgium.

Fritts H. C., Vaganov E. A., Sviderskaya I. V. & Shashkin A. V. (1991). *Climatic variation and tree-ring structure in conifers : empirical and mechanistic models of tree-ring width, number of cells, cell size, cell-wall thickness and wood density.* *Clim. Res.* Vol 1, pp. 97-116.

Fritts H.C. & T.W. Swetnam (1989). *Dendroecology: a tool for evaluating variations in past and present forest environments.* *Advances in Ecological Research*, 19: 111-118.

Gata, D., (1997). *Etudes des impacts humains, estimation de degré de péril de la biodiversité et principes directeurs pour une gestion durable des ressources disponibles.* MAB-Congo, MECNT, 37p.

Gordo, O. et Sanz, J.J. (2005). *Phenology and climate change: a long-term study in a Mediterranean locality.* *Oecologia*, 146: 484-495.

Guiot J. (1981). *Analyse mathématiques de données géophysiques. Application à la dendroclimatologie.* Thèse Doct. Sci. Univ. Catholique de Louvain, Fac de Louvain-la-Neuve, 176 p. et annexes.

Guiot J. (1983). *Analyse statistique multidimensionnelle pour la mise en oeuvre d'une climatographie spatio-temporelle, méthodes + exemples.* Contribution n° 38, Univ. Catholique de Louvain-la-Neuve, 43 p.

Hughes, L. (2000). *Biological consequences of global warming: is the signal already apparent?* *Trends in Ecology & Evolution* 15:56-61.

Hugues M. & Milson S. J. (1982). *Comment on the climate growth response.* Second international Workshop on global dendroclimatology, Norwich, 1980, "Climate from tree-ring", Hugues *et al* eds, Cambridge University Press, pp. 37-38.

Humblot P., (1946). *Aménagement des forêts climatiques tropicales au Mayumbe.* *Bulletin Agricole du Congo Belge* 37:15-87

Janzen D.H. (1970). *Herbivores and the number of tree species in tropical forests.* *American Naturalist*, 104(940) : 501-528.

Kapa, B., Nkiama, M., Malele M., et Ritvisay, M., (1987). *Aménagement de la réserve de biosphère de Luki, SPIAF*, 67p.

Keay, R. W. J. (1989). *Trees of Nigeria.* Oxford Science Publication, New York, USA.

Kikuzawa, K. & Lechowicz, M.J. (2011). *Ecology of leaf longevity.* *Ecological Research Monographs.* Springer, Dordrecht.

Kouadio Y.L. (2003). *Etude des potentialités sylvicoles des peuplements d'okoumé (Aucoumea klaineana Pierre) dans la région de Mandji au Gabon.* Mémoire de DEA, Faculté Universitaire des Sciences Agronomiques Gembloux, 79 p.

- Kouadio Y.L. (2009).** *Mesures sylvicoles en vue d'améliorer la gestion des populations d'essences forestières commerciales de l'Est du Cameroun.* Thèse, FUSAGx, Gembloux, 253p. + annexes.
- Laporte J. (2007).** *Dynamique des peuplements forestiers d'Afrique Centrale – Module de formation.* Projet d'appui régional à l'ENEF et l'ERAIFT. ATIBT, UE, FUSAGX, ENEF, Gembloux, Belgique, 299 p.
- Lebourgeois, F., Pierrat J.C., Perez, V., Piedallu, C., Cecchini, S., Ulrich E., (2010).** *Changement des dates de débourrement et de Jaunissement des chênaies et des hêtraies françaises au cours du xxi^e siècle,* Rev. For. Fr. LXII – 6.
- Leith H (1974).** *Phenology and seasonality modeling.* Springer, Berlin
- Léonard J. (1952).** *Cynometreae et Amherstieae. Flore du Congo-Belge et du Ruanda-Urundi.* Spermatophytes. Vol. III, pub. Institut National pour l'Etude Agronomique du Congo, Bruxelles.
- Lubini A. (1984).** *Réserve de biosphère de Luki: Étude de la végétation, nature et impacts des activités humaines sur le milieu et proportion d'aménagement.* Kinshasa: MAB-DECNT, 52p.
- Lubini A., (1997).** *La végétation de la Réserve de biosphère de Luki au Mayombe (RD. Congo).* Opera botanica belgica 10, 155p.
- Lungili K. (2001).** *Etude sur la filière bois-énergie à partir de la Réserve de Biosphère de Luki.* Mémoire de fin d'études. Kinshasa : ERAIFT. 123p.
- Machado, I.C.S., Barros, L.M. & Sampaio, E.V.S.B., (1997).** *Phenology of Caatinga species at Serra Tahada, PE, north-eastern Brazil.* Biotropica. 57-68.
- Madelaine Antin, C. (2009).** *Dynamique des peuplements forestiers tropicaux hétérogènes : variabilité inter et intraspécifique de la croissance des arbres et trajectoires de développement en forêt dense humide sempervirente.* Thèse, Université Montpellier 2 – Montpellier Supagro, 258p
- Madoux, (1954).** *La régénération naturelle dans les forêts remaniées du Mayombe.* Bull. soc. Bot. France XCVII : 156-157.
- Maldague M., Mankoto, S., Rakotomavo, T., (1997).** *Notions d'aménagement et de développement intégrés des forêts tropicales.* ERAIFT, UNESCO, MAB, PNUD. 378 p.
- Maniatis D, Saint André L, Temmerman M, Malhi Y, Beeckman H., (2011).** *The potential of using xylarium wood samples for wood density calculations: a comparison of approaches for volume measurement.* iForest 4: 150-159.
- Mapongmetem P.M., Duguma B., Nkongmeneck, et Puig H. (1998).** *Déterminisme de la défeuillaison chez quelques essences forestières tropicales du Cameroun.* Rev. Ecol.(Terre Vie), 53, 193-210.
- Mayaux P. et al., (2006).** *Cartographie et évolution du couvert forestier en Afrique centrale.* In : Devers D. & Vande Weghe J.-P., eds. *Les Forêts du Bassin du Congo - État des Forêts 2006.* Maryland, USA : CARPE, 80-89.
- Medjibe V. et Hall J. (2001).** *Seed dispersal and its implications for silviculture of African Mahogany (Entandrophragma spp.) in undisturbed forest in the Central African Republic.* Forest Ecology and Management, 5810 : 1-9.

Menga, P. (2012) : Ecologie des peuplements naturels de *Millettia laurentii* De Wild. dans la région du lac Maï-Ndombe, en R D Congo, Thèse de doctorat, Université de Kinshasa, Faculté des Sciences 197p.

Menga, P., Bayol, R. Nasi et A. Fayolle, (2012). *Phénologie et diamètre de fructification du wengé, Millettia laurentii De Wild. : implications pour la gestion.* Bois et forêts des tropiques, N° 312 (2)

Meunier, Q., C. Moumbogou, J.L. Doucet (2015). *Les arbres utiles de Gabon.* Les presses agronomiques de Gembloux.

Morisette, J. T., A. D. Richardson, A. K. Knapp, J. I. Fisher, E. A. Graham, J. Abatzoglou, B. E. Wilson, D. D. Breshears, G. M. Henebry, J. M. Hanes & L. Liang. (2009). *Tracking the rhythm of the seasons in the face of global change: phenological research in the 21st century.* Frontiers in Ecology and the Environment 7:253-260

Negi, G. & Singh, S. (1992). *Leaf growth pattern in evergreen and deciduous species of the Central Himalaya, India.* Intern. J. Biometeorology, 36: 233-242.

Newberry D.M., Chuyong G.B., Zimmermann L., (2006). *Mast fruiting of large ectomycorrhizal African rain forest trees: importance of dry season intensity, and the resource-limitation hypothesis.* New phytologist, pp. 561-579.

Newstrom L.E., Frankie G.W. et Baker H.G. (1994). *A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland tropical rain forest trees at La Selva, Costa Rica.* Biotropica 26, 141-159.

NSIELOLO, R. (2016). Régénération forestière assistée avec *Millettia laurentii* De Wild. dans les savanes mises en défens à Ibi-village au plateau des Batéké/RDC, Thèse de doctorat, Université de Kinshasa, ERAIFT, 191p.

Ouédraogo D., Fayolle A., Daïnou K., Demaret C., Bourland N., Lagoute P., & Doucet J.-L. (2014). *Enrichment of logging gaps with a high conservation value species (*Pericopsis elata*) in a Central African moist forest.* Forests 5: 3031-3047.

Ouédraogo D., Mortier F., Gourlet-Fleury S., Freycon V. & Nicolas Picard, (2013). *Slow-growing species cope best with drought: evidence from long-term measurements in a tropical semi-deciduous moist forest of Central Africa,* Journal of Ecology 2013, 101, 1459–1470.

Parmesan, C. (2006). *Ecological and evolutionary responses to recent climate change.* Annual Review of Ecology Evolution and Systematics 37:637-669.

Parmesan, C., & G. Yohe. (2003). *A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems.* Nature 421:37-42.

Peel, M.C., Finlayson, B.L. et McMahon, T.A., (2007). *"Updated world map of the Köppen–Geiger climate classification".* Hydrol. Earth Syst. Sci. 11: 1633–1644.

Pendje, G., et Baya, M., (1992). *La réserve de biosphère de Luki (Mayombe, Zaïre) : Patrimoine floristique et faunique en péril.* UNESCO, Paris, 62p.

Penuelas, J., Filella, I., Zhang, X.Y., Llorens, L., Ogaya, R., Lloret, F., Comas, P., Estiarte, M., Terradas, J., (2004). *Complex spatiotemporal phenological shifts as a response to rainfall changes.* New Phytologist, vol. 161, n° 3, pp. 837-846.

- Plumptre J. (1995).** The importance of "seed trees" for the natural regeneration of selectively logged tropical forest. *Commonwealth Forestry Review* 74(3)
- Poupon, H., (1979).** *Etude de la phénologie de la strate ligneuse à Fété Olé (Sénégal septentrional) de 1971 à 1977.* Bull Inst Fondam Afr Noire (IFAN). 44-91.
- R_Core, Team. (2014).** *R: A Language and Environment for Statistical Computing.* Vienna, Austria : s.n., 2014. R Foundation for statistical Computing. URL: <http://www.R-project.org/>.
- Reich P.B. et Borchert R. (1984).** *Water Stress and Tree Phenology in a Tropical Dry Forest in the Lowlands of Costa Rica.* Journal of Ecology 72, 61-74.
- Richardson, A.D., Keenan, T.F., Migliavacca, M., Ryu, Y., Sonnentag, O. & Toomey, M. (2013).** *Climate change, phenology, and phenological control of vegetation feedbacks to the climate system.* Agr. Forest Meteorol., 169: 156-173.
- Rondeux, J. (1999).** *La mesure des arbres et des peuplements forestiers.* 2è édition. Gembloux : Les Presses Agronomiques de Gembloux, pp. 102-107.
- Root, T. L., J. T. Price, K. R. Hall, S. H. Schneider, C. Rosenzweig, and J. A. Pounds. (2003).** *Fingerprints of global warming on wild animals and plants.* Nature 421:57-60.
- Sabatier D. & H. Puig, (1986).** Phénologie et saisonnalité de la floraison et de la fructification en forêt dense guyanaise. *Msm. Mus. Nat. Hist. Nat.*, ser. A, 132, 173-184.
- Schwartz, M. D. (2003).** *PHENOLOGY: An Integrative Environmental Science.* Kluwer Academic Publishers, Netherlands.
- Schweingruber, F.H (1988).** *Tree rings basics and applications of dendrochronology.* Springer, 292p.
- Shoko Sakai (2001).** *Phenological diversity in tropical forests,* Popul Ecol 43:77–86
- Stuart J. Davies & Peter S. Ashton, (1999).** Phenology and fecundity in 11 sympatric pioneer species of *Macaranga* (Euphorbiaceae) in Borneo. *American Journal of Botany* 86(12): 1786–1795.
- Sun, C., B. A.Kaplin, K. A. Kristensen, V. Munyaligoga, J. Mvukiyumwami, K. K. Kajondo, AND T. C. Moermond. (1996).** *Tree phenology in a tropical montane forest in Rwanda.* Biotropica 28: 668–681.
- Toirambe, B., (2001).** *Valorisation des produits forestiers non ligneux (pfnl) dans la réserve de Biosphère de Luki-Bas-Congo.* Mémoire inédit de DESS, ERAIFT, 163p.
- Tunguni, D., (2001).** *La place de la carte numérique dans la gestion de la réserve des biosphères de Luki.* Mémoire inédit ERAIFT. 180 p.
- UNESCO-MAB (1996) : Réserves de biosphère, Bulletin du réseau n° 4, p. 4.
- Vitasse, Y., (2009).** *Déterminismes environnemental et génétique de la phénologie des arbres de climat tempéré : Suivi des dates de débourrement et de sénescence le long d'un gradient altitudinal et en tests de provenances,* Thèse de doctorat, Université Bordeaux.
- Walther, G. R., E. Post, P. Convey, A. Menzel, C. Parmesan, T. J. C. Beebee, J. M. Fromentin, O. Hoegh-Guldberg, and F. Bairlein. (2002).** *Ecological responses to recent climate change.* Nature 416:389-395.

White F. (1983). *La végétation de l'Afrique*. UNESCO, Paris

Whitmore T.C. (1975). *Tropical Rain Forest of the Far East*. Clarendon Press, Oxford, 282p.

Whitmore, T. C. (1998). *An introduction to tropical rain forests*. Oxford university press, Oxford, UK.

Worbes, M. (1999). *Annual growth rings, rainfall-dependent growth and long-term growth patterns of tropical trees from the Caparo Forest Reserve in Venezuela*. Journal of Ecology, **87**, 391-403.

Wright, S. J. et Van Schaik, C. P., (1994). « *Light and the phenology of tropical trees* », *American Naturalist*, p. 192-199.

Yalibanda Y. (1999). *Phénologie en forêt dense de Ngotto (R.C.A.) - Bilan de trois années d'observations*. Séminaire FORAFRI de Libreville (12-16 octobre 1998). In : Nasi R., Amsallem I. et Drouineau S. (eds). *La gestion des forêts denses africaines aujourd'hui*. Actes du séminaire FORAFRI de Libreville, 12-16 octobre 1998. Cédérom, CIRAD-forêt, Montpellier, 24 p.

Webographie

[http://www.prota4u.org/protav8.asp?fr=1&p=Prioria+balsamifera+\(Vermoesen\)+Breteler](http://www.prota4u.org/protav8.asp?fr=1&p=Prioria+balsamifera+(Vermoesen)+Breteler)

<http://www.ville-ge.ch/musinfo/bd/cjb/africa/details.php?langue=fr&id=71103>

<http://insidewood.lib.ncsu.edu/results?9>

ANNEXES

Annexe 1.a. Pourcentage des individus en phénophase et les données des paramètres climatiques de 1948 à 1957

Année	Mois	Défeuillaison	Dissémination	Floraison	Fructification	Précip.	Temp.
1948	1	0,6	52,8	11,8	88,8	171	25,7
1948	2	0,6	86,0	1,7	92,1	137,4	25,8
1948	3	0,6	51,1	1,1	55,1	119,1	25,8
1948	4	0	4,5	1,1	4,5	103,5	24,9
1948	5	0	1,1	0,6	1,1	18,2	25,3
1948	6	0,6	0,6	0	0,6	4,3	22,3
1948	7	1,1	0,6	0	0,6	0,6	20,2
1948	8	6,7	0,6	0	0,6	2,6	21,6
1948	9	22,5	0	0,6	0,6	29	23,3
1948	10	55,1	0	3,9	0,6	61	25,1
1948	11	21,3	0	21,3	0,6	421,2	25,6
1948	12	3,4	0	75,3	7,3	200,5	26,0
1949	1	1,1	5	62,2	47,2	95,6	26,3
1949	2	0,6	21,1	5,6	56,7	132	25,9
1949	3	0	57,2	1,7	61,1	217,6	26,4
1949	4	0	39,4	1,1	40	280,5	26,7
1949	5	1,7	7,2	1,7	8,3	55,5	25,5
1949	6	2,2	1,1	0	2,2		22,7
1949	7	7,8	1,7	0	1,7		21,1
1949	8	16,7	1,7	0,6	1,7	1,8	21,8
1949	9	54,4	0,6	3,9	0,6	24,4	23,6
1949	10	20,6	0,6	33,3	0,6	94,1	24,9
1949	11	3,3	0,6	79,4	3,9	183,1	25,6
1949	12	1,1	2,8	61,7	75,0	75,5	25,6
1950	1	0,6	63,3	3,4	83,6	206,8	25,8
1950	2	0,6	76,8	2,8	79,7	448,9	25,8
1950	3	0,6	22,6	0,6	23,7	348	26,5
1950	4	0,6	3,4	0,6	3,4	234,8	26,2
1950	5	0	1,1	1,1	1,1	110,5	25,3
1950	6	20,3	0,6	0	0,6		22,9
1950	7	5,1	0,6	0,6	0,6	0,6	20,5
1950	8	1,1	0,6	1,7	0,6	5,9	21,1
1950	9	6,2	0,6	10,7	1,1	11,6	22,5
1950	10	22,0	0,6	15,3	2,8	17,8	24,2

1950	11	20,9	1,7	11,9	10,7	260,3	25,6
1950	12	0,6	9,6	15,8	16,9	199,6	25,4
1951	1	0	9,7	37,1	16	15,5	24,7
1951	2	0	9,1	26,9	52	174,5	25,2
1951	3	0,6	53,1	3,4	55,4	131,5	26,7
1951	4	0	45,7	6,3	45,1	154,9	26,1
1951	5	0	17,1	12	22,3	236,9	24,4
1951	6	0	4	2,3	10,3		22,0
1951	7	0	8,6	2,9	13,7		20,6
1951	8	1,1	9,7	2,9	11,4	0,6	20,7
1951	9	10,9	8,6	1,1	11,4	8,6	22,7
1951	10	2,9	5,7	6,9	6,3	53,9	25,1
1951	11	1,1	5,1	41,1	7,4	269,3	25,0
1951	12	0	2,3	41,1	50,9	143,1	25,7
1952	1	0	35,1	5,3	51,5	87,3	26,4
1952	2	0	46,2	9,9	50,9	129,5	25,9
1952	3	0	24,0	5,8	31,0	276,1	26,2
1952	4	0	11,1	1,2	15,2	205,4	26,0
1952	5	0	7,6	1,8	11,1	146,7	24,1
1952	6	0	4,1	1,8	6,4	2,7	22,6
1952	7	0	3,5	1,2	4,7	0,5	20,0
1952	8	0	2,9	0	4,1	6,1	20,9
1952	9	0,6	2,9	0,6	4,1	10,1	22,1
1952	10	0	1,2	2,9	2,9	120,7	24,8
1952	11	2,9	0	5,8	0,6	255,4	24,8
1952	12	1,8	0	19,9	9,4	54,3	25,1
1953	1	1,2	9,7	22,4	24,2	40,6	25,9
1953	2	0	18,8	15,2	27,9	147	25,9
1953	3	0	14,5	12,7	19,4	202	26,3
1953	4	0	7,9	10,3	7,3	148,2	25,6
1953	5	0	4,8	9,7	4,8	6,6	24,4
1953	6	0	4,2	9,7	4,2	0	22,4
1953	7	0	4,2	9,7	4,2	0,8	20,4
1953	8	0	1,2	0	1,2	7	20,7
1953	9	0,6	1,2	0	1,2	16,9	22,3
1953	10	0,6	1,2	0	1,2	34,7	24,8
1953	11	2,4	1,8	0	1,2	33,4	24,5
1953	12	2,4	1,8	7,9	1,2	17,2	25,3
1954	1	0	4,2	19,4	11,5	37,4	25,3
1954	2	0	7,9	12,7	21,8	159,6	25,8
1954	3	0	16,4	6,1	27,3	147,8	26,5
1954	4	0,6	15,8	3,6	21,8	195,3	26,0

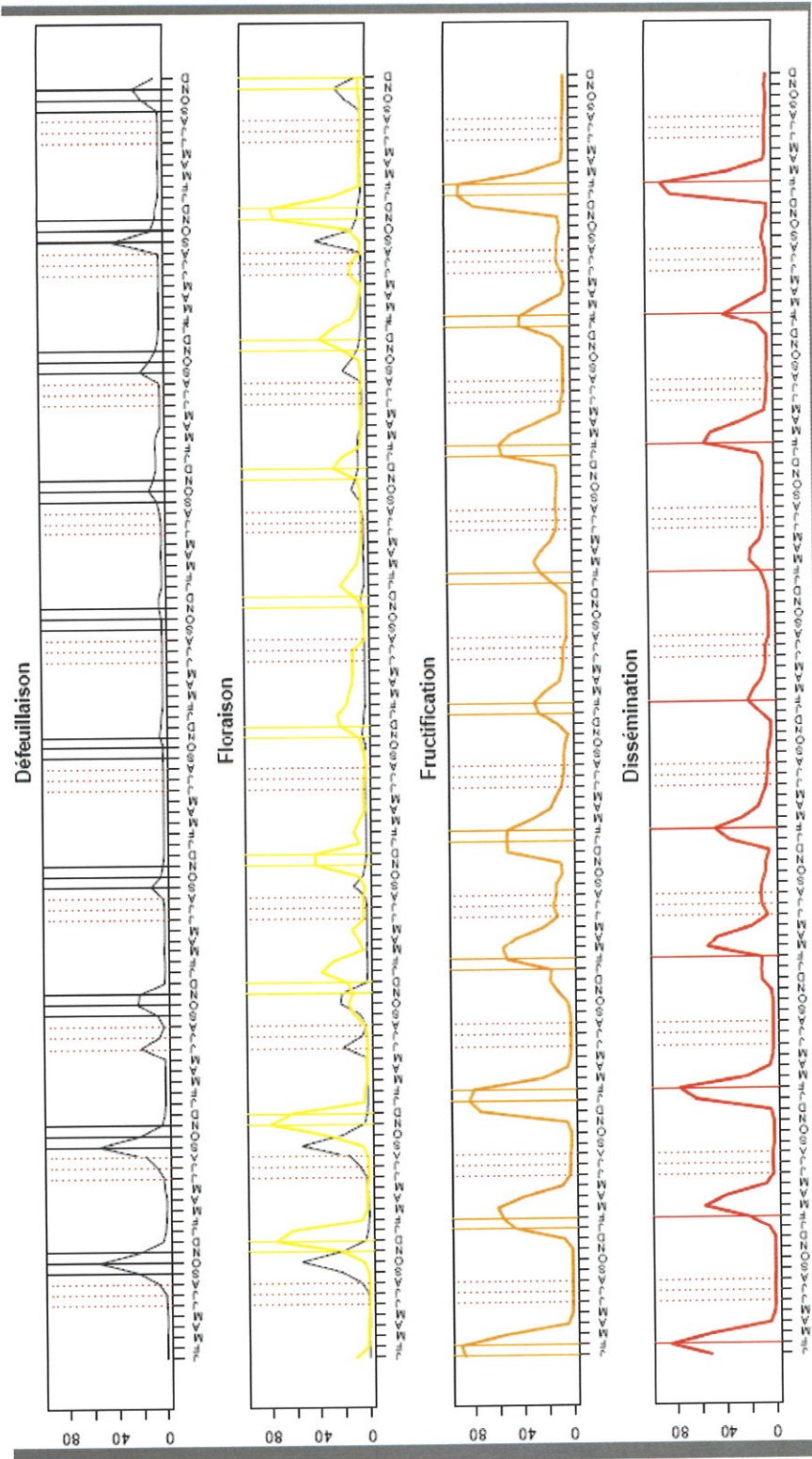
1954	5	0	7,9	2,4	13,3	60,3	24,5
1954	6	0	5,5	1,8	9,1	4,2	22,3
1954	7	0	5,5	1,8	8,5	0,1	20,0
1954	8	1,2	6,1	1,8	9,1	2	20,6
1954	9	3,0	6,1	1,8	9,1	10	22,9
1954	10	9,7	5,5	2,4	8,5	112,8	24,8
1954	11	6,1	4,8	4,8	7,9	226,5	25,0
1954	12	3,6	4,8	23,6	9,1	159,9	25,4
1955	1	3,7	9,1	17,7	52,4	120,2	25,7
1955	2	4,3	52,4	1,8	54,9	23,5	26,1
1955	3	3,7	47,0	1,2	45,1	125,8	26,6
1955	4	0	22,6	1,2	24,4	212,4	25,8
1955	5	0	3,0	0,6	4,9	80,3	24,9
1955	6	0	1,8	1,8	3,7	5,9	22,3
1955	7	0	1,2	1,8	1,8	6,6	20,7
1955	8	0,6	0,6	0,6	1,8	4,5	20,6
1955	9	15,9	1,2	0,6	1,8	22,9	22,5
1955	10	8,5	0,6	1,8	1,8	181,3	24,8
1955	11	3,0	0,6	15,9	1,8	405,4	25,7
1955	12	1,2	0,6	34,1	11,0	209,9	25,1
1956	1	0,6	8,6	22,8	37,7	140,9	25,5
1956	2	0,6	35,8	8,0	37,0	128,5	25,8
1956	3	0,6	18,5	3,1	21,0	161,1	26,1
1956	4	0,6	1,9	1,852	3,1	143,4	26,1
1956	5	0	0,6	0	0,6	58,1	24,8
1956	6	0	0,6	9,3	2,5	2,2	23,0
1956	7	0	0,6	8,6	6,8	4,8	20,2
1956	8	0,6	1,9	0,6	6,2	0,9	20,9
1956	9	37,7	4,3	0,6	6,2	16,8	23,1
1956	10	6,8	2,5	9,9	3,7	19,4	24,8
1956	11	3,1	0	70,4	5,6	39,6	25,6
1956	12	2,5	0	73,5	74,1	90,7	25,0
1957	1	0,7	78,4	24,2	86,9	116,9	25,7
1957	2	0	86,3	0,7	86,3	189,1	25,8
1957	3	0	32	1,3	32,0	281,1	25,9
1957	4	0,7	2,6	1,3	2,6	155,7	26,4
1957	5	0	1,3	1,3	1,3	35,7	25,4
1957	6	0	1,3	1,3	1,3	0,8	22,4
1957	7	0	1,3	0	1,3	6,5	20,5
1957	8	0	1,3	0	1,3	17,4	21,4
1957	9	0,65	0,7	0	0,7	21,4	22,9
1957	10	13,07	0,7	0,7	0,7	31,4	24,8

1957	11	20,92	1,3	2,0	0,7	218,5	25,4
1957	12	3,92	0,7	1,3	0,7	207,1	26,07

Annexe 1.b. Pourcentage des individus en phénophase et les données des paramètres climatiques de 2013 à 2015

		Défeuillaison	Dissémination	Floraison	Fructification	Précip.	Temp.
2013	1	8,3	13,9	11,1	27,8	73	26,7
2013	2	0	41,7	8,3	25	188	27,2
2013	3	0	19,4	5,6	19,4	120	27,3
2013	4	0	8,3	5,6	5,6	158,5	26,8
2013	5	0	2,8	2,8	2,8	6	25,8
2013	6	0	2,8	0	2,8	2	23,1
2013	7	0	2,8	0	2,8	1	21,4
2013	8	0	2,8	0	2,8	4	21,4
2013	9	0	2,8	19,4	2,8	7	22,6
2013	10	13,9	2,8	19,4	2,8	60,1	25,2
2013	11	41,7	0	16,7	2,8	219,5	25,8
2013	12	19,4	0	0	2,8	250,2	25,5
2014	1	2,8	30,6	8,3	33,3	160	25,8
2014	2	2,8	36,1	8,3	19,4	166	26,6
2014	3	2,8	8,3	5,6	19,4	106	26,9
2014	4	0	8,3	8,3	5,6	185	27,0
2014	5	0	2,8	5,6	2,8	64	26,5
2014	6	0	2,8	2,8	2,8	0,5	23,3
2014	7	0	0	2,8	2,8	0,7	21,2
2014	8	0	2,8	2,8	2,8	0,5	21,7
2014	9	30,6	2,8	0	2,8	0,5	22,6
2014	10	36,1	2,8	16,7	2,8	45,3	25,2
2014	11	8,3	2,8	19,4	2,8	185,7	26,4
2014	12	0	0	19,4	2,8	118,5	26,0
2015	1	2,8	30,6	13,9	25	122	26,7
2015	2	2,8	41,7	13,9	25	146	27,4
2015	3	2,8	5,6	5,6	16,7	208	27,2
2015	4	0	2,8	2,8	11,1	163	26,7
2015	5	0	2,8	2,8	2,8	172,4	25,9
2015	6	0	2,8	2,8	2,8	6	23,2
2015	7	0	2,8	2,8	2,8	18,1	22,5
2015	8	0	2,8	2,8	2,8	10,1	22,5
2015	9	30,6	2,8	2,8	2,8	10	24,1
2015	10	41,7	2,8	11,1	2,8	44,5	26,2
2015	11	5,6	0	16,7	2,8	114,1	27,4
2015	12	2,8	0	22,222	2,8	268	26,6

Annexe 2. Les phénogrammes pour la période 1948-1957



Annexe 3. Accroissement annuel moyen en diamètre des arbres suivis de 1948 à 1957

1948	1949	1950	1951	1952	1953	1954	1955	1956	Moyenne
0,3	0,3	1,0	1,3	0,3	0,6	0,6	0,3	0,6	0,6
0,32	1,3	0	0,3	0,6	0	0	0,3	1,6	0,5

Annexe 4. Accroissement annuel moyen des arbres suivis de 2013 à 2015

2013	2014	Moyenne
0,1	0,1	0,1
0,1	0,0	0,1
0,4	0,1	0,2
0,4	0,0	0,2
0,1	0,2	0,2
0,1	0,7	0,4
0,2	0,6	0,4
0,3	0,0	0,2
0,0	0,3	0,2
0,0	0,4	0,2
-0,3	0,5	0,1
0,3	0,5	0,4
0,3	0,4	0,3
1,0	0,5	0,7
0,3	0,3	0,3
0,3	1,0	0,6
0,0	0,3	0,1
1,1	5,3	3,2
0,7	0,8	0,8
-0,3	0,5	0,1
0,3	0,1	0,2
0,0	0,1	0,1
0,1	0,9	0,5
0,1	0,5	0,3
0,0	0,09	0,1

Annexe 5. Carte du circuit phénologique de la forêt de la Nkula

