

UNIVERSITE DE KISANGANI



FACULTE DES SCIENCES

*Programme de Diplôme d'Etudes Supérieures en Gestion de la
Biodiversité et Aménagement Forestier Durable*

Etude des traits foliaires chez *Pericopsis elata* (Harms) Meeuwen (Fabaceae) aux différentes densités à la plantation durant les quarante et un premiers mois de son cycle de développement

*Mémoire présenté et défendu en vue de l'obtention d'un Master (D.E.A/D.E.S) en Gestion de la
Biodiversité et Aménagement Forestier Durable*

Option : Forêt-Environnement

M'CINDA IBRAHIM Espoir

Promoteurs :

Pr Léopold Ndjele (UNIKIS)

Dr Nils Bourland (MRAC, CIFOR et R&SD)

Année académique : 2019-2020

Dédicace

A mes très chers Parents M'CINDA Pierre et BILILO MUBIGALO Théodate

A mes frères et sœurs

A mes neveux et nièces

*A mes grands-parents MUBIGALO ILANGA Thélésphore, TABU MUNYAKA Podetienne
qui nous ont récemment quittés. Vous avez laissé des empreintes indélébiles le long de
notre parcours. Jamais, nous ne vous oublierons !*

in fine

*A tous ceux qui sont intéressés par la contribution de l'**écologie fonctionnelle** dans la
gestion des écosystèmes forestiers*

Remerciements

Nous remercions tout d'abord l'Eternel Dieu pour le souffle de vie et pour nous avoir orienté tout au long de notre formation.

Nous adressons nos profonds et sincères remerciements au Docteur Nils Bourland et au Professeur Léopold Ndjele qui ont accepté de diriger ce travail dans la rigueur malgré leurs multiples occupations, et qui nous ont introduit, en premier, au vaste domaine d'écologie fonctionnelle qui nous était encore inconnu. Nous vous sommes très reconnaissants chers promoteurs.

Notre reconnaissance s'adresse également au Musée Royal de l'Afrique Centrale de Tervuren Belgique (MRAC) à travers le Docteur Hans Beeckman et Docteur Nils Bourland qui sont les initiateurs de la démarche scientifique adoptée dans le dispositif expérimental où a été faite la collecte des folioles et d'une partie des données exploitées dans le présent travail. Et plus particulièrement au Laboratoire de Biologie du bois à Yangambi (Projet FORETS) qui, en plus des matériels et appareils, nous a fourni une solide expertise pour les analyses stomatiques de nos échantillons foliaires.

Nous remercions sincèrement le Professeur Thomas Drouet (ULB) pour les analyses chimiques de nos échantillons foliaires mais aussi pour quelques interprétations faites à l'égard des résultats obtenus des analyses.

Le fond ARES, de la Fédération des Etablissements d'Enseignement Supérieur Francophones de Belgique, est également ici remercié chaleureusement pour son appui notamment financier à la réalisation de la présente étude.

Nous sommes très reconnaissant envers le Doctorant Chadrack Kafuti pour ses échanges fructueux et pour nous avoir guidé sans relâche jusqu'au terme de ce long périple scientifique. Nous reconnaissons le véritable rôle de tuteur qu'il a pu jouer à notre égard. Nous sommes également reconnaissant aux Doctorants Nestor Luambua et Chadrack Kafuti pour nous avoir transféré l'expertise nécessaire afin de réaliser tous les travaux nécessaires au Laboratoire de Biologie de bois. Un tout grand merci à Crispin Ilunga Mushagalusa pour ses orientations qui nous ont permis d'améliorer ce travail. Merci également à Ir. Hulda Hatakiwe (CIFOR) qui a assuré avec rigueur la supervision du dispositif, et participé à la collecte des données, leur encodage et leur traitement. Merci au responsable du Laboratoire de Pédologie de la Faculté des Gestion des ressources

naturelles pour nous avoir permis d'y effectuer certaines des analyses physiques des feuilles. Merci à Monsieur Léon de nous avoir accueilli dans ledit Laboratoire. Merci à Ir. Melissa Rousseau pour nous avoir fourni le vernis nécessaire pour nos analyses stomatiques. Merci à Madame Cécile de Troyer (MRAC) pour nous avoir donné l'accès à la base des données Nelder. Merci à Patrick (CFT) pour son soutien pendant la campagne de collecte des données.

Notre reconnaissance s'adresse également à l'Union Européenne, au CIFOR et à l'Université de Kisangani qui nous ont soutenu tout au long de notre formation de troisième cycle. Nous remercions RS&D par le biais de sa Directrice Mme Gloria Assimbo pour l'assistance logistique nécessaire. Nous remercions la Compagnie Forestière de Transformation (CFT), et à travers elle son Directeur M. Karim Ammacha, pour la mise à disposition du terrain où notre dispositif était installé ainsi que son accès sans restriction. Grand Merci au corps scientifique de la Faculté de Science, et ce, par le biais du Doyen de la Faculté le Professeur Pionus Katuala et le Secrétaire du Conseil Pédagogique le Professeur Jean-Marie Kahindo pour l'encadrement scientifique.

Je remercie très sincèrement mes parents, mes frères, mes sœurs, mes neveux, mes nièces pour leurs encouragements qui m'ont aidé à tenir jusqu'à l'éclosion de cette œuvre.

A mes collègues de formation pour vos remarques pertinentes. Merci à tous et à toutes !

Résumé

Pericopsis elata, une des espèces des forêts du bassin du Congo, est depuis longtemps exploitée pour sa valeur commerciale. L'aire réduite de distribution de l'espèce et la forte demande de son bois couplée à sa régénération naturelle inadéquate laisse des doutes sur son existence dans l'avenir. Unanimement admis que la réponse des espèces d'arbres à l'environnement peut être capturée par les traits de vie, et peut à son tour être intégrée dans les mesures de gestion pour l'exploitation durable des espèces, l'étude de leur variabilité demeure d'une grande importance. Dans le Bassin du Congo, aucune étude n'a jusque-là lié l'écartement à la plantation aux traits foliaires chez *P. elata*. Pourtant cette information peut être exploitée pour comprendre l'influence de la densité des tiges sur sa capacité photosynthétique et d'acquisition des ressources, et ainsi contribuer dans la gestion durable de l'espèce. Dans la présente étude, nous avons testé l'influence de la densité à la plantation, de la génétique et de l'âge des individus sur les traits foliaires chez *P. elata* durant les quarante et un premiers mois de son cycle de développement, mais aussi vérifié si sa croissance en diamètre ou en hauteur pourrait être prédite par les traits foliaires considérés. Pour y parvenir, nous avons conduit une expérimentation dans un dispositif circulaire monté selon la méthode de Nelder, lequel nous a permis d'étudier les effets des plusieurs écartements sur un espace réduit. A l'issue de l'expérimentation, nous avons abouti aux résultats selon lesquels la capacité photosynthétique et d'acquisition des ressources ont été influencées en grande partie par l'âge des individus puis la densité à la plantation mais moins par l'effet génétique. Avec l'influence de la densité des tiges, de l'âge et de la génétique des individus sur la capacité photosynthétique vérifiée via la SLA (respectivement 16,5% ; 21,2% et 5,6% de Variance Expliquée (VE)) d'un côté. L'influence de l'âge des individus sur la capacité d'acquisition des ressources vérifiée via la MS (36,3% de VE), la TMS (44,7 % de VE), et celle de la densité des tiges via la MF (7,5% de VE) d'un autre côté. Des relations négatives faibles mais significatives ont été établies entre la croissance en diamètre ou en hauteur et la SLA (prédictions respectives de 7,6% à 12 %). Ces résultats suggèrent que la SLA devrait essentiellement être prise en compte dans la compréhension des stratégies d'adaptation chez *P. elata* face aux changements environnementaux.

Mots clés : *P. elata*, traits foliaires, densité de plantation, cycle de développement.

Abstract

Pericopsis elata, one of the Congo Basin forest species, has long been exploited for its commercial value. The species small distribution area and the high demand for its wood coupled with its inadequate natural regeneration makes doubts about its existence in the future. According to the agreement that the response of tree species to the environment can be captured by life traits, and can be integrated into management measures for the sustainable exploitation of the species, the study of their variability remains more important. In the Congo Basin, no study has linked the planting spacing to *P. elata*'s leaf traits. Yet this information can be exploited to understand the influence of stem density on its photosynthetic and resource acquisition capacity, and thus be capitalised in the sustainable management of the specie. In this study, we tested the influence of planting density, genetic and age of individuals on leaf traits of *P. elata* during the first forty-one months of its development cycle, but also verified whether its diameter or height growth could be predicted by the leaf traits considered. To achieve this, we carried out an experiment in a circular design according to Nelder's method, which allowed us to study the effects of several spacings in a small space. At the end of the experiment, we obtained results according to which the photosynthetic and resource acquisition capacity was largely explained by the age of the individuals and then the density at planting, but less by the genetic effect. With the influence of stem density, age and genetic of the individuals on the photosynthetic capacity verified by SLA (respectively 16.5%; 21.2% and 5.6% of Explained Variance(EV)) on the one hand. The influence of the age of individuals on the resource acquisition capacity verified via MS (36.3% EV), TMS (44.7% EV), and stem density via MF (7.5% EV) on the other hand. Weak negative relationships were established between growth in diameter or height and SLA (respective predictions of 7.6% to 12%). These results suggest that SLA should essentially be taken into account in understanding *P. elata*'s adaptation strategies in the environmental changes context.

Key words: *P. elata*, leaf traits, planting density, development cycle.

Sommaire

Chapitre 1 : Introduction	1
1.1. Contexte et justification.....	1
1.2. Revue de la littérature.....	3
1.3. Problématique.....	5
1.4. Hypothèses	7
1.5. Objectifs	8
Chapitre 2 : Matériel et Méthodes.....	9
2.1. Site d'étude.....	9
2.2. Modèle d'étude.....	10
2.3. Dispositif expérimental	10
2.3.1. Origine des plantules	10
2.3.2. Dispositif expérimental	11
2.4. Collecte des données	12
2.5. Mesures dendrométriques.....	13
2.6. Mesure des traits foliaires.....	13
2.7. Analyses des données	15
Chapitre 3 : Résultats	17
3.1. Partition de la variance des traits foliaires entre les facteurs d'étude.....	17
3.1.1 Influence de la densité à la plantation, de l'âge des individus, de la génétique sur la capacité photosynthétique	18
a. Effet de la densité à la plantation.....	18
b. Effet de l'âge des individus	19
c. Effet de la génétique	20
3.1.2. Influence de la densité à la plantation, de l'âge des individus, de la génétique sur la capacité d'acquisition des ressources	21
a. Effet de la densité à la plantation.....	21
b. Effet de l'âge des individus	22
c. Effet de la génétique	23
3.2. Covariation entre les différents traits foliaires	24
3.3. Relation entre la croissance et les traits foliaires.....	26
3.3.1. Relation entre l'accroissement annuel moyen en diamètre (AAMd) et les traits foliaires	26
3.3.2. Relations entre l'accroissement annuel moyen en hauteur (AAMh) et les traits foliaires	27

Chapitre 4 : Discussion.....	29
4.1. Influence de la densité à la plantation, de l'âge des individus et de la génétique sur la capacité photosynthétique et d'acquisition des ressources.....	29
4.2. Relations entre traits foliaires.....	32
4.3. Contribution des traits foliaires dans l'explication de la variabilité observée au niveau de la croissance	33
Conclusion.....	35
Références citées	37

Liste des tableaux

Tableau 1. Surface par plantule et densité par cercle du dispositif.....11

Tableau 2. Modélisation par des régressions linéaires mixtes des relations existant entre la croissance en diamètre et les traits foliaires chez *P. elata*.....26

Tableau 3. Modélisation par des régressions linéaires mixtes des relations existant entre la croissance en hauteur et les traits foliaires chez *P. elata*.....27

Liste des figures

Figure 1. Localisation du dispositif expérimental	9
Figure 2. Dispositif expérimental installé selon la méthode de Nelder (1962).	11
Figure 3. Exemples d'images de limbe de <i>P. elata</i> utilisées dans le calcul des traits stomatiques de l'espèce.....	15
Figure 4. Partition de la variance des traits foliaires par les modèles linéaires mixtes avec l'âge, l'arbre, la compétition, et les semenciers comme source de variation.....	17
Figure 5. Variation des traits photosynthétiques en fonction de la densité des tiges	19
Figure 6. Variation des traits photosynthétiques en fonction de l'âge des individus	20
Figure 7. Variation des traits photosynthétiques en fonction des sources génétiques des arbres.....	21
Figure 8. Variation des traits d'acquisition des ressources en fonction de la densité des tiges.....	22
Figure 9. Variation des traits d'acquisition des ressources en fonction de l'âge des individus.....	23
Figure 10. Matrice de corrélation entre différents traits foliaires pris en compte dans l'étude	25
Figure 11. Graphiques illustrant la relation entre la dynamique de croissance en diamètre ou en hauteur (AAMd, AAMh) et certains traits foliaires chez <i>P. elata</i>	28

Chapitre 1 : Introduction

1.1. Contexte et justification

Les forêts tropicales jouent un rôle important à l'échelle mondiale. Elles interviennent dans la régulation du climat mondial et abritent une importante diversité biologique (Marquant *et al.*, 2015). Ces dernières sont habitées par un assemblage diversifié des plantes dont certaines sont endémiques (Blake *et al.*, 2005 ; Obiang *et al.*, 2011), et sont de ce fait reconnues comme les surfaces forestières mondiales les plus importantes en terme de biodiversité (Ifo *et al.*, 2016).

Les forêts du Bassin du Congo, deuxième plus grand massif forestier tropical continu au monde, constituent une réserve d'importance mondiale dans la régulation de gaz à effet de serre (Blake *et al.*, 2005 ; Groutel, 2013). Elles sont caractérisées par une forte capacité d'accumulation de carbone aussi bien dans la biomasse des plantes que dans le sol, influençant la concentration en CO₂ de l'atmosphère (Rubiau, 2009). Selon plusieurs comités scientifiques, les forêts absorbent à peu près vingt-cinq pourcent (25%) de CO₂ de l'atmosphère (Lescuyer et Locatell, 1999 ; Rubiau, 2009). D'où le terme "poumon mondial" souvent attribué aux forêts tropicales vue leur part dans cette absorption. Elles jouent par ailleurs un rôle important pour des populations qui y puisent les ressources tant ligneuses que non ligneuses (Groutel, 2013) constituant une source importante de leurs revenus (Nkem *et al.*, 2010).

Ces forêts connaissent des modifications faisant suite à des variations des conditions environnementales qui réduisent leur stabilité en les rendant moins résistantes à des perturbations (Lefèvre *et al.*, 2015). En effet, les forêts denses tropicales subissent des profonds changements en réponse aux changements climatiques (Quintin *et al.*, 2013 ; De Wasseige *et al.*, 2015), lesquels sont accentués par la pression de l'homme sur ces derniers (Djomo *et al.*, 2011). Ces changements font perdre à ces écosystèmes leur capacité à maintenir la biodiversité, à stocker le carbone, à participer dans le cycle hydrologique de l'eau et à faciliter le bien être humain (Michelot *et al.*, 2013 ; Hansen *et al.*, 2018).

Selon le Groupe d'Experts Intergouvernemental sur l'Evolution du Climat, les épisodes futurs des fortes températures pourront provoquer des conséquences néfastes sur nombreuses espèces et les pousser à ajuster leur physiologie (Quintin *et al.*, 2013 ; Kafuti *et al.*, 2019). Des espèces d'arbres tropicaux pourraient exprimer des nouvelles potentialités en réponse à ces fluctuations (Dicko *et al.*, 2019). Une augmentation du nombre d'individus pourra être observée pour certaines espèces

alors qu'il s'en suivra une diminution pour d'autres (Kafuti *et al.*, 2019), rendant vulnérables les espèces endémiques très localisées (Blake *et al.*, 2005).

Etant donné leur importance et les pressions qu'elles subissent, la gestion durable de ces forêts devient de plus en plus préoccupante pour la communauté scientifique (Lescuyer *et al.*, 2015 ; Buttoud & Nguingiri, 2016), dans la mesure où elle peut contribuer à leur équilibre face à des changements globaux qui pourraient les affecter (Leroy *et al.*, 2015). Il se pose cependant un défi pour les gestionnaires qui sont obligés d'agir malgré l'incertitude de changement climatique.

Selon les experts, nombreuses stratégies peuvent être adoptées pour y faire face. Il s'agit entre autres de l'augmentation de la variabilité intra spécifique permettant de booster la diversité génétique, et l'augmentation de la richesse spécifique soit en mélangeant les essences pieds par pieds sur une même parcelle, soit en mélangeant des peuplements diversifiés à l'échelle du paysage (Legay *et al.*, 2008 ; Michelot *et al.*, 2013). Ces stratégies doivent être complétées par des traitements sylvicoles appropriés qui favorisent une bonne dynamique forestière, et assurant par conséquent le maintien des couverts forestiers. Il s'agit par exemple du choix de la densité optimale des pieds d'arbres, de l'intensité des éclaircies, de la durée de révolution appropriée, etc. (Bellassen *et al.*, 2012 ; Michelot *et al.*, 2013).

Par ailleurs, comprendre comment ces écosystèmes réagissent à l'une ou l'autre stratégie est d'une grande importance, car il permet d'orienter les gestionnaires sur les techniques les plus appropriées à adopter (Seynave *et al.*, 2018). Cette gestion doit donc être accompagnée d'une bonne maîtrise de la manière dont les arbres répondent aux traitements sylvicoles qui leur sont appliqués, permettant alors de déterminer l'influence de ces derniers sur la dynamique de croissance des espèces d'arbres.

Des études ont montré que la réponse des arbres aux conditions du milieu peut être analysée au niveau de leurs traits de vie (Harguindeguy *et al.*, 2013 ; Quintin *et al.*, 2013 ; Tribouillois, 2014 ; Towanou *et al.*, 2015 ; Amahowe *et al.*, 2016). Le terme "trait de vie" décrit tous « caractères morphologique, anatomique, physiologique, biochimique et phénologique des plantes mesurables au niveau de l'individu » (Violle *et al.*, 2007) sans tenir compte de l'environnement (Coste, 2008). Ces traits peuvent à leur tour influencer le fonctionnement de la forêt à travers l'interception de la lumière, la dispersion des graines (Antalik *et al.*, 2015), et sont de ce fait groupés en traits d'effets d'une part et traits des réponses d'autres part (Lenoir, 2016).

Les traits foliaires sont souvent étudiés en milieu naturel (Reza-naji *et al.*, 2015 ; Schrodtt *et al.*, 2015 ; Lenoir, 2016) pour comprendre la stratégie de survie et de performances des individus (Richardson *et al.*, 2013). Dans les plantations, ces traits peuvent renseigner sur l'influence de traitements sylvicoles sur la croissance et sur le tempérament des espèces d'arbres (Ansquer, 2006 ; Dos Santos et Ferreari, 2020). Ils peuvent de ce fait servir d'outils d'aide à la décision dans la gestion des écosystèmes forestiers (Salas *et al.*, 2008 ; Michelot *et al.*, 2013). C'est le cas d'outils comme *Ecological Site Classification Decision Support System* (ESC-DSS), AFFOREST, ou encore *Decision Support Dobrova* (DSD) qui ont été développés pour assurer la gestion durable des forêts en Europe (Antalik *et al.*, 2015).

Pareilles études s'intéressant aux traits fonctionnels à des fins de gestion forestière méritent d'être approfondies pour certaines espèces étant donnée leur importance sur le marché international du bois mais aussi les enjeux autour de leur exploitation durable dans le contexte des changements globaux (Bourland *et al.*, 2012a ; Lescuyer et Cerutti ; 2013). C'est le cas de *Pericopsis elata* (Harms) Meeuwen (Fabaceae) une espèce menacée d'extinction, et figurant actuellement sur l'annexe II de CITES et sur la liste rouge de l'UICN (Sepulchre *et al.*, 2008 ; N'zala *et al.*, 2011 ; Bourland *et al.*, 2012a). C'est sous cette optique que s'est inscrite cette étude afin de comprendre comment les traitements sylvicoles peuvent influencer les traits foliaires chez *P. elata*.

1.2. Revue de la littérature

Les traits fonctionnels constituent un vaste domaine d'étude qui a énormément contribué dans l'évolution de l'autoécologie fonctionnelle comme discipline (Antalik *et al.*, 2015). En effet, nombreux écologues y font actuellement référence dans leurs études vu les informations nécessaires qu'ils fournissent sur l'environnement immédiat des plantes (Nock *et al.*, 2016 ; Funk *et al.*, 2016). En effet, la base des données TRY regroupant les traits fonctionnels foliaires, anatomiques, morphologique, de dispersion, d'échange gazeux, de tolérance au stress pour plus de 300.000 espèces d'arbres au niveau mondiale montre l'intérêt accordé à ce domaine d'étude (Kattge *et al.*, 2011 ; Kattge *et al.*, 2020).

D'entre les études réalisées dans ce domaine, certaines se sont limitées à décrire leur variabilité à l'échelle individuelle, intra spécifique, interspécifique, de stades de développement (Boineau, 1968 ; Mediavilla et Escudero, 2003 ; Mediavilla et Martin, 2020) ou de zones agro écologiques (Quintin *et al.*, 2013 ; Towanou *et al.*, 2015 ; Kotowska *et al.*, 2015 ; McKiernan *et al.*, 2017 ;

Dicko *et al.*, 2019). D'autres par contre se sont intéressées à leur lien avec les processus de croissance.

A l'échelle intra spécifique, dans les forêts du bassin du Congo par exemple, Kafuti *et al.* (2019) ont montré que la variabilité des traits foliaires était plus importante entre les individus qu'au sein d'un même individu, suggérant l'effet de la génétique sur les traits foliaires. En effet, Hajek *et al.* (2016), avaient déjà montré que les traits fonctionnels variaient significativement entre différentes sources génétiques. Si la variabilité inter génotypique est documentée pour certains traits foliaires (Camargo et Marengo, 2011), elle ne l'est pas pour d'autres. D'une étude menée au Cameroun et au Ghana par exemple, il a été trouvé que la surface foliaire spécifique (SLA) et la teneur en Azote variaient selon les génotypes contrairement à la teneur en Phosphore des feuilles dont la variation n'était pas significative (Schrodt *et al.*, 2015).

Sur un individu, ces traits peuvent évoluer d'un stade de développement à un autre (Wieser *et al.*, 2003 ; Mediavilla et Escudero, 2003), et sont dans une certaine mesure contrôlés par le gradient aussi bien altitudinale (Van de Wega, *et al.*, 2009 ; Quintin *et al.*, 2013; Guo *et al.*, 2018) que latitudinale (Richardson *et al.*, 2013 ; Munoz *et al.*, 2020). Chez certaines espèces d'arbres, Mediavilla et Escudero (2003) ont montré que la biomasse par unité de surface foliaire augmentait au fur et à mesure que les individus devenaient matures.

Si plusieurs études associent cette variabilité aux conditions climatiques, la part jouée par les facteurs pédologiques est aussi remarquable. En Nouvelle Zélande, la masse foliaire entre clones d'arbres a été montrée dépendante des teneurs en magnésium et potassium du sol (Li *et al.*, 2014). C'est le cas aussi au Cameroun où l'augmentation de la teneur en potassium foliaire chez certaines espèces d'arbres a été associée tant à la diminution des précipitations qu'à la teneur en potassium dans le sol (Schrodt *et al.*, 2015). Il semble donc que la composante pédologique puisse jouer un rôle majeur sur les nutriments stockés au niveau des feuilles (Fyllas *et al.*, 2009 ; Heineman *et al.*, 2016). Ainsi, Marty (2009) rapporte que la teneur en Azote des feuilles pourrait servir d'indice témoignant l'aptitude de la plante à mobiliser ce nutriment dans le sol.

Par ailleurs, les écartements entre les tiges d'arbres pourraient également influencer cette variabilité, même si cette hypothèse soulève des nombreuses controverses (Reza-naji *et al.*, 2015). Alors qu'une réduction de la biomasse sèche foliaire et du nombre de feuilles est signalée lorsque la densité augmente pour certaines espèces (Nguessa *et al.*, 2010), le contraire est rapporté pour d'autres (Aguilar-Luna *et al.*, 2012). Pour d'autres espèces encore, aucune influence des

écartements sur les traits fonctionnels n'est mise en évidence. C'est le cas chez *Acer velutinum* Boiss où une variation non significative des propriétés des fibres a été rapportée à différentes densités de plantation (Reza-naji *et al.*, 2015).

Outre les aspects relatifs à la variabilité des traits fonctionnels, d'autres études ont cherché à comprendre leurs liens avec les processus physiologiques (Poorter *et al.*, 2008 ; Jabot, 2009 ; Baraloto *et al.* 2010). En effet, SLA a été renseignée comme possible prédicteur de la croissance relative des jeunes plants dans un environnement restreint (Reich *et al.*, 1992). Ceci n'est cependant plus évident à l'échelle globale où il a été démontré un lien de plus en plus faible entre la SLA et la croissance (Paine *et al.*, 2015). Vu les disparités autour du niveau de l'arbre et/ou du stade ontogénique où les mesures des traits foliaires peuvent être prises (Jabot, 2009 ; Ceccaldi, 2017), il reste nécessaire de démontrer si cette théorie demeure valable pour les traits foliaires.

Au-delà de leurs relations avec les processus physiologiques, d'autres études ont documenté leurs liens afin de comprendre les stratégies d'adaptation des espèces. Chez *P. elata*, par exemple, le lien entre la SLA et la conductivité hydraulique spécifique a été indiqué nécessaire dans l'adaptation de l'espèce aux fluctuations des conditions du milieu (Kafuti *et al.*, 2019), lesquelles peuvent à la longue sélectionner des caractères permettant à la plante de s'adapter au milieu (Brouillette *et al.*, 2013). Ces liens concernent, parfois, des traits très distants du point de vue organologique comme l'ont montré Dicko *et al.*, (2019) sur certaines espèces d'arbres en Ouganda.

Dans le bassin du Congo, quelques études se sont intéressées aux traits fonctionnels chez *P. elata*. La plupart d'entre elles ont combiné *P. elata* à d'autres espèces (Doucet *et al.*, 2016), comme c'était le cas au Cameroun avec *Milicia excelsa* (Fayolle *et al.*, 2016). Notons cependant que peu d'études ont abordé cet aspect en se focalisant sur l'espèce seule. Il s'agit par exemple de celle de Kafuti *et al.* (2019), celle de Betti *et al.* (2020), etc. Et aucune, à notre connaissance, n'a associé les effets de la densité à la plantation aux traits foliaires.

1.3. Problématique

L'aire de répartition de *P. elata* couvre une superficie de 33 650 000 ha (Dickson *et al.*, 2005). Sa distribution s'étend de la Côte d'Ivoire à la RD Congo en passant par le Ghana, le Nigeria, le Cameroun et le Congo (Groves *et al.*, 2006). Cette aire est en train d'être réduite au vue de l'exploitation croissante de ses tiges et de son problème de régénération naturelle (Bourland *et al.*, 2012a). Dans les forêts du Bassin du Congo, ses stocks s'épuisent jour après jour suite à une forte

demande de son bois sur le marché international (Dickson *et al.*, 2005). L'espèce subit une pression considérable qui tend à affecter la structure de sa population.

Son faible taux de régénération naturelle tend à remettre en question son existence dans l'avenir mais crée aussi de nombreux enjeux autour de sa gestion durable dans le Bassin du Congo. Au Cameroun, par exemple, peu d'arbres de *P. elata* ont été inventoriés dans les classes les plus jeunes (Bourland *et al.*, 2012b), reflétant l'absence d'une régénération adéquate. Bon nombre de paramètres biologiques contrôlant la dynamique de sa population demeurent encore peu connus (Bourland *et al.*, 2012a). En RD Congo, la conservation de *P. elata* fait face notamment à deux principales menaces : son exploitation artisanale largement incontrôlée et l'exportation de son bois sur le marché international par des circuits et méthodes frauduleux. En outre, des statistiques fiables sur son marché domestique ne sont pas disponibles (Dickson *et al.*, 2005). D'où l'enjeu majeur que pose l'exploitation de l'espèce.

Il est évident que l'exploitation durable d'une espèce doit passer par une meilleure gestion de celle-ci (Sokpon *et al.*, 2006 ; Bayol *et al.*, 2010), qui à son tour nécessite une bonne connaissance de sa dynamique de croissance et de son tempérament. Recourir à une approche intégrée d'écologie fonctionnelle et de sylviculture dans cette gestion demeure très nécessaire étant donné que certaines pratiques culturelles créent des conditions environnementales particulières qui peuvent influencer la physiologie des espèces et par conséquent leur croissance (Ansquer, 2006 ; Dos santos et Ferreira, 2020), perceptible dans une certaine mesure à travers les traits fonctionnels (Dos santos et Ferreira, 2020).

En fait, les traits fonctionnels foliaires constituent des marqueurs du fonctionnement global de la plante (Ansquer, 2006). C'est comme la teneur en matière sèche (TMS) des feuilles, le Phosphore foliaire (P) et d'autres éléments nutritifs tels le potassium (K), le Magnésium (Mg), le Zinc (Zn), le Calcium (Ca) qui sont associés à la capacité d'acquisition des ressources (Harguindeguy *et al.*, 2013). Ou bien, le taux de chlorophylle (Chl) (Silla *et al.*, 2010), la densité (DS) et la conductance stomatique (Gmax) qui sont en relation avec la capacité photosynthétique (Dumont, 2013 ; Simmoneau *et al.*, 2014 ; Zinga *et al.*, 2016). Enfin la SLA, qui en plus d'être associée à cette capacité, elle est corrélée au taux de croissance relative (RGR) (Reich *et al.*, 1992).

Du fait des liens entre ces fonctions physiologiques et la croissance, l'étude de la variabilité des traits foliaires est importante pour la connaissance de l'environnement favorable à *P. elata*. Les informations sur les relations entre la densité à la plantation, le stade ontogénique, la génétique et

les traits foliaires sont hélas limitées chez *P. elata*. Pourtant, ces informations peuvent aider à comprendre l'influence desdits facteurs sur la capacité photosynthétique et d'acquisition des ressources chez *P. elata*, et par conséquent contribuer dans la gestion durable de l'espèce. Dans ce contexte, la présente étude veut déterminer l'influence de la densité à la plantation, du stade de développement et de la génétique sur les traits foliaires chez *P. elata*. L'étude des traits foliaires permettra d'améliorer les modélisations des performances des plantules de l'espèce-cible, et par conséquent d'en comprendre l'influence sur sa croissance.

La question principale de cette étude est la suivante : la variabilité observée autour d'une sélection des traits foliaires physiques, chimiques et stomatiques peut-elle être expliquée par la densité à la plantation, l'âge /-et- / ou la génétique chez *P. elata* ?

Spécifiquement, cette étude vise à répondre aux questions suivantes pour les plantules de *P. elata*:

- ✓ La capacité photosynthétique est-elle influencée par la densité à la plantation, l'âge /-et- / ou la génétique, et si oui, comment cette fonction physiologique est-elle impactée ?
- ✓ La capacité d'acquisition des ressources est-elle influencée par la densité à la plantation, l'âge /-et- / ou la génétique, et si oui, comment cette acquisition de ressources est-elle influencée ?
- ✓ Existe-t-il une relation entre la croissance en hauteur ou en diamètre et certains traits foliaires considérés dans la présente étude ?

1.4. Hypothèses

L'hypothèse principale de cette étude est que les traits foliaires physiques, chimiques et stomatiques chez les plantules de *P. elata* sont influencés par la densité à la plantation, l'âge /-et- / ou la génétique. De cette hypothèse principale, en rapport avec les questions spécifiques posées, ci-avant, se dégagent les réponses suivantes qu'il conviendra de tester durant la présente étude.

- ✓ la capacité photosynthétique chez les plantules de *P. elata* dépend de la densité à la plantation, de l'âge /-et- / ou la génétique ;
- ✓ la capacité d'acquisition des ressources chez les plantules de *P. elata* dépend de la densité à la plantation, de l'âge /-et- / ou de la génétique ;
- ✓ La croissance en hauteur ou en diamètre des plantules chez *P. elata* est en relation avec la variabilité de certains traits foliaires considérés dans la présente étude ;

1.5. Objectifs

De manière globale, l'étude vise à déterminer pour *P. elata* l'influence de la densité à la plantation, de l'âge et de sa génétique sur la variabilité des traits foliaires physiques, chimiques et stomatiques chez ses plantules.

Spécifiquement, elle vise à déterminer chez *P. elata* :

- ✓ l'influence de la densité à la plantation, de l'âge /-et-/ ou la génétique sur la capacité photosynthétique à travers les traits foliaires notamment la SLA, le taux de chlorophylle, la densité stomatique et la conductance stomatique ;
- ✓ l'influence de la densité à la plantation, de l'âge /-et-/ ou la génétique sur la capacité d'acquisition des ressources à travers les traits foliaires notamment la masse sèche des folioles, leur teneur en matière sèche, leur teneur en nutriments.
- ✓ la relation entre les traits foliaires étudiés et la croissance en hauteur ou en diamètre

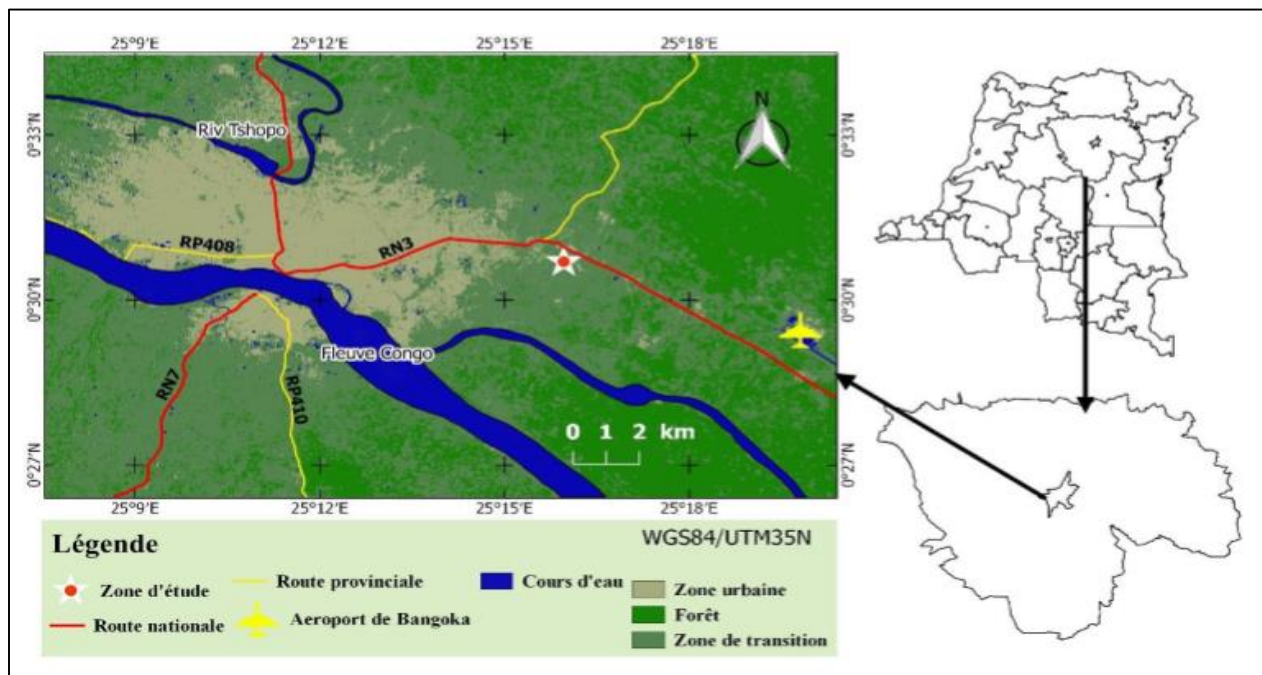
Chapitre 2 : Matériel et Méthodes

2.1. Site d'étude

L'étude a été menée dans la province de la Tshopo, à 8 km à l'Est de la ville de Kisangani, dans la concession de la société Compagnie Forestière et de Transformation (CFT). La concession est située à 492 m d'altitude et a pour coordonnées 25°15' 58'' E, 0°30' 42'' N.

La ville de Kisangani bénéficie d'un climat équatorial du type Af selon la classification de Koppen (Kahindo, 2011). Les précipitations y sont abondantes mais irrégulièrement réparties sur l'ensemble de l'année, avec une baisse de Décembre à Février, faisant apparaître deux petites saisons relativement sèches (Szafranski & Apem, 1983). La moyenne annuelle de précipitations est de 1672 mm, avec une hauteur moyenne des pluies du mois le plus sec supérieure à 60 mm. La température annuelle moyenne est de 25,1°C avec une amplitude thermique inférieure à 5°C (De Ridder *et al.*, 2014). L'humidité relative y est relativement élevée et comprise entre 83 et 89 % (Mosango, 1983 ; Szafranski & Apem, 1983).

Les sols sont ferralitiques, constitués d'un mélange de grès, d'argile rouge, de marne et de calcaire (Mosango, 1983 ; De Ridder *et al.*, 2014).



2.2. Modèle d'étude

Pericopsis elata est un grand arbre des forêts denses humides semi sempervirentes africaines (Bourland *et al.*, 2012a). L'espèce est considérée comme pionnière et dont la croissance aux stades juvéniles est stimulée par des ouvertures dans la canopée. Sa régénération naturelle est faible à très faible sur une grande partie de son aire de distribution naturelle (Lumeto, 2010 ; Bourland *et al.*, 2012b). En RD Congo, l'arbre atteint un diamètre de senescence de 150 à 180 cm à hauteur de poitrine (DHP) et 40 à 60 m de hauteur totale. Ses fleurs sont petites et relativement éphémères (visibles durant 2 à 3 semaines). Ses grappes des fleurs sont petites, fragiles et relativement éphémères (visibles durant 2 à 3 semaines). Hermaphrodites, elles sont pourvues de fins pétales blancs (Boyemba, 2011). Ses fruits sont des gousses, indéhiscentes à 1-6 graines plates et bordées d'une étroite aile (Lumeto, 2010). La dispersion des graines se fait par anémochorie (le fruit est qualifié de « planeur lourd ») et peut s'étendre sur un rayon de 20 à 100 m (Boyemba, 2011).

2.3. Dispositif expérimental

2.3.1. Origine des plantules

Les plantules du dispositif de Nelder ont été obtenues à partir des graines issues des 19 semenciers, récoltées dans la forêt de Biaro, dans le Territoire de Ubundu, Province de la Tshopo en RD Congo. Deux critères ont été pris en compte lors de la sélection des semenciers : (i) les graines devaient être matures et (ii) l'isolement des semenciers devait être suffisants afin d'éviter toute confusion en rapport avec la provenance des graines. Le semis a été réalisé entre septembre et décembre 2016, après numérotation les sachets ont été distribués aléatoirement dans la pépinière où les plantules ont été éduquées durant une année avant leur repiquage dans le dispositif définitif. Lors de la transplantation, seuls les individus ayant atteint 50 cm de hauteur ou plus ont été considérées. Ce qui a donné naissance au premier dispositif (« Nelder 1 » dans la suite du présent document). Comme il devenait de plus en plus difficile de trouver des individus qui remplissaient ce critère, ce seuil est passé à 40 cm lors de la mise en place du deuxième dispositif (« Nelder 2 »). Enfin, « Nelder 3 » a été installé à l'aide des plantules d'une hauteur totale d'au moins 35 cm. Ce dernier dispositif ne contient par ailleurs que des plantules issues de deux semenciers, tandis que le 1^{er} dispositif contient des plantules venant des 19 semenciers. Chacune des plantules a été accompagnée de son identifiant dans le dispositif et disposée de telle sorte que sur l'arc et entre les arcs des cercles elle ne soit pas voisine d'une autre plantule issue du même semencier qu'elle (Ilunga-Mulala, 2019).

2.3.2. Dispositif expérimental

L'unité d'échantillonnage est un dispositif expérimental installé selon la méthode de Nelder (1962) (Figure 2). Ce dispositif a été installé en Octobre 2017 par le projet GeForCo (mis en œuvre par le Musée Royal de l'Afrique Centrale sous financement de la Coopération Belge). Le dispositif est répété trois fois (Nelder 1, Nelder 2 et Nelder 3). Chaque répétition occupe une superficie de 908 m². Le tableau 1 présente la surface disponible pour chacune des plantules et la densité correspondant aux cercles du dispositif.

Tableau 1. Surface par plantule et densité par cercle du dispositif.

Arcs	C1	C2	C3	C4	C5	C6	C7	C8	C9	C10
Surface (m ²)	0,06	0,12	0,21	0,39	0,71	1,3	2,37	4,34	7,94	14,49
Densité (tiges/ha)	158 751	86 044	46 613	25 794	14 079	7 702	4 219	2 304	1 260	690

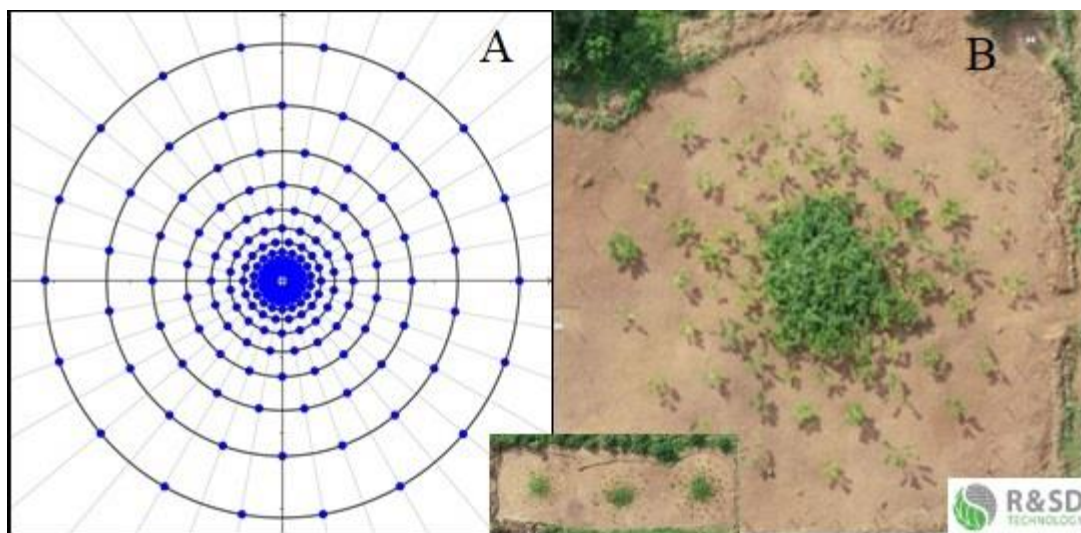


Figure 2. Dispositif expérimental installé selon la méthode de Nelder (1962). (Ilunga-Mulala, 2019).

Ce dispositif est constitué de 12 cercles concentriques dont les rayons forment une progression géométrique de raison α du centre à la périphérie. Le rapport entre deux cercles successifs est $\alpha = 1,35$. Il est subdivisé en 36 directions (azimuts) séparées entre elles d'un angle de 10°. Les plantules y sont disposées en quinconce, en raison de 18 plants par cercle. Le 1^{er} et le 12^{ème} cercle constituent des zones d'isolement, et ne sont donc pris en compte dans l'observation. Ainsi, chaque répétition est constituée de 180 plantules faisant l'objet de suivis périodiques.

Les rayons entre deux cercles successifs ainsi que la surface disponible pour chacun de plant situé à une distance R_n du centre du dispositif sont donnés respectivement par la progression géométrique (1) et l'équation (2) (Nelder, 1962 ; Bernard, 1998).

$$R_n = \alpha * R_{n-1} = \alpha^n * R_0 \quad (1)$$

$$S_n = \alpha * S_{n-1} \quad (2)$$

Avec R_0 indiquant le premier rayon (correspondant à la zone d'isolement) et n le numéro du cercle.

2.4. Collecte des données

Au total, 2 plantules ont été considérées sur chacun des 10 cercles, c'est-à-dire 20 plantules par répétition (soit 60 plantules au total), sélectionnées sur les 4 principaux axes pris 2 à 2 d'un cercle à un autre [*i.e.* l'axe N-S considéré sur le cercle (n) et l'axe E-O considéré sur le cercle ($n+1$)] en raison de l'emplacement des plantules en quinconce. La collecte des folioles a été effectuée à 3 moments différents (à 17, 29 et 41 mois après plantation). Les folioles collectées sur chacune des plantules-cibles ont été placées en présence de Silicagel actif dans des enveloppes placées en sacs hermétiques pour accélérer leur déshydratation. Sur chaque enveloppe ont été marqués l'identifiant de la plantule, la position des folioles dans le houppier, la date à laquelle la collecte a été faite et le dispositif concerné (Patino, 2005). Les échantillons des folioles collectées ont été analysés au Laboratoire de Biologie du Bois du Projet FORETS à Yangambi. Afin de prendre en compte la variabilité potentielle des traits foliaires suivant la position des folioles dans le houppier (Boineau, 1968 ; Kafuti *et al.*, 2019), un protocole de récolte (pour les traits physiques, stomatiques et chimiques) et de mesures (taux de chlorophylle) a été mis en place :

- sept folioles de l'une des feuilles au sommet et 7 autres de l'une des feuilles à la base du houppier ont été récoltées pour l'analyse des traits physiques (masses fraîche et sèche, teneur en matière sèche et SLA ; *i.e.* 14 folioles par plantule, 280 folioles par dispositif, 840 folioles pour les 3 répétitions et donc 2520 folioles pour les 3 stades de développement considérés) ;
- quant aux analyses stomatiques et chimiques, 2 folioles tirées aléatoirement de l'échantillon à chacun des deux niveaux dans le houppier ont été considérées (*i.e.* 4 folioles par plantule, 80 folioles par dispositif, 240 folioles pour les 3 répétitions et enfin 720 folioles pour les 3 stades de développement) ;
- le taux de chlorophylle a été immédiatement estimé sur le terrain à chaque collecte au moyen d'un chlorophyllomètre de marque KONICA MINOLTA SPAD-502 plus (Marenco *et al.*,

2009 ; Xiong *et al.*, 2015). Ce taux est issu du rapport entre la transmittance des folioles à 931 (Proche-Infra Rouge) et 653 (Rouge) nm de longueur d'onde, l'absorbance de la chlorophylle étant négligeable à 931 nm (considérée comme longueur d'onde de référence), et à partir de 653 nm certains photons pouvant être absorbés par des molécules autres que la chlorophylle (Silla *et al.*, 2010).

2.5. Mesures dendrométriques

Afin d'apprécier la dynamique de croissance en diamètre ou en hauteur des différents individus, et par la suite la lier aux traits foliaires, les accroissements annuels moyens en diamètre (AAMd) ou en hauteur (AAMh) présentés selon la formule (3) ont été calculés.

$$AAM (D, H) = \frac{[(D,H)t1-(D,H)t0]}{t1-t0} (D, \text{mm/an}) (H, \text{cm/an}) \quad (3)$$

Avec :

(D, H)t0 représente le diamètre et la hauteur des individus au temps t0,

(D, H)t1 représente le diamètre et la hauteur des individus au temps t1.

2.6. Mesure des traits foliaires

La surface foliaire (SF) exprimée en cm² a été calculée en scannant les folioles au moyen d'un scanner de marque Epson, modèle Perfection (2000 dpi), puis les images ont été analysées grâce au logiciel Image-J. La masse fraîche des folioles (MF, mg) a été directement mesurée sur le terrain à l'aide d'une balance de précision (0,001 g). La masse sèche des folioles dépourvues de pétiole (MS, mg) a été déterminée après séchage de ces dernières à 70°C à l'étuve pendant 72 heures (Patino, 2005 ; Harguindeguy *et al.*, 2013), puis mesurée en utilisant la même balance de précision. La SLA (mm²/mg) a été déduite du rapport de la surface foliaire par la masse sèche. Elle traduit la surface foliaire produite par une unité de biomasse investie par la plante (Marty, 2009), et renseigne sur la capacité photosynthétique de la plante étudiée (Harguindeguy *et al.*, 2013). La teneur en matière sèche des folioles (TMS, %) a été déduite du rapport de la masse sèche par la masse fraîche de ces dernières.

$$SLA = SF/MS \text{ (mm}^2/\text{mg)} \quad (4)$$

$$TMS = MS/MF \text{ (%)} \quad (5)$$

Pour ce qui est des analyses stomatiques, une couche de vernis incolore a été enduite sur une zone couvrant 1 cm² à la face inférieure des folioles, puis séchée (Djinet *et al.*, 2016). Une fois séchée, la couche de vernis a été collée sur une lame. Les empreintes des stomates observées sur la couche de vernis (Fig. 3) ont permis de déduire le nombre de stomates par unité de surface (densité stomatique, DS, en nombre de stomates/mm²) cf. formule (6). A l'aide du logiciel Image J, le même procédé a été utilisé pour déterminer la longueur (L) et la largeur (l) des stomates. Ce qui a permis de déduire la taille stomatique (TS) cf. formule (7) (en µm²). Les mesures stomatiques sur les folioles sont également intervenues dans la détermination de la conductance stomatique maximale à la vapeur d'eau (Gmax, en mole.m⁻². s⁻¹) suivant la formule (8) (Douhovnikoff *et al.*, 2016). L'observation des caractéristiques stomatiques a été faite sur 30 stomates par chacune des folioles (c.à.d. 120 stomates par plantule, 2400 stomates par répétition, 7200 stomates par 3 répétitions et 21600 stomates pour les 3 stades de développement).

$$DS = \text{nombre stomate/surface en mm}^2 \text{ (6)}$$

$$TS = 0.25 * L * l \text{ (7) en } \mu\text{m}^2$$

$$G_{max} = \frac{DS * a_{max} * \frac{d}{v}}{dp + \frac{pi}{2} + \sqrt{\left(\frac{a_{max}}{pi}\right)}} \text{ (8)}$$

Avec :

DS la densité stomatique,

d la diffusité de la vapeur d'eau à l'air à 25°C (= 2,43 x 10⁻⁵ m².s⁻¹),

v le volume molaire de l'air à 25°C (0,024 m³.mole⁻¹),

a_{max} la surface maximale de l'ostiole complètement ouverte (m²)

d_p la profondeur de l'ostiole correspondant à la largeur du stomate (Franks et Beerling, 2009)

Pour ce qui est des analyses des teneurs en Phosphore (P, en µg/g) et autres éléments nutritifs, les folioles échantillonnées ont été débarrassées de leur pétiole, puis séchées à 60-70°C pendant 72 heures. Après avoir été séchées, elles ont été débarrassées de leur nervure principale, coupées en des petits morceaux, emballés (Patino, 2005) et envoyés au Laboratoire du Prof. Drouet (ULB,

Belgique) pour les analyses chimiques. La méthode basée sur la digestion de l'acide (associée à un indicateur coloré issu de l'ion ortho-phosphate) a été exploitée pour déterminer le Phosphore foliaire. Pour ce faire, 5 g de masse sèche des folioles ont été nécessaires (Aman, 1967 ; Harguindeguy *et al.*, 2013). Les résultats des analyses sur la teneur en nutriments dans les folioles permettent de renseigner sur l'aptitude à l'acquisition des ressources par les plantules (Harguindeguy *et al.*, 2013).

$P = \text{masse Phosphore} / \text{masse sèche en } (\mu\text{g/g}) \text{ (9)}$

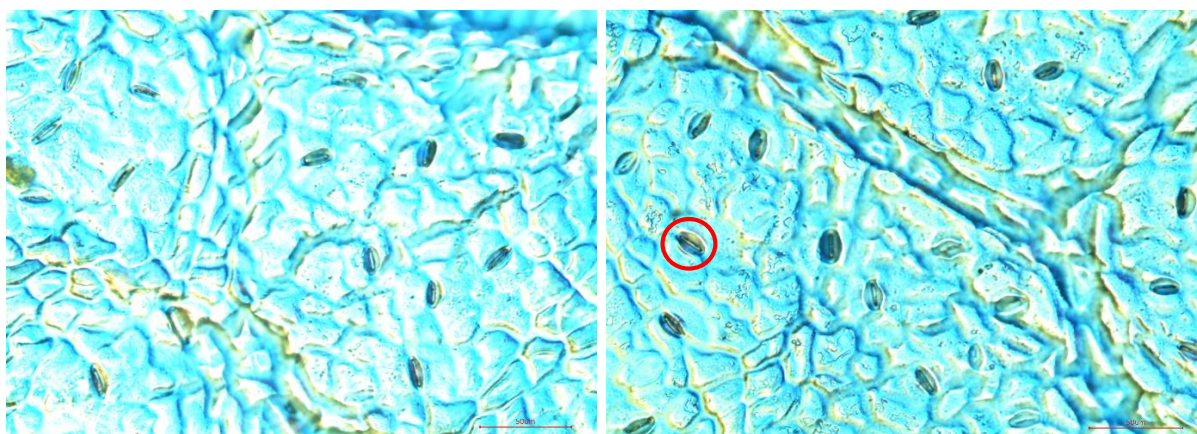


Figure 3. Exemples d'images de limbe de *P. elata* utilisées dans le calcul des traits stomatiques de l'espèce. Ces images ont été obtenues avec un grossissement de 400X et la longueur de la barre d'échelle réglée à 50 μm . Le cercle rouge met en exergue l'un des multiples stomates visibles sur ces images (Laboratoire de Biologie du Bois de Yangambi, Projet FORETS).

2.7. Analyses des données

La vérification de la qualité des données et leur mise en forme ont été effectuées à l'aide du tableur MS Excel. L'analyse a consisté en la vérification de la normalité des données par le test de Shapiro pour chacun des traits foliaires étudiés. Au besoin, une transformation logarithmique des données s'en est suivie pour leur normalisation. Le test ANOVA à un facteur, accompagné de test de comparaisons multiples ont été appliqués pour mettre en évidence l'effet de l'écartement à la plantation, du stade de développement des plantules /-et-/ou de la génétique sur la variation des traits foliaires. Le test de Kruskal wallis a été utilisé à la place du test ANOVA chaque fois que les résidus ne suivaient pas une distribution normale. Le calcul des coefficients de variation (CV) a été effectué au sein des distributions de chacun des traits foliaires afin de comparer la variabilité du jeu des données entre les écartements à la plantation. Des corrélations de Pearson accompagnées des tests de significativité ont été appliquées afin d'étudier les relations entre les différents traits foliaires considérés dans la présente étude.

Les modèles linéaires mixtes ont été utilisés :

- dans un premier temps dans la partition de la variance des différents traits foliaires entre les écartements à la plantation, les stades de développement et divers individus (variables explicatives nichées), avec identifiant comme facteur aléatoire ;
- puis dans un second temps dans la partition de cette même variance entre différents semenciers (variables explicatives non nichées).

Les mêmes régressions ont été exploitées pour modéliser l'accroissement annuel moyen en hauteur et en diamètre, respectivement AAMh et AAMd, en fonction des différents traits foliaires.

Le modèle suivant a été adopté : $Y = \alpha_0 + \alpha_1 X_1 + \alpha_2 X_2 \dots + \varepsilon$

Avec :

Y la variable réponse représentée par les traits foliaires, ou bien l'accroissement annuel en diamètre ou en hauteur,

X la variable explicative représentée par les écartements, les stades ontogéniques, les semenciers et les individus (en cas de la modélisation des traits foliaires en fonction de la densité à la plantation, du stade ontogénique, des semenciers et des tiges d'arbres), ou bien les traits foliaires (en cas de la modélisation de la croissance en fonction des traits foliaires)

α_0 l'ordonnée à l'origine,

α_1, α_2 , etc. les pentes associées à chacune des variables explicatives,

ε l'erreur liée au modèle.

Le package « lme4 » dans sa version 1. (1-26) a été utilisé pour ces modélisations. Toutes ces analyses ont été réalisées grâce au logiciel R en son interface R-Studio (R Core Team, 2018).

Chapitre 3 : Résultats

3.1. Partition de la variance des traits foliaires entre les facteurs d'étude

Afin de voir la contribution de chacune des variables explicatives de l'étude dans la variance de différents traits foliaires, une décomposition de la variance a été effectuée grâce à des modèles linéaires mixtes (Fig.4)

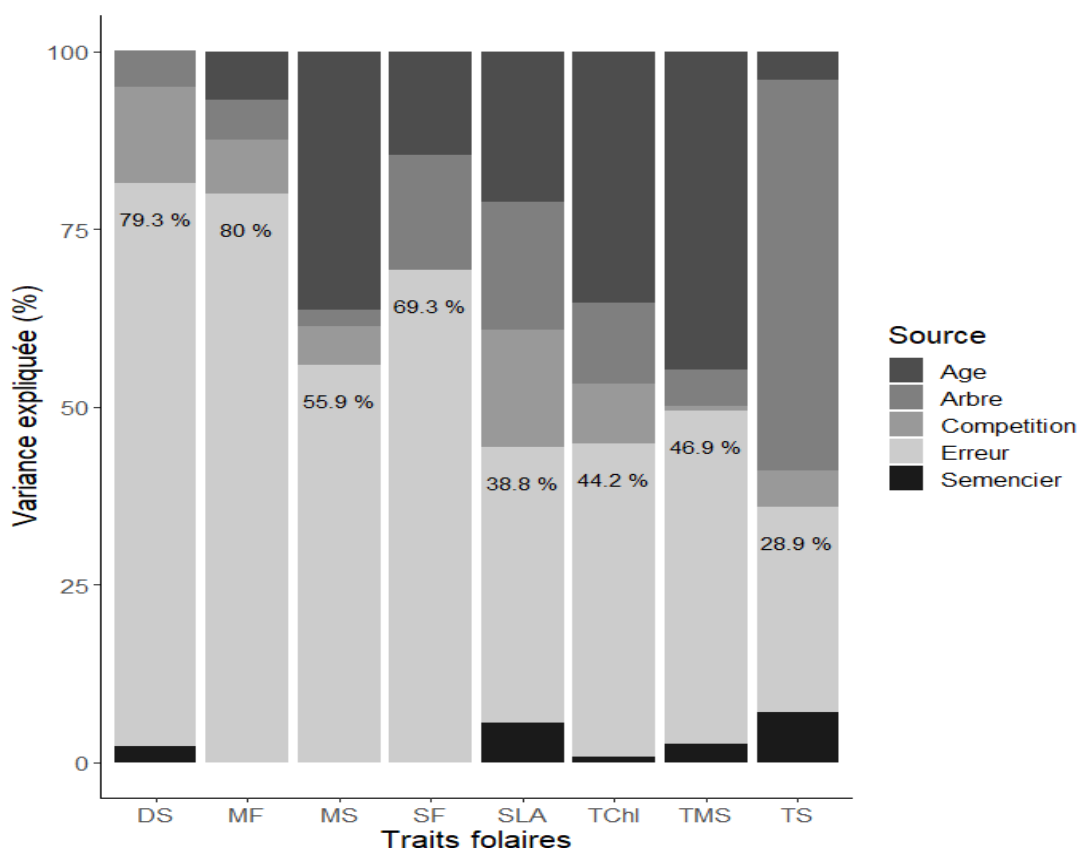


Figure 4. Partition de la variance des traits foliaires par les modèles linéaires mixtes avec l'âge, l'arbre, la compétition, et les semenciers comme source de variation (l'arbre étant le facteur aléatoire du modèle). La variance de l'erreur résiduelle inclue celle du niveau de collecte dans le houppier. Les traits foliaires physiques regroupent la masse sèche de folioles (MS), la masse fraîche de folioles (MF), la teneur en matière sèche de folioles (TMS), la surface foliaire (SF), la surface foliaire spécifique (SLA). Les traits foliaires stomatiques quant à eux sont représentés par la taille stomatique (TS) et la densité stomatique (DS).

Parmi les sources de variation autre que l'erreur résiduelle, le facteur « âge des individus » a contribué de manière importante dans la variance de la plupart des traits foliaires notamment la masse sèche (MS) (36,3%), la teneur en matière sèche (TMS) (44,7%) des folioles, la surface foliaire (SF) (14,5%), la surface foliaire spécifique (SLA) (21,2%) et la teneur en chlorophylle (Chl) (35,4%). La variabilité entre différents individus représente quant à elle une part importante dans la variance de la taille stomatique (TS) (55%), de la surface foliaire (SF) (16,2%), de la surface

foliaire spécifique (SLA) (17,9%) et du taux de chlorophylle des folioles (Chl) (11,3%). La compétition a beaucoup plus contribué dans la variance de la surface foliaire spécifique (SLA) (16,5%) et de la densité stomatique (DS) (13,5%). Une grande part de la variance des traits foliaires n'est pas expliquée par les types des semenciers (seulement 2,2% de variance expliquée pour la densité stomatique, 5,6% pour la surface foliaire spécifique, 7% pour la taille stomatique, 0,7% pour le taux en chlorophylle, 2,6% pour la teneur en matière sèche et 0% de variance expliquée pour le reste des traits foliaires).

3.1.1 Influence de la densité à la plantation, de l'âge des individus, de la génétique sur la capacité photosynthétique

a. Effet de la densité à la plantation

Les traits foliaires ont présenté des tendances particulières de variation les uns par rapport aux autres selon les différents écartements à la plantation. De tous les traits photosynthétiques considérés, la SLA et la TS ont été significativement influencées par l'écartement à la plantation (respectivement Kruskal wallis $p = 1,6 \times 10^{-10}$, Kruskal wallis $p = 0,022$) (Fig.5). Bien que des légères variations aient été observées entre les différentes distributions sur le reste des traits notamment la surface foliaire (SA), la densité stomatique (DS), la conductance stomatique (Gmax) et le taux en Chlorophylle des folioles (Chl) entre les différents écartements à la plantation, les différences n'ont pas été statistiquement significatives (Kruskal wallis $p = 0,22$; Kruskal wallis $p = 0,31$; Kruskal wallis $p = 0,13$; Kruskal wallis $p = 0,26$).

De manière globale, la surface foliaire spécifique (SLA) diminuait avec la diminution de la densité à la plantation. Quant à la variation des traits foliaires au sein des deux extrêmes niveaux de compétition, les variations plus importantes de SLA ont été constatées au sein des folioles collectées sur le 1^{er} niveau de compétition (cv 44,02%) que sur celles collectées sur le 10^e niveau de compétition (cv 32, 40%).

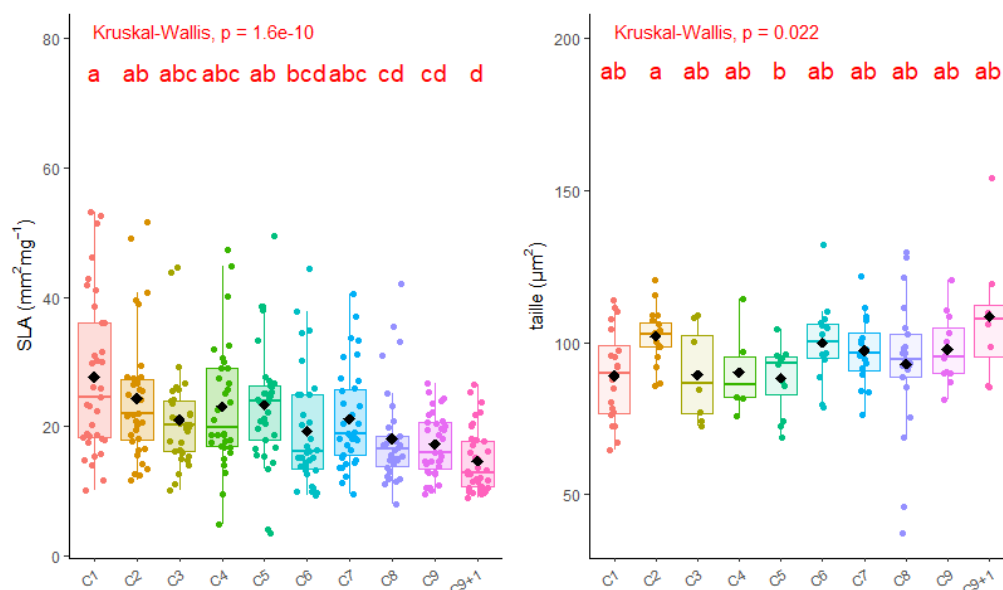


Figure 5. Variation des traits photosynthétiques en fonction de la densité des tiges illustrant l'effet de la densité à la plantation sur la capacité photosynthétique. Les lettres C1 à C9+1 indiquent les différents écartements à la plantation (montrant les divers niveaux de compétition) pris en compte dans la présente étude (du premier cercle (C1) au dixième cercle (C9+1) du dispositif). Les boîtes à moustaches incluent leurs distributions au sein de chaque niveau de compétition (ou cercle).

b. Effet de l'âge des individus

Les traits foliaires se sont démarqués dans la variation au cours du stade de développement des plants étudiés (Fig. 6). Sur l'ensemble des traits photosynthétiques considérés, la surface foliaire (SA, Kruskal Wallis, $p < 0,001$), la surface foliaire spécifique (SLA, Kruskal Wallis, $p < 0,001$), la taille de stomates (TS, Kruskal Wallis, $p < 0,05$) et la teneur des folioles en Chlorophylle (Chl, Kruskal Wallis, $p < 0,001$) ont très hautement significativement varié avec le stade de développement. A l'inverse, le nombre de stomates par unité de surface (DS, t.test, $p = 0,95$) et la conductance stomatique (G_{max} , t.test, $p = 0,25$) n'ont pas été significativement influencés par le stade de développement des plantules.

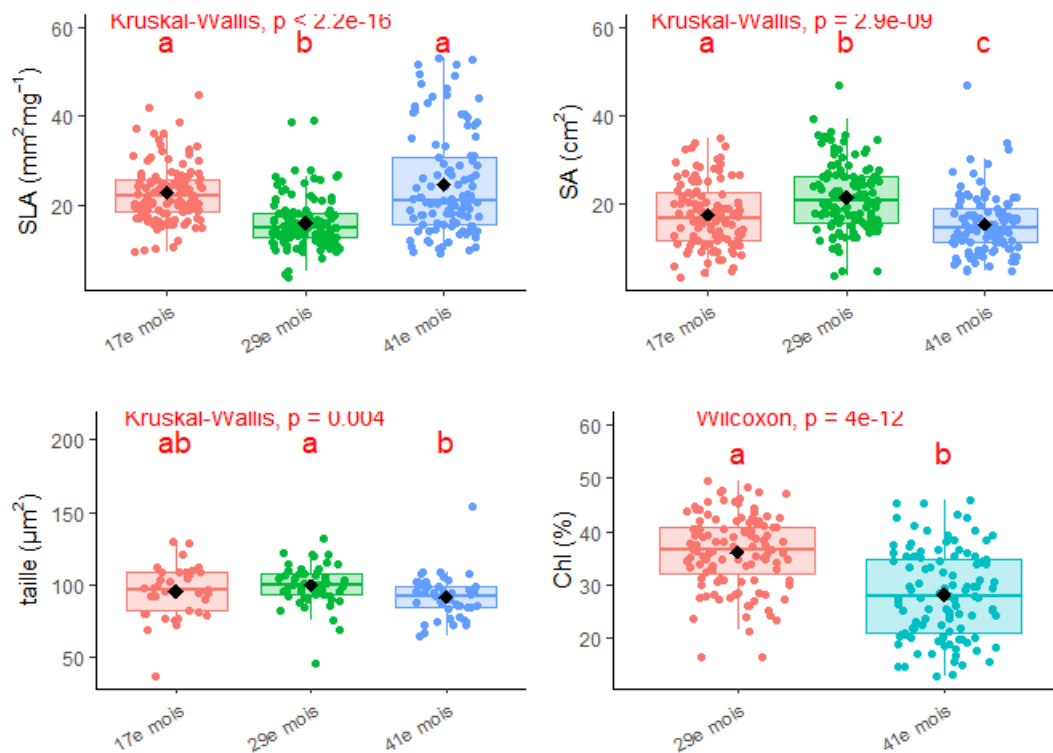


Figure 6. Variation des traits photosynthétiques en fonction de l'âge des individus illustrant l'effet du stade de développement sur la capacité photosynthétique. Les boîtes à moustaches en rouge, puis en vert et enfin en bleu représentent la distribution des valeurs des traits foliaires des folioles collectées respectivement à 17, à 29 et à 41 mois après plantation, sauf pour le taux en Chlorophylle où les boîtes à moustache en rouge et en bleu correspondent respectivement à la distribution des valeurs des traits foliaires des folioles collectées à 29 et 31 mois après plantation.

c. Effet de la génétique

De manière globale, hormis la surface foliaire spécifique (SLA) (Anova $p = 0,00096$), la taille stomatique (TS) (Kruskal Wallis $p = 0,0016$) et la conductance stomatique (Gmax) (Anova $p = 0,0081$) qui ont été significativement influencées par les origines génétiques des tiges d'arbres (Fig. 7), d'autres traits photosynthétiques n'ont pas significativement varié avec la source génétique. C'est le cas de la surface foliaire (SA) (Kruskal $p = 0,77$), du taux de chlorophylle (Chl) (Kruskal $p = 0,15$) et de la densité stomatique (DS) (Anova $p = 0,16$).

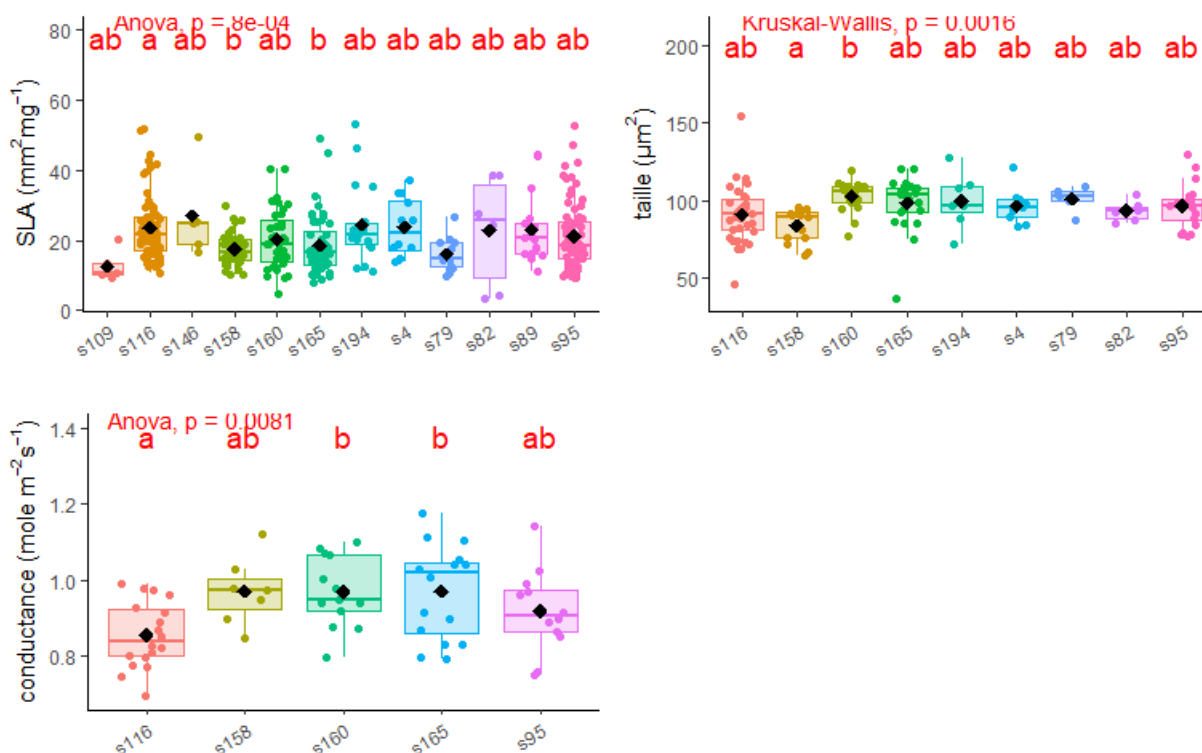


Figure 7. Variation des traits photosynthétiques en fonction des sources génétiques des arbres illustrant l'effet de la génétique sur la capacité photosynthétique. Les lettres S109 à S95 correspondent aux 12 origines génétiques qui ont été exploitées dans la présente étude. Fautes des fréquences élevées d'observations et pour des raisons des principes statistiques d'échantillonnage, quelques origines génétiques n'ont pas pu être considérées dans le test de l'effet de la génétique sur la taille et la conductance stomatique.

3.1.2. Influence de la densité à la plantation, de l'âge des individus, de la génétique sur la capacité d'acquisition des ressources

a. Effet de la densité à la plantation

L'écartement à la plantation a eu un effet significatif sur la masse sèche foliaire (MS), la masse fraîche foliaire (MF) (respectivement Kruskal wallis $p = 0,0041$, Kruskal wallis $p = 0,00041$) (Fig. 8). Ce facteur n'a pas eu d'effet significatif sur la teneur en matière sèche (TMS) (Kruskal wallis $p = 0,22$) bien que des légères différences ont été observées. De manière globale, il a été observé une tendance d'augmentation de la masse fraîche (MF) et de la masse sèche (MS) des folioles au fur et à mesure que la densité à la plantation diminuait (au fur et à mesure que la compétition diminuait). Quant à la variation des traits foliaires au sein des deux niveaux extrêmes de compétition, la masse sèche des folioles a davantage varié sur le 1^{er} niveau de compétition (zone à forte compétition, cv 48,10%) comparativement au 10^{ème} (zone à faible compétition, cv 44,63%). Le contraire a été constaté pour la masse fraîche avec une variation légèrement supérieure sur le 10^{ème} niveau de compétition (cv 39,15%) comparativement au 1^{er} (cv 35,89%).

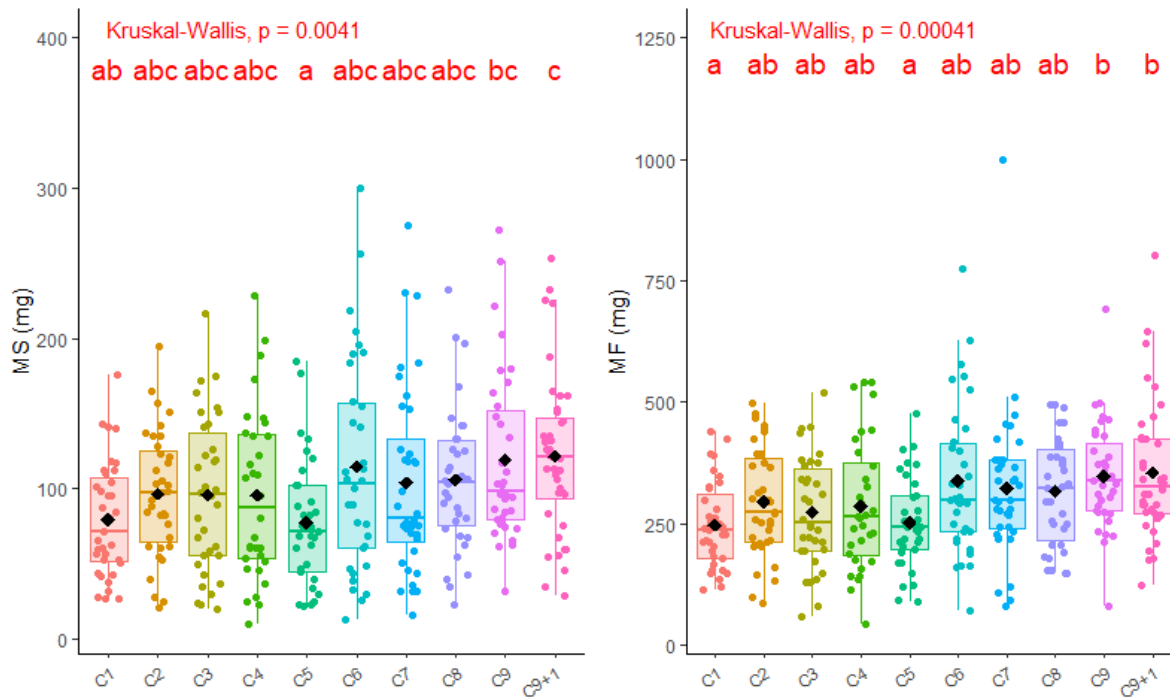


Figure 8. Variation des traits d'acquisition des ressources en fonction de la densité des tiges illustrant l'effet de la densité à la plantation sur la capacité d'acquisition des ressources. Les lettres C1 à C9+1 indiquent les différents écartements à la plantation (montrant les divers niveaux de compétition) pris en compte dans la présente étude (du premier cercle (C1) au dixième cercle (C9+1) du dispositif). Les boîtes à moustaches incluent leurs distributions au sein de chaque niveau de compétition (ou cercle).

b. Effet de l'âge des individus

Le stade de développement a eu un effet significatif sur les traits foliaires impliqués dans l'acquisition des ressources comme la masse sèche (MS), la masse fraîche (MF) et la teneur en matière sèche (TMS) (respectivement, Kruskal wallis $p < 2,2 \cdot 10^{-16}$, Kruskal wallis $p < 3,8 \cdot 10^{-7}$, Anova $p < 2,2 \cdot 10^{-16}$) (fig.x.)

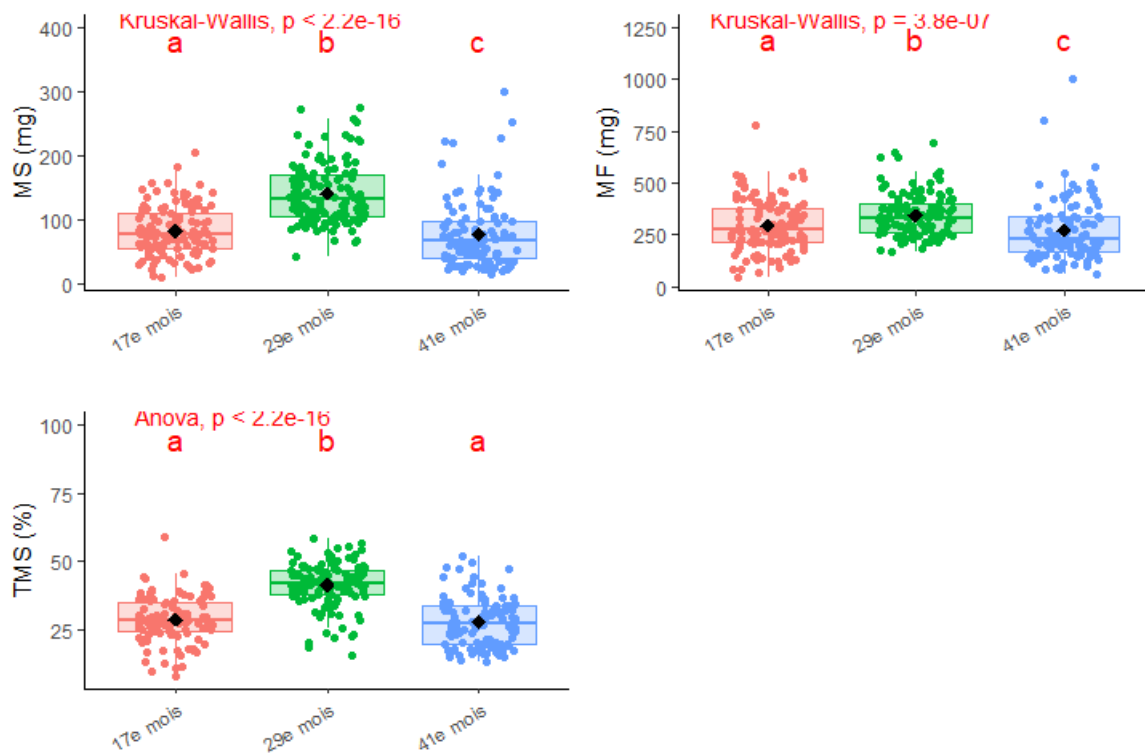


Figure 9. Variation des traits d'acquisition des ressources en fonction de l'âge des individus illustrant l'effet de l'âge des individus sur la capacité d'acquisition des ressources. Les boîtes à moustaches en rouge, puis en vert et enfin en bleu représentent la distribution des valeurs des traits foliaires des folioles collectées respectivement à 17, à 29 et à 41 mois après plantation.

c. Effet de la génétique

La génétique n'a pas eu d'effet significatif sur la variation des traits foliaires impliqués dans l'acquisition des ressources bien que des légères différences aient été observées entre diverses sources génétiques des plants étudiés. C'est le cas de la masse fraîche foliaire (MF) (Kruskal wallis $p = 0,29$), de la masse sèche foliaire (MS) (Kruskal wallis $p = 0,38$), de la teneur en matière sèche (TMS) (Kruskal wallis $p = 0,095$).

Synthèse des résultats au regard de la 1^{er} et 2^e question de recherche

- Influence de la densité à la plantation, de l'âge des individus, de la génétique sur la capacité photosynthétique (première hypothèse)
- En rapport avec la densité à la plantation, l'hypothèse a été vérifiée à travers l'effet significatif de l'écartement à la plantation sur la variation des traits photosynthétiques comme la SLA et la TS (respectivement, Kruskal wallis $p = 1,6 \cdot 10^{-10}$, Kruskal wallis $p = 0,022$).

- Quant à l'âge des individus, l'hypothèse a été vérifiée à travers l'effet significatif de l'âge des individus sur la variation des traits photosynthétiques comme la surface foliaire (SA, Kruskall Wallis, $p < 0,001$), la surface foliaire spécifique (SLA, Kruskall Wallis, $p < 0,001$), la taille de stomates (TS, Kruskall Wallis, $p < 0,05$) et la teneur en Chlorophylle des folioles (Chl, Kruskall Wallis, $p < 0,001$).
- En fin, par rapport à l'effet génétique, l'hypothèse a été vérifiée à travers l'effet significatif des sources génétiques des individus sur la variation des traits photosynthétiques comme la surface foliaire spécifique (SLA) (Anova $p = 0,00096$), la taille stomatique (TS) (Kruskall wallis $p = 0,0016$) et la conductance stomatique (Gmax) (Anova $p = 0,0081$).
- Influence de la densité à la plantation, de l'âge des individus et de la génétique sur la capacité d'acquisition des ressources (deuxième hypothèse).
- En rapport avec la densité à la plantation, l'hypothèse a été vérifiée à travers l'effet significatif de l'écartement à la plantation sur la variation des traits liés à l'acquisition des ressources comme la masse sèche foliaire (MS) et la masse fraîche foliaire (MF) (respectivement Kruskall wallis $p = 0,0041$, Kruskall wallis $p = 0,00041$)
- Quant à l'âge des individus, l'hypothèse a été vérifiée à travers l'effet significatif de l'âge des individus sur la variation des traits liés à l'acquisition des ressources comme la masse sèche (MS), la masse fraîche (MF) et la teneur en matière sèche (TMS) (respectivement, Kruskall wallis $p < 2,2 \cdot 10^{-16}$, Kruskall wallis $p < 3,8 \cdot 10^{-7}$, Anova $p < 2,2 \cdot 10^{-16}$).

3.2. Covariation entre les différents traits foliaires

La Fig. 10 montre que la surface foliaire spécifique était associée à la masse fraîche, à la masse sèche et à la teneur en matière sèche des folioles qu'à d'autres traits foliaires, suivant une relation négative ($r = -0,5$; $r = -0,6$; $r = -0,5$). La teneur en matière sèche (TMS) était plus liée à la masse sèche (MS) et à la surface foliaire (SA) qu'à la masse fraîche (MF) ($r = 0,6$ et $r = 0,3$; $r = 0,1$ non significative). Quant au taux en chlorophylle des folioles, il était beaucoup plus associé à la masse fraîche (MF), à la masse sèche (MS) et à la teneur en matière sèche (TMS) qu'au reste des traits foliaires ($r = 0,4$; $r = 0,4$; $r = 0,3$). La densité stomatique (DS) était quant à elle associée à la taille stomatique (TS) qu'au reste des traits foliaires selon une relation négative ($r = -0,4$). En fin la conductance stomatique (Gmax) était positivement associée à la quasi-totalité des traits foliaires exceptées la surface foliaire ($r = 0,2$ mais non significative) et à la surface foliaire spécifique ($r = -0,3$), avec une forte corrélation à la densité stomatique DS ($r = 0,8$). Quant aux traits chimiques, il a été remarqué une corrélation positive de la concentration en Phosphore (P) avec celle en Zinc (Zn),

en Potassium (K), puis une corrélation négative avec celle en Magnésium (Mg) et en Calcium (Ca). Le potassium (K) quant à lui a été corrélé positivement au Zn et négativement au Ca, au Mg et au Manganèse (Mn).

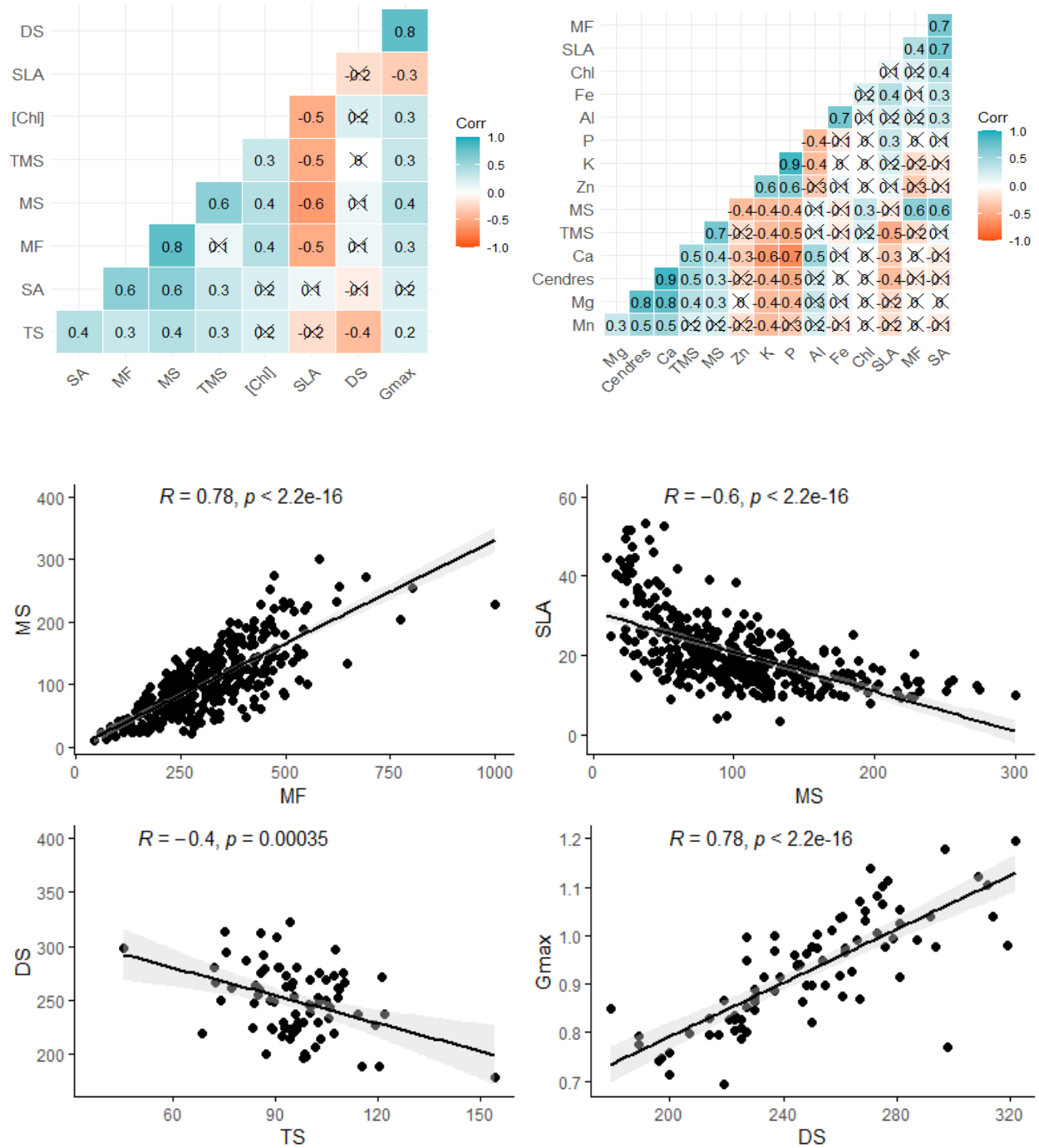


Figure 10. Matrice de corrélation entre différents traits foliaires pris en compte dans l'étude. (a) la première matrice met en corrélation les traits physiques et les traits stomatiques ($n = 75$). Quant à la seconde (b), elle met en corrélation les traits physiques et chimiques ($n = 40$). Les deux matrices ont été séparées du fait de

la taille différente des données mais aussi de la pertinence de corrélation (point de vue physiologique) entre les trois groupes des traits foliaires. Les cellules en bleue puis en rouge représentent respectivement les corrélations positives et celles négatives. La teneur en couleur indique le degré de corrélation, et les cellules portant des signes en croix correspondent à des corrélations non significatives entre variables. (c) Graphiques des corrélations choisis en fonction de leur pertinence dans l'explication des processus physiologiques. Ces derniers sont en lien plus ou moins direct avec la capacité photosynthétique et la capacité d'acquisition des ressources (R ici indique le coefficient de corrélation (r)).

3.3. Relation entre la croissance et les traits foliaires

Afin de tester l'existence d'un lien entre la dynamique de croissance en diamètre ou en hauteur et les différents traits foliaires, des modèles linéaires mixtes ont été développés. Ces derniers ont permis de modéliser l'accroissement annuel moyen en diamètre (AAMd) ou en hauteur (AAMh) en fonction de l'ensemble des traits foliaires pris en compte dans la présente étude.

3.3.1. Relation entre l'accroissement annuel moyen en diamètre (AAMd) et les traits foliaires

Par rapport à la croissance secondaire, les résultats des régressions mixtes (Tableau 2) témoignent qu'il existe un lien entre certains traits foliaires et la dynamique de croissance en diamètre chez *P. elata* aux stades juvéniles. Les traits foliaires comme la masse sèche (MS), la masse fraîche (MF), la surface foliaire (SF) et la surface foliaire spécifique (SLA) ont été significativement liées à la croissance en diamètre. Cette croissance a été positivement associée à la MF, la MS et la SF (pentes positives). A l'inverse, elle a été négativement associée à la surface foliaire spécifique (SLA) (pente négative). Ces relations ont été toutefois très faibles exceptée celle de la SLA dont le modèle pourrait prédire jusqu'à 7,6 % de la variabilité de la dynamique de croissance en diamètre chez *P. elata* (Fig. 11). Le tableau 2 met en évidence les relations existant entre la croissance secondaire et les traits foliaires chez *P. elata*

Tableau 2. Modélisation par des régressions linéaires mixtes des relations existant entre la croissance en diamètre et les traits foliaires chez *P. elata*, avec arbre comme facteur aléatoire. Les traits foliaires incluent notamment la MF, MS, TMS, SF, SLA, TS, DS, Gmax et les teneurs en Al, K, Fe, K, Mn, Mg, P et Zn.

Effet du facteur fixe

	Intercept	p-value	Pente	Erreur	t(value)	p-value	AIC
MF	12,72	2*(-16) ***	7,584*e(-3)	1,949*e(-3)	3,891	0,0001 ***	2021,508
MS	13,98	2*(-16) ***	1,020*e(-2)	4,514*e(-3)	2,26	0,024 *	2029,581
TMS	15,33	2*(-16) ***	-0,008	0,023	-0,382	0,703 ns	2031,261
SF	13,88	2*(-16) ***	6,393*e(-4)	3,229*e(-4)	1,98	0,048 *	2036,053
SLA	16,74	2*(-16) ***	-0,083	0,030	-2,755	0,006 **	2023,37
TS	9,27	0,003 **	0,056	0,030	1,876	0,063 .	775,04

<i>DS</i>	13,66	4,5*e(-5)***	0,006	0,011	0,617	0,54 ns	493,949
<i>Gmax</i>	11,38	0,002 **	4,291	3,495	1,228	0,224 ns	481,344
<i>Al</i>	16,89	0,389 ns	-4,530*e(-16)	2,274*e(-9)	0,00	1,000 ns	-326,67
<i>K</i>	16,46	9,9*e(-12)**	6,821*e(-14)	1,212*e(-8)	0,00	1 ns	-113,140
<i>Mg</i>	16,89	0,39 ns	3,596*(-17)	2,22*e(-10)	0,00	1 ns	-322,13
<i>Mn</i>	16,89	0,37 ns	5,707*e(-17)	4,01*e(-10)	0,00	1 ns	-321,884
<i>P</i>	17,33	0,48 ns	-5,582*e(-17)	2,18*e(-10)	0,00	1 ns	-329,47
<i>Fe</i>	17,23	0,42 ns	-6,021*e(-16)	7,533*e(-9)	0,00	1 ns	-330,811
<i>Zn</i>	16,89	0,37 ns	5,250*e(-15)	1,763/e(-8)	0,00	1 ns	-329,200
<i>Ca</i>	17,23	0,42 ns	-5,002*e(-19)	2,61*e(-11)	0,00	1 ns	-319,296

3.3.2. Relations entre l'accroissement annuel moyen en hauteur (AAMh) et les traits foliaires

En ce qui concerne la croissance en hauteur, les résultats des régressions mixtes (Tableau 3) montrent qu'il existe également un lien entre certains traits foliaires et la dynamique de croissance en hauteur chez *P. elata*. En effet, la masse fraîche (MF), la masse sèche (MS), la teneur en matière sèche (TMS), la surface foliaire (SF), la surface foliaire spécifique (SLA) ont été significativement liées à la croissance en hauteur. La croissance en hauteur a été positivement associée à la MF, la MS, la TMS (pentes positives). A l'inverse, elle a été négativement associée à la SLA (pente négative). A l'exception de la SLA qui pourrait prédire jusqu'à 12 % (Fig. 11) la variabilité de la croissance en hauteur, d'autres liens ont été très faibles. Le tableau 3 présente les relations existant entre la croissance en hauteur et les traits foliaires chez *P. elata*

Tableau 3. Modélisation par des régressions linéaires mixtes des relations existant entre la croissance en hauteur et les traits foliaires chez *P. elata*. Les traits foliaires incluent notamment la MF, MS, TMS, SF, SLA, TS, DS, Gmax et les teneurs en Al, K, Fe, K, Mn, Mg, P et Zn.

Effet du facteur fixe

	Intercept	p-value	Pente	Erreur	t(value)	p-value	AIC
<i>MF</i>	74,73	5,8*e(-7)***	0,137	0,042	3,205	0,001 **	3990,942
<i>MS</i>	45,38	0,0001 ***	0,701	0,092	7,603	3,36*e(-13)***	3948,56
<i>TMS</i>	-7,412	0,664 ns	3,767	0,469	8,025	2,24*e(-14)***	3940,757
<i>SF</i>	81,62	5,4*e(-8)***	1,937*e(-2)	7,154*e(-3)	2,708	0,007 **	3997,609
<i>SLA</i>	199,27	2*e(-16)***	-3,964	0,593	-6,682	1,04*e(-10)***	3955,351
<i>TS</i>	43,42	0,364 ns	0,692	0,494	1,400	0,164 ns	1469,778

<i>DS</i>	212,56	0,0087 **	-0,270	0,314	-0,861	0,391 ns	983,088
<i>Gmax</i>	134,76	0,109 ns	11,07	88,75	0,125	0,901 ns	972,535
<i>Al</i>	206,8	6,7*e(-5)***	-9,149*e(-15)	3,911*e(-8)	0,00	1 ns	-142,591
<i>K</i>	204,8	9,7*e(-15)**	2,456*e(-13)	1,414*e(-7)	0,00	1 ns	67,584
<i>Mg</i>	206,2	0,0006 ***	5,014*e(-16)	2,460*e(-9)	0,00	1 ns	-143,71
<i>Mn</i>	206,8	0,0001 ***	-1,281*e(-16)	4,818*e(-9)	0,00	1 ns	-140,035
<i>P</i>	209,7	2*e(-16)***	-3,596*e(-16)	4,555*e(-9)	0,00	1 ns	-126,83
<i>Fe</i>	206,8	0,0001 ***	-6,131*e(-15)	9,797*e(-8)	0,00	1 ns	-145,903
<i>Zn</i>	206,8	8,8*e(-5)***	2,143*e(-14)	2,139*e(-7)	0,00	1 ns	-147,033
<i>Ca</i>	215,6	0,0004 ***	1,825*e(-18)	30,35*e(-9)	0,00	1 ns	-138,537

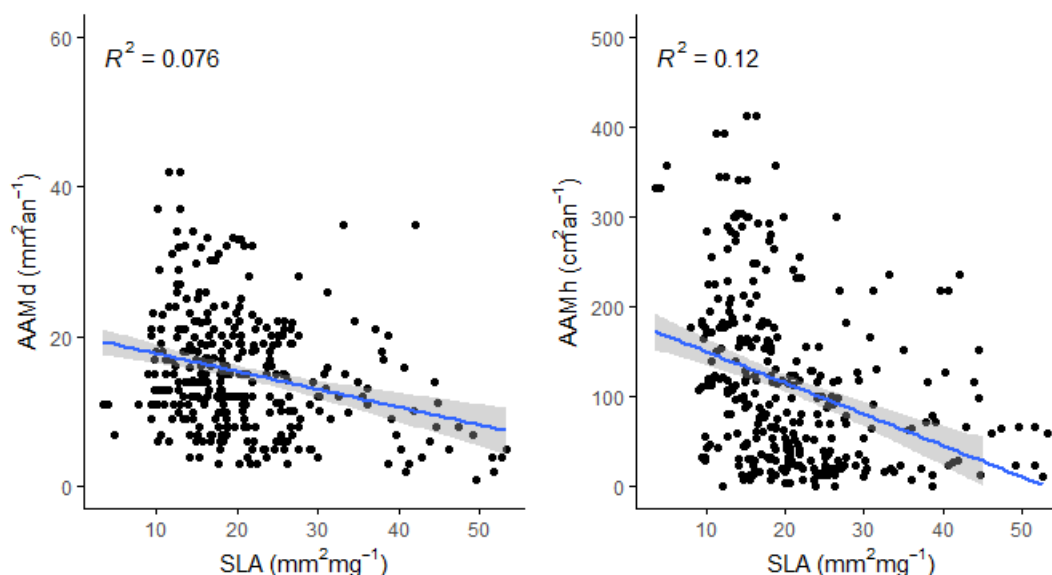


Figure 11. Graphiques illustrant la relation entre la dynamique de croissance en diamètre ou en hauteur (AAMd, AAMh) et certains traits foliaires chez *P. elata* durant les quarante et un premiers mois de plantation. Les liens aussi importants que significatifs ont été considérés.

Synthèse des résultats au regard de la 3^e question de recherche

- La troisième hypothèse dans la présente étude a été vérifiée à partir des résultats des régressions qui ont montré une relation faible mais significative entre la croissance en diamètre ou en hauteur et la SLA.

Chapitre 4 : Discussion

4.1. Influence de la densité à la plantation, de l'âge des individus et de la génétique sur la capacité photosynthétique et d'acquisition des ressources

La partition de la variance réalisée dans la présente étude (cf. Fig.4) montre que l'âge des individus et la densité à la plantation ont considérablement contribué dans la variance de l'ensemble des traits foliaires étudiés, comparativement à l'effet de la génétique. Ce qui semble d'emblée particulier étant donné la grande part de la variance des traits foliaires expliquée par la variabilité intraspécifique, qui supposerait pourtant un effet important de la génétique. Ces résultats pourraient suggérer que les tiges de *P. elata* ciblées dans la présente étude ne soient probablement pas très distantes du point de vue génétique. Ce qui nous conforte dans ce constat est le fait que les graines ont toutes été récoltées sous des semenciers isolés dans la forêt de Biaro, plus précisément dans un dispositif de 400 ha (De Guchteneere, 2017).

Comme illustrée dans la présente étude (Fig.4 et Fig.7), la prédisposition des traits foliaires aux facteurs génétiques a été soutenue par nombreuses autres études (Scheepens et Stoclin, 2010 ; Camarago et Marengo, 2011). Hajek *et al.* (2016) ont montré, par exemple, que la taille des feuilles chez *Fagus sylvatica* L. était significativement influencée selon les variétés et leurs régions de provenance. De leur côté, Camargo et Marengo (2011) ont également montré que les caractéristiques stomatiques (notamment la taille stomatique) variaient significativement entre diverses sources génétiques d'arbres au Brésil. Cet effet génétique peut, en interagissant avec l'environnement, modifier autrement l'expression phénotypique d'un trait. Rebetzk *et al.* (2003) ont montré que la grande variation phénotypique de la SLA pourrait être associée à l'interaction du génotype et de l'environnement, avec une grande part de la variabilité expliquée par le second facteur.

Il est probable, dans la présente étude, que la variabilité intraspécifique observée sur les traits photosynthétiques (TS et SLA, cf. Fig.4.) soit expliquée par des moindres contrastes des conditions environnementales sur notre site d'étude créés par les différents écartements (Nguessa *et al.*, 2010 ; Yao *et al.*, 2016), qui ont conditionné une certaine variabilité dans le flux d'énergie lumineuse interceptée par les folioles (Niinimets *et al.*, 2004). En effet, des études ont montré que des légères variations des conditions à l'échelle parcellaire (Gladstone et Dokoozlian, 2003) suffiraient à créer des micro habitats pouvant influencer le comportement des espèces (Ackerly *et al.*, 2001). Senevirathna *et al.* (2004) ont, par exemple, montré que la croissance et les performances

photosynthétiques de *Hevea brasiliensis* étaient fortement dépendantes du degré d'éclairement à l'échelle de la parcelle.

Cette observation soutient l'effet de la densité à la plantation documenté sur certains traits foliaires (Nguessa *et al.*, 2010 ; Aguilar-Luna *et al.*, 2012). En fait, comme illustré à la Figure.5, la SLA avait tendance à diminuer avec la réduction de la densité des tiges, témoignant une meilleure performance des pieds de *P. elata* à une faible densité de plantation plutôt qu'à une densité élevée. Ces résultats contredisent ceux trouvés par Rebedzek *et al.* (2003) si l'on prend en compte la valeur de la SLA. Ces derniers ont montré qu'une SLA élevée pourrait être associée à la vigueur, et par conséquent à la performance des pieds d'arbres (Poorter, 2001) contrairement à ce nous avons pu constater dans la présente étude. Selon Virk *et al.* (2020), cette situation est observée lorsque la SLA dépend davantage de l'expansion de la surface foliaire plutôt que de l'activité spécifique des feuilles. Ce qui justifierait le contraste entre nos résultats et ceux de Rabedzek *et al.* (2003), la SLA ayant été beaucoup influencée par la MS que la SF dans notre étude.

Considérant l'effet de l'ombrage faisant suite à des écartements serrés, les résultats de la présente étude selon lesquels la SLA augmente avec une forte densité des tiges (Fig. 5) corroborent, toutefois, ceux de Senevirathna *et al.* (2004) qui ont montré que cette SLA avait tendance à augmenter avec le degré d'ombrage chez *Hevea brasiliensis*. La même situation a été rapportée par Ackerly *et al.* (2001) qui ont démontré une allure d'augmentation de la valeur moyenne de SLA avec la baisse de l'insolation chez certaines espèces d'arbustes à l'échelle de la communauté. Ces tendances confirment les résultats de Dos Santos et Ferreira (2020) qui ont montré que la SLA constitue l'un des traits le mieux indiqué pour comprendre les mécanismes des réponses d'arbres aux traitements sylvicoles modifiant les conditions d'éclairement.

De ce qui précède, l'écartement à la plantation semble être un facteur très influent sur la capacité photosynthétique chez les espèces comme *P. elata*. Dans la présente étude, la réduction de l'écartement de 158 751 tiges/ha (C1) à 690 tiges/ha (C10) a conduit à une diminution de la SLA (de l'ordre de 88,6%), et par conséquent à l'augmentation de la capacité photosynthétique. Ces résultats corroborent ceux de Yao *et al.* (2016) d'après qui une augmentation de la capacité photosynthétique chez le cotonnier est expliquée par la réduction de la SLA suite une diminution de la densité des tiges. Cette tendance ne concerne pas que les espèces ligneuses, elle a également été rapportée pour des cultures vivrières. En testant plusieurs écartements de semis, Amanullah *et al.* (2007) ont remarqué que les pieds de maïs maintenus à une densité élevée (100 000 plants/ha)

produisaient une SLA plus élevée que ceux maintenus à une faible densité (60 000 plants ha) (soit une augmentation de 12,6% de la valeur de SLA).

L'hypothèse la plus plausible expliquant la valeur élevée de la SLA dans la zone à forte densité serait la faible irradiane solaire observée dans cette dernière ayant occasionné une baisse du taux photosynthétique, et donc une production réduite de biomasse foliaire. Ce qui a conduit à un rapport SF/MS plus élevé, la surface foliaire SF n'ayant pas varié avec l'écartement. Cette hypothèse est confortée par les résultats de Niinemets *et al.* (2004), Senevirathna *et al.* (2004). Ils ont montré que la capacité photosynthétique était directement proportionnelle à la quantité de lumière interceptée par la canopée. Dans la présente étude, la diminution de la SLA était beaucoup plus corrélée à l'augmentation de la MS des folioles qui semblait croître avec la réduction de la densité à la plantation.

Comme illustré sur la Figure 7, la densité des tiges a également influencé la capacité d'acquisition des ressources chez *P. elata*. Nous avons constaté que la biomasse sèche des feuilles augmentait inversement à la densité des tiges. Ce résultat confirme ceux de Meekins et McCarthy (2000), Khalil *et al.* (2011) et Maoa *et al.* (2014) qui ont trouvé que la biomasse foliaire sèche étaient de plus en plus importante au fur et à mesure que la densité à la plantation baissait chez certaines espèces.

Bien que cette tendance ait été documentée ici, de nombreuses controverses sont constatées autour de l'effet de l'écartement sur les traits fonctionnels (*cf. e.g.* Valentinuz et Tollennar, 2006 ; Naim *et al.*, 2010 ; Reza-naji *et al.*, 2015). Par exemple dans une étude sur *Acer velutinum* Boiss, aucune variation significative n'a été rapportée dans les propriétés des fibres à des densités variées de plantation (Reza-naji *et al.*, 2015). L'on estime, même, que cette influence puisse varier d'un groupe des traits foliaires à d'autres, et qu'elle pourrait par exemple être plus importante sur les traits associés au processus photosynthétique qu'au reste des fonctions biologiques. Ainsi, par exemple, les traits foliaires chimiques ont été indiqués comme dépendants beaucoup plus de l'environnement pédologique que celui aérien (Schrodt *et al.*, 2015 ; Heineman *et al.*, 2016). C'est le cas dans le bassin amazonien où Fyllas *et al.* (2009) ont trouvé que les teneurs en N, P, K, Mg, Cu et Al au niveau des feuilles des certaines espèces d'arbres dépendaient fortement de la fertilité du sol.

Par ailleurs, la composante âge des individus a également contribué et semble avoir interagi avec l'effet de la densité des tiges. Des études antérieures ont, en fait, montré que les traits foliaires

évoluent avec l'âge des individus (Wieser *et al.*, 2003 ; Mediavilla et Escudero, 2003). Il a été démontré, chez certaines espèces, que la biomasse par unité de surface foliaire des feuilles collectées sur les jeunes pieds était significativement moins importante que celle des feuilles collectées sur les tiges adultes (Mediavilla et Escudero, 2003). D'autres espèces ont été signalées capables, au cours de leur âge, de modifier la composition chimique au niveau des feuilles pour faire face aux stress environnementaux (Wieser *et al.*, 2003).

Dans ce contexte, les traits foliaires peuvent différemment modifier le fonctionnement des écosystèmes forestiers au fur et à mesure du stade de développement des arbres (Antalik *et al.*, 2015 ; Liu *et al.*, 2020). L'on suppose, par exemple, que la compétition pour la lumière entre pieds de *P. elata* puisse varier au fur et à mesure de l'évolution de la plantation si aucune éclaircie n'est effectuée (Betti *et al.*, 2020). Sur notre site d'étude, cela semble avoir été le cas puisque les houppiers se sont retrouvés rapprochés selon que les individus croissaient, situation accroissant la compétition pour l'accès à la lumière.

Alors que des variations ont été constatées pour la plupart de traits foliaires avec l'âge des individus, il n'en a pas été le cas pour la densité (DS) et la conductance stomatique (G_{max}) dans la présente étude. Ces résultats corroborent ceux de England et Atiwill (2005) sur *Eucalyptus regnans* F. Muell. (Myrtaceae) qui n'ont rapporté aucune tendance évolutive de la densité stomatique avec l'âge des individus alors que la SF et la SLA avaient respectivement diminué de 50% et 17% de 6 ans à 240 ans. Ce qui soutient la dynamique de croissance différentielle chez *P. elata* au cours de l'âge, pouvant être expliquée par l'aptitude tant à l'acquisition des ressources qu'à la photosynthèse qui varie avec l'âge. Nombre d'auteurs ont soutenu que la densité stomatique (DS) serait plus associée aux facteurs environnementaux tels la concentration en CO₂ et l'humidité du milieu (Gay et Hud, 1974 ; Ceulemans *et al.*, 1995 ; Kubarseppe *et al.*, 2019) plutôt qu'à d'autres facteurs à l'exemple de ceux étudiés ici.

4.2. Relations entre traits foliaires

Les relations entre traits foliaires sont importantes dans la compréhension de la physiologie des espèces d'arbres. Elles peuvent par exemple renseigner sur les stratégies d'adaptation développées par ces derniers dans un contexte changeant du milieu (Rodriguez *et al.*, 2020 ; Narayanasamy *et al.*, 2020). Cet aspect est particulièrement important ici vu que la plupart des études ayant abordé cet aspect, ne l'ont fait que sur les individus âgés comme ce fut le cas chez Kafuti *et al.* (2019). Dans la présente étude, nous avons observé une corrélation positive de plus de 80 % entre les

masses fraîche (MF) et sèche (MS) des folioles comme l'ont également mis en évidence Sun *et al.* (2020) et Zhou *et al.* (2020).

Des corrélations particulièrement importantes du taux en Chlorophylle avec la MF, la MS, et le TMS des folioles soutiennent que ce composé est aussi bien chimique que structural. En fait, Wang, S *et al.* (2020) ont montré que les molécules de Chlorophylle, outre leur rôle de siège photosynthétique, contribuent dans la biomasse foliaire comme unité structurale des feuilles. Wang, X *et al.* (2020) ont également montré que la MS était fortement corrélée à la teneur en Chlorophylle des feuilles chez certaines espèces asiatiques dans le domaine subtropical.

Comme mis en exergue chez les tiges âgées de *P. elata* (Muyisa, 2019), la corrélation négative bien documentée entre la densité stomatique (DS) et la taille stomatique (TS) a également été observée sur des jeunes pieds dans cette étude. En effet, nous avons remarqué une réduction de la densité stomatique (DS) de l'ordre de 40% chaque fois que la taille stomatique augmentait du même pourcentage. Ce degré de corrélation avoisine celui rapporté par Kubarasepp *et al.* (2019) sur une sélection de trente-six espèces tropicales et tempérées, et Xiong et Flexas (2019) sur un ensemble de 61 espèces regroupant des angiospermes et des gymnospermes.

Par ailleurs, la forte corrélation de la DS avec la Gmax observée dans la présente étude témoigne de l'importance de la répartition des stomates dans les échanges gazeux chez *P. elata* mais aussi leur implication dans la détermination de la capacité photosynthétique chez l'espèce (Xiong et Flexas, 2019 ; Rodriguez *et al.*, 2020). Verma *et al.* (2020) ont appuyé cette théorie en montrant que la conductance stomatique était fortement corrélée à la photosynthèse (soit $r = 0,89$).

4.3. Contribution des traits foliaires dans l'explication de la variabilité observée au niveau de la croissance

Depuis longtemps, des études ont cherché à comprendre les relations existant entre la croissance des espèces et les différents traits de vie (Reich *et al.*, 1992 ; Poorter, 2001 ; England et Atiwill, 2005), lesquelles relations se sont révélées faibles pour la plupart de cas (Paine *et al.*, 2015). Dans la présente étude, cet aspect a été abordé pour tester s'il pourrait exister des liens forts et significatifs entre la dynamique de croissance en diamètre ou en hauteur (AAMd, AAMh) et les traits foliaires notamment les MF, MS, TMS, SF, SLA, TS, DS, Gmax, et teneurs en Al, K, Mg, Mn, P, Fe, Zn, Ca chez *P. elata* durant les quarante et un premiers mois de plantation.

Les régressions ont mis en évidence que la dynamique de croissance en diamètre ou en hauteur est négativement corrélée avec la SLA chez *P. elata* (Tableaux 2 & 3). Ces relations (avec des prédictions de l'ordre de 7,6 à 12%) sont toutefois faibles comme l'ont également souligné Poorter *et al.* (2008) et Paine *et al.* (2015) dans leurs études. De leur côté, Chaturverdi *et al.* (2011) ont montré que la croissance des espèces d'arbres en forêts tropicales pourrait même être estimée jusqu'à plus de 20% à partir de la surface foliaire spécifique (SLA). Cette dissemblance entre nos résultats et ceux de Chaturverdi *et al.* (2011) par rapport au degré de prédiction (12 % contre 20 %) s'expliquerait au niveau des espèces étudiées. Selon ces auteurs, le degré de prédiction (ou de relation) entre la croissance et la SLA serait influencé dans une mesure par l'espèce mais aussi par les conditions du site d'étude. Nous avons observé que la croissance en diamètre ou en hauteur devenait de plus en plus importante lorsque la SLA faiblissait. Cette tendance a été montrée également par England et Altowill (2005) sur *Eucalyptus regnans* F. Muell. (Myrtaceae), Chaturverdi *et al.* (2011) sur quelques espèces de Bambou, et récemment Liu *et al.* (2020) sur *Pinus Koraiensis* Siebold & Zucc. (Pinaceae), une espèce sempervirente asiatique.

Les changements morphologiques des folioles sont susceptibles d'influencer les processus physiologiques notamment la photosynthèse chez les espèces d'arbres (England et Atiwill, 2005). Ces changements sont vérifiés dans la présente étude par une variation significative de la SLA avec l'âge des individus comme l'ont montré Thomas et Winner (2002), Wieser *et al.* (2003) mais aussi avec la quantité de la lumière interceptée par les folioles (Poorter, 2001 ; Senevirathna *et al.*, 2004), qui aurait probablement varié avec l'écartement à la plantation.

Comme montré précédemment, la SLA augmentait probablement avec le degré d'ombrage (Senevirathna *et al.*, 2004), et était par conséquent associée à une baisse du taux photosynthétique (Ninemets *et al.*, 2004). Cette tendance suggère que la SLA est l'un des traits foliaires pouvant être exploité de manière efficace dans l'appréciation des capacités photosynthétiques chez *P. elata*, et par conséquent celle de la croissance chez l'espèce. Dos Santos et Ferreira (2020), étudiant les jeunes plantules de six espèces tropicales, ont montré que la SLA constitue l'un des traits photosynthétiques pouvant significativement prédire la croissance des arbres en hauteur. Toutefois, les implications fonctionnelles de la variation de la SLA semblent jusque-là peu établies, parfois associée à l'augmentation de la MS ou bien à la réduction de la SF (England et Altowill, 2005).

Conclusion

La présente étude se fixait pour objectif d'une part de tester l'effet de l'écartement à la plantation, de l'âge des individus et/ou de la génétique sur les traits photosynthétiques et d'acquisition des ressources chez *P. elata*. Elle visait, d'autre part, à tester les relations potentielles entre la croissance en diamètre et/ou en hauteur et les traits ci-avant cités durant le stade juvénile de l'espèce. A l'issue de l'expérimentation, nous avons aboutis aux résultats selon lesquels l'âge des individus et la densité à la plantation ont davantage influencé la variance des traits étudiés comparativement à la génétique.

L'influence de l'écartement à la plantation sur la capacité photosynthétique a été vérifiée à travers la SLA (16,5% de variance expliquée (VE)), celle de l'âge des individus à travers la SLA (21,2% de VE) et le taux de Chlorophylle (35,4% de VE).

L'influence de la génétique sur cette même capacité photosynthétique a été analysée à travers la SLA (5,6% de VE).

L'influence de l'âge des individus sur la capacité d'acquisition des ressources a été vérifiée à travers la MS (36,3% de VE) et la TMS (44,7 % de VE), celle de l'écartement à la plantation à travers la MF (7,5% de VE).

En ce qui concerne les relations entre la croissance et les traits foliaires, les résultats ont établi une relation négative faible mais significative entre la croissance en diamètre ou en hauteur et la SLA (prédiction respective de 7,6 à 12 %).

L'écartement optimum pour la plupart des traits étudiés était situé dans la zone à faible densité des tiges (du 5e au 10e cercle, *i.e* de 14 096 à 690 tiges/ha respectivement). Globalement, les biomasses fraîche (MF) et sèche (MS) des folioles avaient tendance à augmenter avec la réduction de la densité à la plantation, tandis que la surface foliaire spécifique (SLA) diminuait avec celle-ci.

Au regard des résultats obtenus, il serait également nécessaire dans les recherches à venir de :

- ✓ intégrer l'aspect "exposition des feuilles à la lumière" et voir si le degré d'exposition n'influence pas la capacité photosynthétique à différents niveaux du houppier,
- ✓ voir également comment l'écartement à la plantation pourrait influencer les traits ligneux, les lier aux traits foliaires qui ont été étudiés ici afin de comprendre comment l'espèce pourrait ajuster ces liens lorsqu'elle est soumise aux différents niveaux de compétition,

- ✓ intégrer l'aspect relatif à la “biomasse souterraine” afin d'apprécier l'influence de l'écartement à la plantation sur l'architecture racinaire (traits racinaires),
- ✓ étudier les relations potentielles qu'il y aurait entre cette architecture racinaire et les traits foliaires afin de comprendre comment l'espèce pourrait ajuster ces liens pour faire face aux stress environnementaux (stress hydrique, *etc.*)

Références citées

- Ackerly, D.D., Knight, C.A., Weiss, S. & Starmer, P. (2001). Leaf size, specific leaf area and microhabitat distribution of chaparral woody plants: contrasting patterns in species level and community level analyses. *Oecologia*, 130, 449-457.
- Aguilar-Luna, J.M.E., Villanueva, E.G., Macario-Mendoza, P.A., Huerta-Lwanga, E. & Alba-Becerra, R. (2012). Effect of the plantation density in the growth and productivity of *Cnidoscolus chayamansa* McVaugh (Euphorbiaceae). *Tropical and Subtropical Agroecosystems*. 15, 77-86.
- Ansquer, P. (2006). *Caractérisation agro écologique des végétations prairiales naturelles en réponse aux pratiques agricoles. Apports pour la construction d'outils de diagnostic*. Thèse. Université de Toulouse, France.
- Antalik, A.M., Gachet, S., Legay, M. & Landmann, G. (2015). Vers un outil d'aide à la décision pour l'adaptation des forêts françaises au changement climatique. *Forêt-entreprise*. 217, 30-33.
- Amahowe, I., Gaoue, O., Natta, A., Piponiot, C., Zobi, I. & Hérault, B. (2016). Functional traits partially mediate the effects of chronic anthropogenic disturbance on the growth of a tropical tree. *Plants*. 4,1, 51-58.
- Aman, D. (1967). *Dosage des éléments minéraux majeurs chez les végétaux : Méthodes appliquées au Laboratoire de diagnostic foliaire d'O.R.S.T.O.M.* Paris : 41p.
- Amanullah, Hassan, M.J., Nawab, K. & Ali, A. (2007). Response of Specific Leaf Area (SLA), Leaf Area Index (LAI) and Leaf Area Ratio (LAR) of Maize (*Zea mays* L.) to plant density, rate and timing of Nitrogen application. *World Applied Sciences Journal* 2, 3, 235-243
- Baraloto, C., Paine, T., Poorter, L., Beaucheme, J., Bonal, D., Domenac, A., Hérault, B., Patino, S., Roggy, JC & Chave, J. (2010). Decoupled leaf and stem economics in rain forest trees. *Ecology Letters*. 13, 1338–1347.

- Bayol, N., Démarquez, B., De Wasseige, C. & Vivien, C. (2010). La gestion des forêts et la filière bois en Afrique centrale. Dans De Waseige C., Taldoum, M & Doumenge, C. *Les forêts du bassin du Congo : Forêts et changement climatique*. Belgique : 128 p.
- Bellassen, V. & Luyssaert, S. (2012). Le cycle du carbone dans les forêts et le changement climatique : comprendre le passé pour s'adapter au futur. *Rev. For. Fr.* 3, 263-273.
- Bernard, H. (1998). Mise en place et suivi de dispositifs expérimentaux sur la station de nasso, de la pépinière à la plantation, à partir d'essences de reboisement et d'agroforesterie. Université Polytechnique de Bobo. Burkina Faso : 70p.
- Betti, J.L., Kemkeng, F., Romain, J., Ambara, J. & Tchatat, M. (2020). Effect of Thinning on *Pericopsis elata* (Harms) Meeuwen (Fabaceae): Found in Forest Plantations in the East and South Regions of Cameroon. *Journal of Plant Studies*. 10, 1, 1-10.
- Blake, S., Blom, A., Carroll, R., Kock, M., Langrand, O., Ruggierro, R., Oonk, J., & Walters, J., (2005). *Les forêts du bassin du Congo : Evaluation préliminaire*. 39p.
- Boineau, M. (1968). Le diagnostic foliaire. Laboratoire de sol et nutriments des arbres forestiers. 10p.
- Bourland, N., Kouadio, Y., Fétéké, F., Lejeune, F. & Doucet, J. (2012a). Ecology and management of *Pericopsis elata* (Harms) Meeuwen (Fabaceae) populations : a review. *Biotechnol. Agron. Soc. Environ.* 16, 4, 486-498.
- Bourland, N., Lambert, K., Lejeune, P., Sonké, B., Julien, P., Dainou, K., Fétéké, F. & Jean, D., (2012b). Ecology of *P.elata* (Fabaceae): An endangered timber species in southeastern Cameroun. *Biotropica*. 44, 6, 840-847.
- Boyemba, F. (2011). *Ecologie de Pericopsis elata (Harms) Meeuwen (Fabaceae), arbre de forêt tropicale africaine à répartition agrégée*. Thèse. Université de Kisangani. Kisangani.
- Brouillette, L.C., Mason, C.M., Shirk, R.Y & Donovan, L.A. (2013). Adaptive differentiation of traits related to resource use in a desert annual along a resource gradient. *New Phytologist*. 201, 1316–1327.
- Buttoud G. & Nguinguiri, J.C. (éds). (2016). *La gestion inclusive des forêts d'Afrique centrale : passer de la participation au partage des pouvoirs*. FAO-CIFOR: Libreville: 250p.

- Camargo, M.A. & Marengo, R.A. (2011). Density, size and distribution of stomata in 35 rainforest tree species in Central Amazonia. *Acta amazonica*. 41, 2, 205 – 212.
- Ceccaldi, F. (2017). Analyses foliaires : diagnostic nutritionnel. Fiche technique : 3p.
- Ceulemans, R., Van Praet, L. & Jiang, X.N. (1995). Effects of CO₂ enrichment, leaf position and clone on stomatal index and epidermal cell density in poplar (*Populus*). *New Phytol.* 131, 99-107.
- Chaturvedi, R.K., Raghubanshi, A.S. & Singh, J.S. (2011). Leaf attributes and tree growth in a tropical dry forest. *Journal of Vegetation Science*. 22, 917–931.
- Coste, S. (2008). *Diversité et plasticité des traits foliaires en forêt tropicale humide*. Institut des Sciences et Industries du Vivant et de l'Environnement. Agro Paris Tech. Institut de sciences et industrie du vivant. Thèse. Paris.
- De Ridder, M., Toirambe, B., den Bulcke, J.V., Bourland, N., Acker, J.V. & Beeckman, H. (2014). Dendrochronological Potential in a Semi-Deciduous Rainforest: The Case of *Pericopsis elata* in Central Africa. *Forests*. 5, 3087-3106. <http://doi:10.3390/f5123087>
- De Wasseige, C., Marshall, M., Mahé, G., & Laraque, A. (2015). Interactions entre caractéristiques climatiques et les forêts. Dans De Waseige C., Taldoum, M & Doumenge, C. *Les forêts du Bassin du Congo : Forêts et changements climatiques*. Belgique: 128 p.
- Dicko, A., Natta, A.K., Biaou, H.S.S. & Akossou, A. (2019). Assessing Morphological Traits Variation and Fruit Production of *Lophira lanceolate* (Ochnaceae) in Benin. *American Journal of Plant Sciences*, 10, 1048-1060.
- Dickson, B., Mathew, P., Mickleburgh, S., Oldfield, S., Pouakouyou, D. & Suter, J. (2005). An assessment of the conservation status, management and regulation of the trade in *Pericopsis elata*. *Fauna and Flora International*. Cambridge: 63p.
- Djinet, A., Bell, J., Nana, R., Nguinambaye, M. & Tamini, Z. (2016). Évaluation des caractéristiques des stomates chez le palmier à huile (*Elaeis guineensis* Jacq.). *Journal of Applied Biosciences*. 104, 9904 – 9910.

- Djomo, A.N., Knohl, A. & Gravenhorst, G. (2011). Estimations of total ecosystem carbon pools distribution and carbon biomass current annual increment of a moist tropical forest. *Forest Ecology and Management*. 261, 1448–1459.
- Dos Santos, V.A. and Ferreira, M.J. (2020). Are photosynthetic leaf traits related to the first-year growth of tropical tree seedlings? A light-induced plasticity test in a secondary forest enrichment planting. *Forest Ecology and Management*. 460, 2-9.
- Doucet, J., Daïnou, K., Ligot, G., Ouédraogo, D., Bourland, N., Ward, S. E. & Fayolle, A. (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*. 3732, 1–13.
- Douhovnikoff, V., Taylor, S.H., Hazelton, E., Smith, M. & Brien, J. (2016). Maximal stomatal conductance to water and plasticity in stomatal traits differ between native and invasive introduced lineages of *Phragmites australis* in North America. *AOB Plant*. 1-11.
- Dumont, J. (2013). *Rôle de la régulation stomatique et de la capacité de détoxification foliaire dans l'estimation d'un seuil de risque à l'ozone pour la végétation*. Thèse. Université de Lorraine. France.
- England, J.R. & Attiwill, P.M. (2005). Changes in leaf morphology and anatomy with tree age and height in the broadleaved evergreen species, *Eucalyptus regnans* F. Muell. *Trees*. 20, 79–90.
- Fayolle, A., Ouédraogo, D.Y., Ligot, G., Daïnou, K., Bourland, N., Tekam, P. & Doucet, J.L. (2016). Differential Performance between Two Timber Species in Forest Logging Gaps and in Plantations in Central Africa. *Forests*. 6, 380-394.
- Floret, C., Galan, M. J., LeFloc'h, E., Orshan, G., & Romane, F. (1990). Growth forms and phenomorphology traits along an environmental gradient: tools for studying vegetation? *Journal of Vegetation Science*. 1, 71–80.
- Francks, P., Drake, P. & Beerling, D. (2009). Plasticity in maximum stomatal conductance constrained by negative correlation between stomatal size and density: an analysis using *Eucalyptus globulus*. *Plant, cell and Environment*. 32, 1737-1748.
- Funk, J.L, Larson, J.E, Ames, J.M., Butterfield, B.J & Wright, J. (2016). Revisiting the Holy Grail: using plant functional traits to understand ecological processes. *Biol. Rev.* 1–17.

- Fyllas, N.M., Patino, S., Baker, T.R., Bielefeld, G., Nardoto, L.A. and Lloyd, J. (2009). Basin-wide variations in foliar properties of Amazonian forest: phylogeny, soils and climate. *Biogeosciences*, 6, 2677–2708.
- Gay, A.P. & Hurd, R.G. (1974). The influence of light on stomatal density in the tomato. *New Phytol.* 75, 37-46.
- Gladstone, E.A. & Dokoozlian, N.K. (2003). Influence of leaf area density and trellis/training system on the light microclimate within grapevine canopies. *Vitis*. 42, 3, 123–131.
- Gross, L. (2007). In the shadow of the Congo basin forest. *Plos biology*. 5, 4 : 1371.
- Groutel, E. (2013). *Forum de Brazzaville sur l'avenir des forêts de bassin du Congo : Un modèle de création de la valeur partagée*. Brazzaville : 54p.
- Groves, M., Cruse, L. & Clarke, G. (2006). *UK Guidelines for the implementation of the EU Regulations for Afrosmosia (Pericopsis elata)*. 21p.
- Guo, Z., Lin, H., Chen, S., & Yang, Q. (2018). Altitudinal Patterns of Leaf Traits and Leaf Allometry in Bamboo *Pleioblastus amarus*. *Frontiers in Plant Science*. 9, 1–7.
- Hajek, P., Kurjack, D., Wuhslich, G., Dolzon, S. & Schuldt, B. (2016). Intraspecific variation in wood anatomical, hydraulic and foliar traits in ten European beech provenances differing in growth yield. *Frontiers in plant science*. 7, 1-14.
- Hansen, H., Burns, P., Ervin, J., Goetz, J. & Armenteras, D. (2018). A policy-driven framework for conserving the best of Earth's remaining moist tropical forests. *Nature Ecology & Evolution*. (): - .
- Harguindeguy, D., Garnier, E., Lavorel, B., Poorter, D., Jaureguiberry, A., Bret, M. & Cornelissen, F. (2013). New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*. 61, 167–234.
- Heineman, D., Turner, B. & Dalling, J. (2016). Variation in wood nutrients along a tropical soil fertility gradient. *New Phytologist*. 211, 440–454.
- Ifo, S.A., Moutsambote, J.M., Koubouana, F., Mondzali, L.R., Wenina, Y.E., & Loumeto, J.J. (2016). Tree Species Diversity, Richness, and Similarity in Intact and Degraded Forest in the

Tropical Rainforest of the Congo Basin: Case of the Forest of Likouala in the Republic of Congo. *International Journal of Forestry research*.5, 8-11.

Ilunga-Mulala, C. (2019). *Influence de l'écartement sur la croissance de plantules de Pericopsis elata (Harms) Meeuwen (Fabaceae) durant les vingt premiers mois de plantation*. Mémoire D.E.A. Université de Kisangani, Kisangani.

Jabot, F. (2009). *Marches aléatoires en forêt tropicale : Contribution à la théorie de la biodiversité*. Thèse. Université de Toulouse, France.

Kafuti, C., Bourland, N., De mil, T., Meuus, S., Rousseau, M., Toirambe, B., Bolaluembe, P., Ndjele, L. & Beeckman, H. (2019). Foliar and wood traits covary along a vertical gradient within the crown of long-lived light demanding species of the Congo basin semi-deciduous forest. *Forests*. 11, 35, 1-18.

Kahindo, J.M. (2011). *Potentiel en Produits Forestiers Autres que le Bois d'œuvre dans les formations forestières de la région de Kisangani : Cas des rotins Eremospatha haullevilleana De Wild. Et Laccosperma secundiflorum (P. Beauv.) Kuntze de la Réserve Forestière de Yoko (Province Orientale, RD Congo)*. These. Université de Kisangani, Kisangani.

Kattge, J., Diaz, S., Lavoirell, S. & Zane, A.E. (2011). TRY – A global database of plant traits. *Global Change Biology*. 17, 2905–2935.

Kattge, J., Diaz, S., Bonisch, G. & Lavoirell, S. (2020). TRY plant trait database – enhanced coverage and open access. *Glob Change Biol*. 26, 119–188.

Khalil, S.K., Wahab, A., Amanullah & Khan, A.Z. (2011). Variation in leaf traits, yield and yield components of faba bean in response to planting dates and densities. *Acad. J. biolog. Sci*. 2, 1, 35 – 43.

Kotowska, M.M., Hertel, D., Rajab, Y.A., Barus, H. & Schuldt, B. (2015). Patterns in hydraulic architecture from roots to branches in six tropical tree species from cacao agroforestry and their relation to wood density and stem growth. *Frontiers in Plant Science*. 3, 1-16.

Kubarsepp, L., Laanisto, L., Niinemets, L., Talts, E. & Tosens, T. (2019). Are stomata in ferns and allies sluggish? Stomatal responses to CO₂, humidity and light and their scaling with size and density. *New Phytologist*. 2, 1-13.

- Lefèvre, F., Loustaud, D., & Marcais, B. (2015). Vers une gestion adaptative des forêts. *Sciences*. 2, 18-21.
- Legay, M., Cordonnier, T. & Dhôte, J.F. (2008). Des forêts mélangées pour composer avec les changements climatiques. *Rev. For. Fr.* 2, 181-189.
- Lenoir, J. (2016). *Ecologie Fonctionnelle*. Edysan. CNRS. 88p
- Leroy, M., Derroire, G., VenDé, J. & Leménager, J. (2015). La gestion durable des forêts tropicales : De l'analyse critique du concept à l'évaluation environnementale des dispositifs de gestion. *Bois et forêts des tropiques*. 325, 3, 85-87.
- Lescuyer, G. & Locatell, B. (1999). Rôle et valeur des forêts tropicales dans le changement climatique. *Bois et forêts des tropiques*. 260, 2, 5-17.
- Lescuyer, G., Mvongo-Nkene, M.N., Monville, G., Elanga-Voundi, M.B. & Kakundika, T. (2015). Promoting Multiple-use Forest Management: Which trade-offs in the timber concessions of Central Africa? *Forest Ecology and Management*. 349, 20–27.
- Lescuyer, G. & Cerrutti, P. (2013). Politiques de gestion durable des forêts en Afrique centrale : Prendre en compte le secteur informel. *Politiques forestières*. 21, 1-4.
- Li, Y., Xue, J., Clinton, P. & Dungey, H. (2014). Genetic parameters and clone by environment interactions for growth and foliar nutrient concentrations in radiata pine on 14 widely diverse New Zealand sites. *Tree Genetics and Genomes*. 1, 1-10.
- Liu, Z., Hikosaka, K., Li, F. & Jin, G. (2020). Variations in leaf economics spectrum traits for an evergreen coniferous species: Tree size dominates over environment factors. *Functional Ecology*. 34, 458–467.
- Lumeto, J. (2010). PROJET OIBT / CITES/UE : *Inventaire de Pericopsis elata (Afrormosia) dans une forêt de production au Congo en vue de sa gestion durable. Rapport sur l'état de lieux*. 82p.
- Marenco, R. A., Antezana-Vera, S. A., & Nascimento, H. C. S. (2009). Relationship between specific leaf area, leaf thickness, leaf water content and SPAD-502 readings in six Amazonian tree species. *Photosynthetica*. 2, 184–190.
- Michelot, A., Gachet, S., Legay, M. & Landmann, G. (2013). *L'autoécologie des essences*

forestieres et son integration dans les outils d'aide à la decision : synthese et evolution.
Institut CDC pour la recherche. ECOFOR. France : 44p.

- Maoa, L., Zhang, L., Zhaoc, X., Liuc, S., Wopke, W., Zhangc, S. & Li, Z. (2014). Crop growth, light utilization and yield of relay intercropped cotton as affected by plant density and a plant growth regulator. *Field Crops Research*. 155, 67–76.
- Marquant, B., Mosnier, A., Bodin, b., Dessard, H., Feintrenie, L., Molto, Q., Gond, V. & Bayol, N. (2015). Importance des forets d’Afrique Centrale. Dans De Waseige C., Taldoum, M & Doumenge, C. *Les forêts du bassin du Congo : Forêts et changement climatique*. Belgique : 128 p.
- Marty, C. (2009). *Nutrition et réponses des plantes subalpines pyrénéennes à la contrainte azotée*. Thèse. Université de Toulouse, France.
- McKiernan, A., Potts, B., Hovenden, M., Brodribb, T., Davies, N., Rodemann, T., McAdam, S. & Wapstral, J. (2017). A water availability gradient reveals the deficit level required to affect traits in potted juvenile of *Eucalyptus globulus*. *Annals of Botany*. 119, 1043–1052.
- Meekins, J.S. & McCarthy, B.C. (2000). Responses of the biennial forest herb *Alliaria petiolata* to variation in population density, nutrient addition and light availability. *Journal of Ecology*. 8, 8, 447-463.
- Mediavilla, S. & Escudero, A. (2003). Mature trees versus seedlings: Differences in leaf traits and gas exchange patterns in three co-occurring Mediterranean oaks. *Ann. For. Sci.* 60, 455–460.
- Mediavilla, S. & Martin, I. (2020). Vein and stomatal traits in leaves of three co-occurring *Quercus* species differing in leaf life span. *European Journal of Forest Research*. (): - .
- Mosango, M. (1983). Une estimation du niveau d'accumulation des diaspores dans les sols des groupements herbacés à *Portulaca quadrifida* L. et à *Talinum triangulare* (jacq.) willd. à Kisangani (zaïre). *Bull. Soc. Roy. Bot. Belgique*. 116, 55-61.
- Muyisa, W. (2019). *Fonctionnement hydraulique et croissance de Pericopsis elata (Harms) Meeuwen (Fabaceae) dans une forêt dense humide de la Réserve de Biosphère de Yangambi dans le Bassin du Congo*. Mémoire D.E.A. Université de Kisangani, Kisangani.

- Naim, A.M., El day, E.M. & Ahmed, A.A. (2010). Effect of Plant Density on the Performance of Some Sesame (*Sesamum indicum* L) Cultivars under Rain fed. *Research Journal of Agriculture and Biological Sciences*. 6, 4, 498-504.
- Narayanasamy, S., 1, Thankappan, S. & Uthandi, S. (2020). Physiological Adaptation and Plant Growth Promoting Functional Traits of *Bacillus altitudinis* FD48 under in vitro Osmotic Stress. *International Journal of Plant & Soil Science*. 32, 1, 92-98.
- Nelder, J. A. (1962). New Kinds of Systematic Designs for Spacing Experiments. *Biometrics*. 3, 283–307.
- N'guessa, K.A., Albert, Y.K., Célestin, B.K & Alphonse, A.K. (2010). Effet de la densité de plantation sur le rendement et les composantes du rendement de *Lippia multiflora*, cultivée au sud de la Côte d'Ivoire. *Journal of Applied Biosciences*. 33, 2047 – 2056.
- Niinemets, U., Kull, O. & Tenhunen, J.D. (2004). Within-canopy variation in the rate of development of photosynthetic capacity is proportional to integrated quantum flux density in temperate deciduous trees. *Plant, Cell and Environment*. 27, 293–313.
- Nkem, J., Kalame, F.B., Idinoba, M., Somorin, O.A., Ndoeye, O. & Awono, O. (2010). Shaping forest safety nets with markets: Adaptation to climate change under changing roles of tropical forests in Congo Basin. *Environmental science & policy*. 13, 498–508.
- Nock, C.A., Vogt, R.J. & Beisner, B.E. (2016). Functional Traits. Advanced article. 3, 1-7.
- N'zala, D., Loumeto, J., Kami, E., Yoka, J., Mombeki, S., Imbounou, A., Samba, J.L., Ossebi- mbila, S. & Banzouzi, J.C. (2011). *PROJET OIBT / CITES/UE « Inventaire de Pericopsis elata (Afrormosia) dans une forêt de production au Congo en vue de sa gestion durable : « Avis de commerce non préjudiciable de Pericopsis elata ».*
- Obiang, N., Ngomanda, A., Mboma, R., Nzabi, T., Ngoye, A., Atsima, L. & Picard, N. (2011). Biodiversité et perturbations anthropiques : le cas de la forêt du Haut Abanga au Gabon. 7p.
- Paine, T., Amissah, L., Auge, H., Baraloto, C., Baruffol, M., Bourland, N., Bruelheide, H., Kasso, D., Gouvenain, R., Doucet, J., Doust, S., Fine, P., Fortunel, P., Haase, J., Holl, K., Li, X., Kitajima, K., Koricheva, J., Mart, K., Messier, C., Paquette, A., Philipson, C., Piotta, D., Poorter, L., Posada, J., Potvin, K., Rainio, K., Russo, S., Mariacarmen, R., Michael, S., Webb, C., Wright, J., Zahawi, R. & Hector, A. (2015). Globally functional traits are weak

predictors of juvenile tree growth, and we do not know why. *Journal of Ecology*. 103, 978–989.

Patino, S. (2005). Fieldwork manual for the study of leaves and wood edited to establish drought effects. Pan Amazonia Project. Fiche technique : 12p.

Poorter, L. (2001). Light-dependent changes in biomass allocation and their importance for growth of rain forest tree species. *Functional Ecology*. 15, 113-123.

Poorter, L., Wright, S., Paz, H., Ackerly, D., Condit, R., Ibarra, G., Harms, K., Licona, J., Martinez, M., Mazer, S. & Muller, H. (2008). Are functional traits good predictors of demographic rates? Evidence from five neotropical forests. *Ecology*. 89, 1908–1920.

Quintin, D., Moorhead, L., Swenson, N., Bailey, J. & Sanders, N. (2013). Convergent effect of elevation on functional traits within and among species. *Plant morphology*. , , .

R Core Team (2018). A language and environment for statistical computing. In *R Foundation for Statistical Computing*. Vienne Australia.

Reich, P. B., Walters, M. B., & Ellsworth, D. S. (1992). Leaf life-span in relation to leaf, plant, and stand characteristics among diverse ecosystems. *Ecological Monographs*. 62, 3, 365–392.

Reza-Naji, H., Nia, M., Kiaei, M., Abdul-Hamid, H., Soltani, M. & Faghihi, A. (2015). Effect of intensive planting density on tree growth, wood density and fiber properties of maple (*Acer velutinum* Boiss.). *Forest - Biogeosciences and Forestry*. e1-e5.

Richardson, S., Allen, R., Buxton, R., Easdale, T., Hurst, J., Morse, C., Smissen, R. & Peltzer, R. (2013). Intraspecific Relationships among Wood Density, Leaf Structural Traits and Environment in Four Co-Occurring Species of *Nothofagus* in New Zealand. *PLoS ONE*. 8, 3, e58878.

Rebetzkea, J., Botwrightb, T., Moorea, C., Richardsa, R. & Condone, G. (2003). Genotypic variation in specific leaf area for genetic improvement of early vigour in wheat. *Field Crops Research*. 88, 179–189.

Rodriguez, M.E., Rymer, P.D., Power, S.A., Challis, A. & Tjoelker, M.G. (2020). Functional adaptations and trait plasticity of urban trees along a climatic gradient. *Urban Forestry and amp -Urban Greening*. 1-21.

- Rubiau, M. (2009). Forêt et Carbone. Dans Rambaud, M., Bouscaren, M. & Sommer, M. *Le bois énergie : enjeux écologiques et de santé environnementale* (29-35). Rue Pierre Brossolette.
- Salas, D., Romero, C., Rodriguez, A. & Oyama, K. (2008). Foliar morphological variation in the white oak *Quercus rugosa* Ne'e (Fagaceae) along a latitudinal gradient in Mexico: Potential implications for management and conservation *Forest Ecology and Management*. 256, 2121–2126.
- Scheepens, J.F. Frei, E.S. & Stöcklin, J. (2010). Genotypic and environmental variation in specific leaf area in a widespread Alpine plant after transplantation to divergent altitudes. *Oecologia*. 164, 141–150.
- Schrodt, F., Domingues, T., Feldpausch, T., Saiz, G., Simon, L. & Lloyd, J. (2015). Foliar trait contrasts between African forest and savanna trees: genetic versus environmental effects. *Functional Plant Biology*. 42, 63–83.
- Senevirathna, A.M.W.K., Stirling, C.M. & Rodrigo, V.H.L. (2004). Growth, photosynthetic performance and shade adaptation of rubber (*Hevea brasiliensis*) grown in natural shade. *Tree Physiology*. 23, 705–712.
- Sepulchre, F., Dainou, K. & Doucet, J.L. (2008). *Étude de la vulnérabilité de 18 essences ligneuses commerciales d'Afrique centrale reprises sur la liste rouge IUCN*. NATURE, Faculté universitaire des Sciences agronomiques de Gembloux : 49p.
- Seynave, I., Bailly, A., Balandier, P., Bontemps, J.D. & Meredieu, C. (2018). GIS Coop: networks of silvicultural trials for supporting forest management under changing environment. *Annals of Forest Science*. 75, 48-55.
- Silla, F., Gonzalez-Gil, A., Gonzalez-Molina, M., Mediaville, S. & Escudero, A. (2010). Estimation of chlorophyll in *Quercus* leaves using a portable chlorophyll meter: effects of species and leaf age. *Ann. For. Sc.* 67, 108-115.
- Simonneau, T., Ollat, N., Pellegrino, A. & Lebon, E. (2014). Contrôle de l'état hydrique dans la plante et réponses physiologiques de la vigne à la contrainte hydrique. *Innovations agronomiques*. 38, 13-32.
- Sokpon, N., Honoré, S., Christine, B. & Hunhyet, O.O. (2006). Bases techniques pour une gestion durable des forêts claires du Nord-Bénin : rotation, diamètre minimal d'exploitabilité et

- régénération. *Bois et forêts des tropiques*. 287, 1, 45-57.
- Sun, M., Feng, C.H., 1, Liu, Y.L. & Tian, K. (2020). Evolutionary correlation of water-related traits between different structures of *Dendrobium* plants. *Botanical Study*. 2, 1-14.
- Szafranski, F & Apem, A. (1983). Contribution à la connaissance des groupements végétaux aquatiques et semi-aquatiques dans les environs de Kisangani (Haut-Zaïre). *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.* 116, 93-101.
- Thomas, S.C., & Winner, W.E. (2002). Photosynthetic differences between saplings and adult trees: an integration of field results by meta-analysis. *Tree Physiology*. 22, 117–127.
- Towanou, H., Charlemagne, G., Christine, O. & Nestor, S. (2015). Morphological variability of *Prosopis africana* (Guill., Perrott. Et Rich.) Taub in Benin, West Africa. *American Journal of Plant Sciences*. 6, 1069-1079.
- Tribouillis, H. (2014). *Caractérisation fonctionnelle d'espèces utilisées en cultures intermédiaires et analyse de leurs performances en mélanges bispécifiques pour produire des services écosystémiques de gestion de l'azote*. Thèse. Université de Toulouse, Toulouse.
- Valentinuz, O.R & Tollenaar, M. (2006). Effect of Genotype, Nitrogen, Plant Density, and Row Spacing on the Area-per-Leaf Profile in Maize. *Agronomy journal*. 98, 94-99.
- Van de Wega, M. J., Meira, P., Grace, J. & Atkinb, O. K. (2009). Altitudinal variation in leaf mass per unit area, leaf tissue density and foliar nitrogen and phosphorus content along an Amazon-Andes gradient in Peru. *Plant Ecology and Diversity*. 2, 3, 243–254.
- Verma, K.K., Song, X.P., Zeng, Y., Li, D.M., Guo, D.J. & Li, Y.R. (2020). Characteristics of Leaf Stomata and Their Relationship with Photosynthesis in *Saccharum officinarum* Under Drought and Silicon Application. *ACS omega*. 1, 1-9.
- Violle, C., Navas, M.L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, E. & Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*. 116, 882-892.
- Virk, G., Pilon, C., Snider, S.L. & Scott, R. (2020). Early season vigor in peanuts is dependent on leaf area responses to temperature. *Agronomy Journal*. 112, 899–910.
- Wang, S., Li1, Y., Ju, Y., Chen, B., Chen, J., Croft, H., Mickler, H.A. & Yang, F. (2020). Estimation of Leaf Photosynthetic Capacity from Leaf Chlorophyll Content and Leaf Age in

a Subtropical Evergreen Coniferous Plantation. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*. (125) [https://doi.org/ 10.1029/2019JG005020](https://doi.org/10.1029/2019JG005020).

Wang, X., Chen, Y., Liu, F., Zhao, R., Quan, X. & Wang, C. (2020). Nutrient resorption estimation compromised by leaf mass loss and area shrinkage: Variations and solutions. *Forest Ecology and Management*. 472, 118232

Wieser, G., Hecke, K., Tausz, M., Häberle, K.H., Thorsten, E.E. & Matyssek, R. (2003). The influence of microclimate and tree age on the defense capacity of European beech (*Fagus sylvatica* L.) against oxidative stress. *Ann. For. Sci.* 60, 131–135.

Xiong, D., Chen, J., Yu, T., Gao, W., Ling, X., Li, Y. & Huang, J. (2015). SPAD-based leaf nitrogen estimation is impacted by environmental factors and crop leaf characteristics. *Scientific Reports*. 5, 1–12.

Xiong,D. & Flexas, J. (2019). From one side to two sides: the effects of stomatal distribution on photosynthesis. *New Phytologist*. 2, 1-11.

Yao, H., Zhang, Y., Yi, X., Zhang, X. & Zhang, W. (2016). Cotton responds to different plant population densities by adjusting specific leaf area to optimize canopy photosynthetic use efficiency of light and nitrogen. *Field crops research*. 88, 10-16.

Zhou, H., Zhou, G., Hee, Q., Zhou, L., Ji, Y. & Zhou, M. (2020). Environmental explanation of maize specific leaf area under varying water stress regimes. *Environmental and Experimental Botany*. 171, 10393

Zinga, R., Longue, E., Komba, C. & Semballa, S. (2016). Evaluation de la teneur en protéines et en Chlorophylle dans des feuilles de cinq variétés locale infectées en République Centrafricaine. *Tropicultura*. 34, 1, 3-9.