

Une forte saisonnalité du climat et de la phénologie reproductive dans la forêt du Mayombe : l'apport des données historiques de la Réserve de Luki en République démocratique du Congo

Bhely ANGOBOY IONDEA^{1, 2, 3}
Hans BEECKMAN²
Dakis-Yaoba OUEDRAOGO⁴
Nils BOURLAND^{2, 5, 6}
Tom DE MIL²
Jan VAN DEN BULCKE³
Joris VAN ACKER³
Camille COURALET^{2, 3}
Corneille EWANGO⁷
Wannes HUBAU²
Benjamin TOIRAMBE⁸
Jean-Louis DOUCET⁴
Adeline FAYOLLE⁴

¹ Institut national pour l'étude
et la recherche agronomiques
Kinshasa
République démocratique du Congo

² Musée royal de l'Afrique centrale
Service de biologie du bois
Tervuren
Belgique

³ Ghent University
UGCT-UGent-Woodlab
Laboratory of Wood Technology
Department of Environment
B-9000 Gand
Belgique

⁴ Gembloux Agro-Bio Tech
Université de Liège
Passage des Déportés 2
5030 Gembloux
Belgique

⁵ Centre de recherche forestière internationale
(CIFOR)
Jalan CIFOR
Situ Gede, Sindang Barang
Bogor (Barat) 16115
Indonésie

⁶ Resources & Synergies Development Pte Ltd
Singapour

⁷ Université de Kisangani
Faculté de gestion des ressources naturelles
Kisangani
République démocratique du Congo

⁸ Ministère de l'Environnement
et Développement durable
Kinshasa
République démocratique du Congo

Auteur correspondant /
Corresponding author:
Bhely Angoboy Iondea –
bhely.angoboy@gmail.com



Photo 1.
Arbre marqué pour le suivi de la phénologie et de la croissance dans le parc de la Nkula.
Photo B. Angoboy Iondea.

Doi : 10.19182/bft2019.341.a31753 – Droit d'auteur © 2019, Bois et Forêts des Tropiques – © Cirad – Date de soumission : 10 septembre 2018 ;
date d'acceptation : 21 janvier 2019 ; date de publication : 1^{er} juillet 2019.



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

Citer l'article / To cite the article

Angoboy Iondea B., Beeckman H., Ouedraogo D.-Y., Bourland N., De Mil T., Van Den Bulcke J., Van Acker J., Couralet C., Ewango C., Hubau W., Toirambe B., Doucet J.-L., Fayolle A., 2019. Une forte saisonnalité du climat et de la phénologie reproductive dans la forêt du Mayombe : l'apport des données historiques de la Réserve de Luki en République démocratique du Congo. Bois et Forêts des Tropiques, 341 : 39-53. Doi : <https://doi.org/10.19182/bft2019.341.a31753>

RÉSUMÉ

Une forte saisonnalité du climat et de la phénologie reproductive dans la forêt du Mayombe : l'apport des données historiques de la Réserve de Luki en République démocratique du Congo

En Afrique, la phénologie reproductive des arbres tropicaux, majoritairement annuelle, semble présenter une certaine régularité. Cette étude documente les variations intra- et interannuelles de la phénologie reproductive des arbres de la forêt du Mayombe à partir des données historiques de la Réserve de Luki (République démocratique du Congo). Le diamètre de reproduction des espèces exploitées pour le bois, encore largement méconnu, a été également examiné pour les espèces suffisamment représentées dans les données. Le suivi phénologique de 3 642 arbres appartenant à 158 espèces et 39 familles a été réalisé tous les 10 jours de 1948 à 1957. Les statistiques circulaires ont été utilisées pour tester le synchronisme de la phénologie entre arbres, à l'échelle de la communauté, pour la forêt dans son ensemble, et individuellement pour 87 espèces, dont 35 espèces bien représentées ($n \geq 20$ arbres), 16 espèces commerciales et 36 autres espèces. Des régressions logistiques ont permis de déterminer le diamètre de fructification (minimum et régulier) de ces espèces. Pour la majorité des espèces, la floraison était régulière, annuelle et largement saisonnière (81,6 %, 71 espèces). Les pics étaient plus marqués pour la floraison que pour la fructification, plus étalée dans le temps, bien que significativement agrégée temporellement. La majorité des arbres et des espèces fleurissaient entre décembre et février, pendant la petite saison sèche, bien que des fleurs et des fruits étaient observables toute l'année à l'échelle de la communauté. Seules 13 espèces ont montré une relation significative entre le diamètre et la reproduction, parmi lesquelles sept espèces de canopée, cinq de sous-bois et une héliophile. Pour ces espèces, la moyenne du diamètre minimum de reproduction était de 17,3 cm.

Mots-clés : diamètre de reproduction, floraison, fructification, forêts tropicales humides, forêt du Mayombe, saisonnalité, synchronisme, République démocratique du Congo.

ABSTRACT

Highly seasonal climate and reproductive phenology in the Mayombe forest: contribution of historical data from the Luki Reserve in the Democratic Republic of Congo

In Africa, the reproductive phenology of tropical trees is mostly annual and regular. This study documents the intra- and inter-annual reproductive phenology of trees in the Mayombe forest, from historical data on the Luki Reserve in the Democratic Republic of the Congo. Reproductive diameter, which is a key parameter for forest management but is largely unknown for many timber species, was also documented for the most abundant species in the dataset. Phenological monitoring of 3,642 trees belonging to 158 species and 39 families was conducted in the Luki Reserve every 10 days from 1948 to 1957. Circular statistics were used to test the synchronicity of phenological events among trees, both at the community level, i.e. for the forest as a whole, and individually for 87 species, which included 35 well-represented species ($n \geq 20$ trees), 16 commercial species and 36 other species. Logistic regressions were used to determine the diameter (minimum and regular) of these species on fruiting. Reproductive phenology for the majority of the trees and the species is largely seasonal, annual and regular (81.6%, 71 species). The peaks for flowering are more abrupt than the fruiting peaks and more spread out over time, although the timing of flowering and fruiting is significantly aggregated. Most of the trees and species bloom from December to February, during the short dry season, but flowers and fruits can be observed throughout the year within the community. Only 13 species showed a significant relationship between diameter and reproduction, including seven canopy species, five understory species and one light-demanding species. For these 13 species, the average minimum reproduction diameter was 17.3 cm.

Keywords: tree size on reproduction, flowering, fruiting, semi-deciduous tropical moist forests, Mayombe forest, seasonality, phenological synchronicity, Democratic Republic of the Congo.

RESUMEN

Fuerte estacionalidad del clima y de la fenología reproductiva en el bosque de Mayombe: aporte de datos históricos de la Reserva de Luki en la República Democrática del Congo

En África, la fenología reproductiva de los árboles tropicales, mayoritariamente anual, parece presentar una cierta regularidad. Este estudio documenta las variaciones intra- e interanuales de la fenología reproductiva de los árboles del bosque de Mayombe a partir de los datos históricos de la Reserva de Luki (República Democrática del Congo). El diámetro de reproducción de las especies explotadas para obtener madera, todavía ampliamente desconocido, ha sido también examinado para las especies suficientemente representadas en los datos. El seguimiento fenológico de 3 642 árboles pertenecientes a 158 especies y a 39 familias fue realizado cada 10 días desde 1948 hasta 1957. Las estadísticas circulares se utilizaron para probar el sincronismo de la fenología entre árboles, a escala de la comunidad, para el bosque en su conjunto, e individualmente para 87 especies: 35 especies bien representadas ($n \geq 20$ árboles), 16 especies comerciales y 36 otras especies. Mediante regresiones logísticas se pudo determinar el diámetro de fructificación (mínimo y regular) de estas especies. Para la mayoría de las especies, la floración era regular, anual y ampliamente estacional (81,6 %, 71 especies). Los picos estaban más marcados para la floración que para la fructificación, más extendida en el tiempo, aunque con asociaciones temporales significativas. La mayor parte de los árboles y de las especies florecían entre diciembre y febrero, durante la corta estación seca, aunque se podían observar flores y frutos durante todo el año a escala de la comunidad. Solo 13 especies mostraron una relación significativa entre el diámetro y la reproducción, entre las cuales siete especies de dosel forestal, cinco de sotobosque y una heliófila. Para estas especies, la media del diámetro mínimo de reproducción resultó ser de 17,3 cm.

Palabras clave: diámetro de reproducción, floración, fructificación, bosques tropicales húmedos, bosque de Mayombe, estacionalidad, sincronismo, República Democrática del Congo.

B. ANGOBOY ILONDEA, H. BEECKMAN, D.-Y. OUÉDRAOGO, N. BOURLAND, T. DE MIL, J. VAN DEN BULCKE, J. VAN ACKER, C. COURALET, C. EWANGO, W. HUBAU, B. TOIRAMBE, J.-L. DOUCET, A. FAYOLLE

Introduction

La phénologie est l'étude de la périodicité des phénomènes biologiques récurrents. Dans le contexte actuel des changements globaux, et plus spécifiquement du changement du climat, des décalages phénologiques, ainsi que des modifications de la distribution des espèces ont déjà pu être observés (Walther *et al.*, 2002 ; Chapman *et al.*, 2005). Pour les arbres tropicaux, les processus les plus couramment étudiés sont la défeuillaison, la floraison, la fructification et la dissémination (stade où les fruits sont matures) (Lieth, 1974 ; Schwartz, 2003). La saisonnalité de l'activité cambiale et de la croissance bien qu'importante est néanmoins peu documentée (Beeckman, 2016). En effet, l'activité cambiale (et aussi la floraison) des arbres peut être inhibée par un stress hydrique qui se manifeste par la chute des feuilles (Borchert, 1999).

Dans les forêts tropicales, il est possible d'observer des arbres en fleurs et fruits toute l'année, bien qu'en proportions différentes (Sabatier et Puig, 1982). Différentes phénophases peuvent parfois être observées simultanément sur les arbres de la même espèce, et aussi sur les mêmes arbres (Whitmore, 1998). Un large éventail de stratégies phénologiques a par ailleurs été observé entre espèces coexistantes (Sakai, 2001 ; Bawa *et al.*, 2003 ; Singh et Kushwaha, 2006). Newstrom *et al.* (1994) proposent une classification de la phénologie reprenant quatre groupes : phénologie continue (reproduction permanente avec parfois de brèves interruptions) ; phénologie sub-annuelle (plusieurs cycles de reproduction par an) ; phénologie annuelle (un cycle unique de reproduction par an) ; phénologie supra-annuelle (les cycles de reproduction dépassent une année). Les événements supra-annuels de fructification massive (*mast event*) ont été étudiés en Indonésie (Curran et Leighton, 2000), en Malaisie (Nagamitsu et Inoue, 2002), en Guyane française (Norden *et al.*, 2007) et au Cameroun (Green et Newbery, 2002).

En Afrique, les arbres tropicaux semblent présenter une certaine régularité dans la floraison et la fructification. Une analyse multisites incluant des données d'Afrique de l'Ouest, d'Afrique centrale et d'Afrique de l'Est a notamment permis de mettre en évidence une dominance de la floraison et de la fructification annuelle pour l'ensemble des 12 sites étudiés (Adamescu *et al.*, 2018). La dominance de la floraison et de la fructification annuelle au niveau de la communauté a également été identifiée par Chapman *et al.* (1999) en Ouganda, mais avec des variations en fonction des sites. La floraison et la fructification sont aussi fortement régulières et annuelles à Luki pour les espèces classées en groupes fonctionnels : espèces de canopée, espèces héliophiles et espèces de sous-bois (Couralet *et al.*, 2013). Une floraison annuelle a de même été mise en évidence pour la plupart des espèces suivies dans le Parc national de la Lopé, au Gabon (Bush *et al.*, 2017), et pour des espèces étudiées individuellement, au Cameroun, *Milicia excelsa* (Daïnou *et al.*, 2012), *Baillonella toxisperma*, *Entandrophragma cylindricum* et *Erythrophleum suaveolens* (Fétéké *et al.*, 2016), et en RDC, *Millettia laurentii* (Menga *et al.*, 2012). Malgré cette tendance, il existe néanmoins au sein des sites, entre et au sein des espèces, une diversité de comportements phénologiques dans plusieurs sites à travers l'Afrique tropicale (Bush *et al.*, 2017 au Gabon ; Sun *et al.*, 1996 au Rwanda ; Adamescu *et al.*, 2018).

Outre la saisonnalité, la taille à la reproduction varie également entre les espèces d'arbres tropicaux, et au sein d'un site tous les arbres de la même espèce n'ont pas la même probabilité de fructifier (Plumptre, 1995 ; Wright *et al.*, 2005). La taille à la reproduction n'est pas connue pour beaucoup d'espèces d'arbres (Thomas, 2011). Le diamètre de fructification régulière est pourtant une information essentielle pour la gestion et l'aménagement forestier (Durrieu de Madron et Daumerie, 2004 ; Plumptre, 1995). Dans la Réserve forestière de Budongo en Ouganda, Plumptre (1995) a montré que la probabilité de fructification augmentait en fonction du diamètre. Pour huit espèces exploitables en République centrafricaine, le diamètre de fructification régulière se situe entre 40 cm pour *Mansonia altissima* et 90 cm pour *Triplochiton scleroxylon* (Durrieu de Madron et Daumerie, 2004). En République démocratique du Congo (RDC), le diamètre de fructification régulière pour *Millettia laurentii* se situe entre 40 et 50 cm, en fonction des sites (Menga *et al.*, 2012). Pour laisser des arbres reproducteurs, des semenciers ou des porte-graines en nombre suffisant après le passage de l'exploitation, il faut s'assurer que le diamètre de reproduction régulière ou de reproduction efficace est inférieur au diamètre minimum à partir duquel les arbres sont exploités. Cela semble être le cas pour la plupart des espèces en Afrique centrale (Ouedraogo *et al.*, 2018) même si les informations manquent encore pour les espèces typiquement exploitées en RDC comme *Prioria balsamifera* (Tola, Agba). Or, ceci permet d'orienter de manière objective un plan d'aménagement adapté à l'espèce, pour que son exploitation présente et future soit durable, laissant un certain nombre de semenciers après le passage de l'exploitation.

Dans cette étude, nous proposons de documenter la phénologie reproductive de la forêt du Mayombe à partir des données phénologiques et climatiques historiques de la Réserve de Luki. Des changements à long terme dans la phénologie ont déjà pu être mis en évidence en Afrique tropicale, notamment grâce aux 28 ans de suivi phénologique dans le Parc national de Kibale en Ouganda (Chapman *et al.*, 2000). L'utilisation de données historiques permet d'établir un état et fonctionnement de référence, qui pourra servir de base pour le monitoring de la réponse au changement climatique. Les données phénologiques disponibles de 1948 à 1957 pour 3 642 arbres, appartenant à 158 espèces, et les données climatiques locales disponibles sur la même période n'ont pour l'instant été utilisées que partiellement, en regroupant les espèces par groupes fonctionnels (Couralet *et al.*, 2013). Nous proposons ici d'examiner la phénologie reproductive pour l'ensemble de la communauté et pour les espèces séparément. Plus spécifiquement, il s'agit : de déterminer le type de phénologie (continue, annuelle, sub-annuelle et supra-annuelle) de la communauté et des espèces selon l'approche graphique proposée par Newstrom *et al.* (1994) ; de tester le synchronisme de la floraison et de la fructification de la communauté et des espèces à l'aide des statistiques circulaires ; d'examiner les variations intra- et inter-annuelles de la phénologie reproductive en lien avec les précipitations ; de déterminer le diamètre de reproduction des espèces à partir de régressions logistiques.



Photos 2.

a. Arbre marqué pour le suivi de la phénologie et de la croissance dans le parc de la Nkula ;
b. Carnet phénologique montrant l'historique conservé à l'herbier de Luki.
Photo B. Angoboy Ilondea.

Par ailleurs, la Réserve de Luki dispose d'une station climatique opérationnelle depuis 1948. Les précipitations, la température et l'humidité relative sont enregistrées tous les jours à 6 h, 9 h, 12 h, 15 h et 18 h, et les données journalières (somme des précipitations et moyenne des températures) étaient disponibles pour cette étude.

Analyse des données

La phénologie reproductive, s'agissant de la floraison et de la fructification, a été analysée pour l'ensemble de la communauté (tous les arbres suivis) et séparément pour les populations de 87 espèces comprenant 35 espèces bien représentées ($n \geq 20$ arbres), 16 espèces commerciales, exploitées en RDC et 36 autres espèces, non commerciales, et moins représentées dans le dispositif ($n < 20$).

Une exploration graphique des données phénologiques (séries temporelles) a tout d'abord permis de caractériser la phénologie de la communauté et des populations, pour les 87 espèces séparément, selon la classification proposée par Newstrom *et al.* (1994), qui distingue une phénologie annuelle, sub-annuelle, supra-annuelle ou continue.

Étant donné la dominance des cycles annuels, les statistiques circulaires ont ensuite été utilisées pour détecter et tester le synchronisme et le timing de la floraison et de la fructification, au niveau de la communauté et des populations, pour les 87 espèces séparément. Les dates de floraison et de fructification, en jour julien (de 1 à 365), ont tout d'abord été transformées en angle (de 0 à 360). Les statistiques circulaires ont ensuite été utilisées pour quantifier le synchronisme des événements phénologiques, avec ρ la longueur du vecteur, indiquant le degré d'agrégation temporelle. L'angle correspondant a été retransformé en date et la significativité a été établie à partir du test de Rayleigh (Davies et Ashton, 1999 ; Morellato *et al.*, 2000). Le test de Rayleigh détermine la significativité de l'angle moyen. L'hypothèse nulle est une distribution unimodale, et en conséquence pas de saisonnalité. L'hypothèse alternative

est donc que les données ne sont pas distribuées uniformément au cours de l'année, et en conséquence qu'il existe une certaine saisonnalité.

Afin de déterminer le diamètre à la reproduction des espèces, des régressions logistiques entre le statut reproducteur (0 ou 1 pour les arbres qui ont fructifié et disséminé au moins une fois pendant les dix années de suivi) et le logarithme du diamètre initial ont été ajustées (Thomas, 1996 ; Wright *et al.*, 2005 ; Ouédraogo *et al.*, 2018). Le diamètre de reproduction régulière théorique d'une espèce (*Drepro.thr*) est le diamètre à partir duquel un arbre a au moins 50 % de chances de se reproduire et correspond au point d'inflexion de la régression logistique (Thomas, 1996 ; Wright *et al.*, 2005 ; Ouédraogo *et al.*, 2018). Le diamètre minimum de reproduction (*Drepro.min*) a également été déterminé.

L'ensemble des analyses a été réalisé dans l'environnement R (R Core Team, 2018).

Résultats

Variations intra- et inter-annuelles des précipitations

La saisonnalité des précipitations dans la Réserve de Luki est bimodale, avec deux saisons des pluies entrecoupées par une grande saison sèche très marquée, et une petite saison sèche de moindre amplitude et intensité.

Au cours des dix années d'observations phénologiques, une forte variation inter-annuelle des précipitations a pu être observée avec une moyenne de 1 201 mm par an et un écart-type de 323 mm (figure 2a). Pour la période de 2000 à 2010 (données non présentées), les précipitations annuelles sont comparables, avec une moyenne de 1 174 mm et un écart-type de 185 mm. Il existe également une forte variation intra-annuelle (saisonnalité) des précipitations, avec deux pics dont le premier est observé en avril et le second en novembre. Les précipitations sont irrégulières et presque nulles pendant les mois de juin, juillet, août et septembre, période qui correspond à la grande saison sèche (figure 2a). Entre décembre et février, les précipitations sont moindres pour la plupart des années, sauf en 1955-1956 et 1956-1957, et peuvent générer

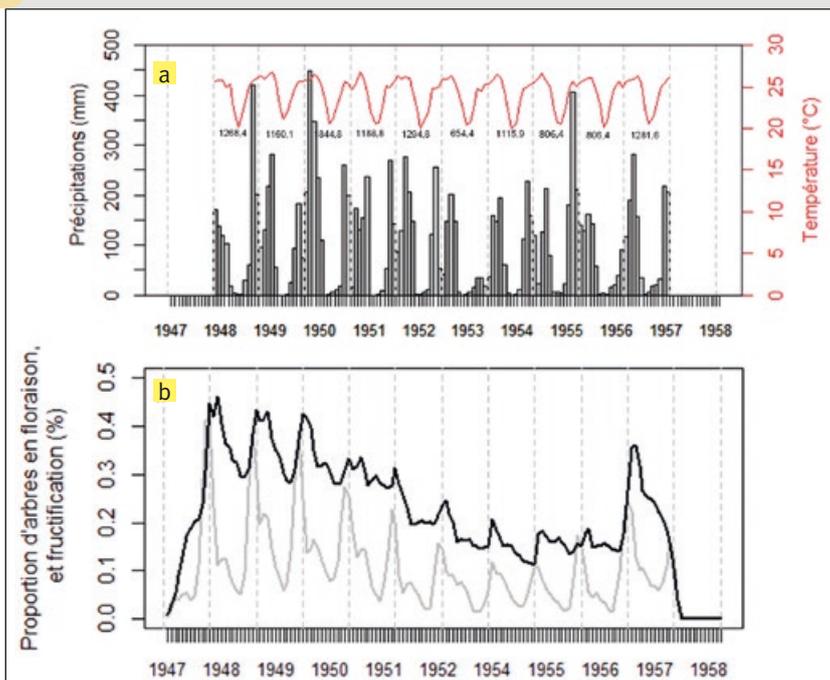


Figure 2.

Climat (a) et phénologie reproductive (b) issus des données historiques de la Réserve de Luki. La somme des précipitations mensuelles (barres grisées) avec des valeurs annuelles au-dessus et la moyenne des températures (courbe rouge) enregistrées par la station de Luki de 1948 à 1957 sont représentées. La proportion d'arbres observés en floraison (en gris) et en fructification (en noir) pour l'ensemble de la communauté (tous les arbres suivis quelle que soit l'espèce) et pour l'ensemble de la période d'observation, de 1947 à 1958, est donnée. Les lignes verticales grises discontinues indiquent les différentes années.

certaines années une petite saison sèche. Par ailleurs, on observe une proportion d'arbres en fruits plus importante que la proportion d'arbres en fleurs (figure 2b), vraisemblablement parce que, depuis le sol, les fruits sont plus facilement observables que les fleurs dans les houppiers.

Phénologie reproductive de la forêt du Mayombe

La phénologie reproductive, floraison et fructification, dans la forêt du Mayombe apparaît annuelle et largement saisonnière (annexe 1).

À l'échelle de la communauté, un pic de floraison est bien identifiable chaque année (figure 2b), mais son intensité semble diminuer de 1951 à 1956. Ce pic de floraison en fin (décembre) ou début (janvier-février) d'année calendaire semble correspondre à la petite saison sèche (figure 2a). Les statistiques circulaires ont permis de révéler une floraison significativement synchrone entre les arbres au sein de la communauté (tableau I). La date du pic de floraison varie néanmoins entre les années (du 13 novembre au 13 mars). Et, si le pic de floraison est marqué chaque année, il existe tout au long de l'année des arbres en fleurs et portant des fruits dans la forêt du Mayombe (figure 2b).

Bien que significatif pour toutes les années d'observation, le synchronisme à l'échelle de la communauté est moins patent pour la fructification que pour la floraison (tableau I, $\rho < 0,14$ pour la fructification et $\rho > 0,20$ pour la floraison) car la fructification est plus étalée dans le temps

Tableau I.

Synchronisme des arbres en fleurs et portant des fruits à l'échelle de la communauté pour les dix années de suivi phénologique dans la Réserve de Luki (1948-1957). Les résultats des statistiques circulaires (ρ et date) et la significativité (P d'après le test d'uniformité de la distribution de Rayleigh) sont donnés pour la floraison et pour la fructification, et ce pour chaque année de suivi phénologique.

Année	Floraison			Fructification		
	ρ	P	Date du pic	ρ	P	Date du pic
1948	0,35	< 0,001	07 décembre	0,07	< 0,001	16 février
1949	0,30	< 0,001	13 décembre	0,08	< 0,001	26 février
1950	0,21	< 0,001	10 décembre	0,05	< 0,001	17 mars
1951	0,27	< 0,001	04 janvier	0,02	< 0,001	22 avril
1952	0,29	< 0,001	26 décembre	0,05	< 0,001	14 janvier
1953	0,37	< 0,001	13 mars	0,05	< 0,001	11 février
1954	0,29	< 0,001	04 février	0,08	< 0,001	29 mars
1955	0,42	< 0,001	25 décembre	0,05	< 0,001	22 avril
1956	0,50	< 0,001	12 décembre	0,06	< 0,001	04 janvier
1957	0,20	< 0,001	30 décembre	0,14	< 0,001	09 avril

(figure 2b). Un pic de fructification est néanmoins identifiable à l'échelle de la communauté pour l'ensemble des années d'observation, avec une date variant entre début janvier et fin avril, et qui correspond pour la plupart des années à la saison des pluies. L'intensité de la fructification semble également plus faible de 1951 à 1956, en réponse à des années moins arrosées (figure 2a).

Phénologie reproductive des espèces du Mayombe

La phénologie reproductive (floraison et fructification) apparaît annuelle et largement saisonnière pour la majorité des espèces de la forêt du Mayombe.

Quand on considère l'ensemble des données, de 1948 à 1957, la floraison est significativement agrégée temporellement ($P < 0,001$) pour toutes les espèces (annexe 2). Le pic de floraison est observé entre novembre et février et correspond à la fin de la grande saison des pluies (novembre, $n = 19$, soit 21,8 % des espèces), à la petite saison sèche (de décembre à janvier, $n = 24$, soit 27,6 %), ou parfois encore au début de la petite saison des pluies (février, $n = 9$, soit 10,3 %). Il existe de fortes variations entre les espèces, entre *Chrysophyllum africanum* (Sapotaceae), qui présente la floraison la plus ponctuelle ($\rho_{esp} = 0,93$), et *Pseudospondias microcarpa* (Anacardiaceae), qui présente la floraison la plus étalée et la moins synchrone ($\rho_{esp} = 0,04$) bien que significativement agrégée temporellement. Si la majorité des espèces sont annuelles ($n = 71$, soit 81,6 %), l'analyse graphique révèle néanmoins quelques espèces sub-annuelles ($n = 10$, soit 11,5 %) et supra-annuelles ($n = 6$, soit 6,9 %). Pour la plupart des espèces, la date du pic de floraison varie entre les années, et ces variations semblent plus importantes pour les espèces sub-annuelles et supra-annuelles que pour les espèces annuelles (figure 3). La majorité des épisodes de floraison ont eu lieu en fin et en début d'année, avec très peu d'épisodes de floraison en juin, juillet et août, pendant la grande saison sèche. En ce qui concerne la fructification, comme à l'échelle de la communauté, les statistiques circulaires mettent en évidence un plus faible synchronisme ($\rho_{esp} < 0,5$) que pour la floraison (résultats non présentés) bien que des pics de fructification soient observables chaque année pour la majorité des espèces (annexe 2).

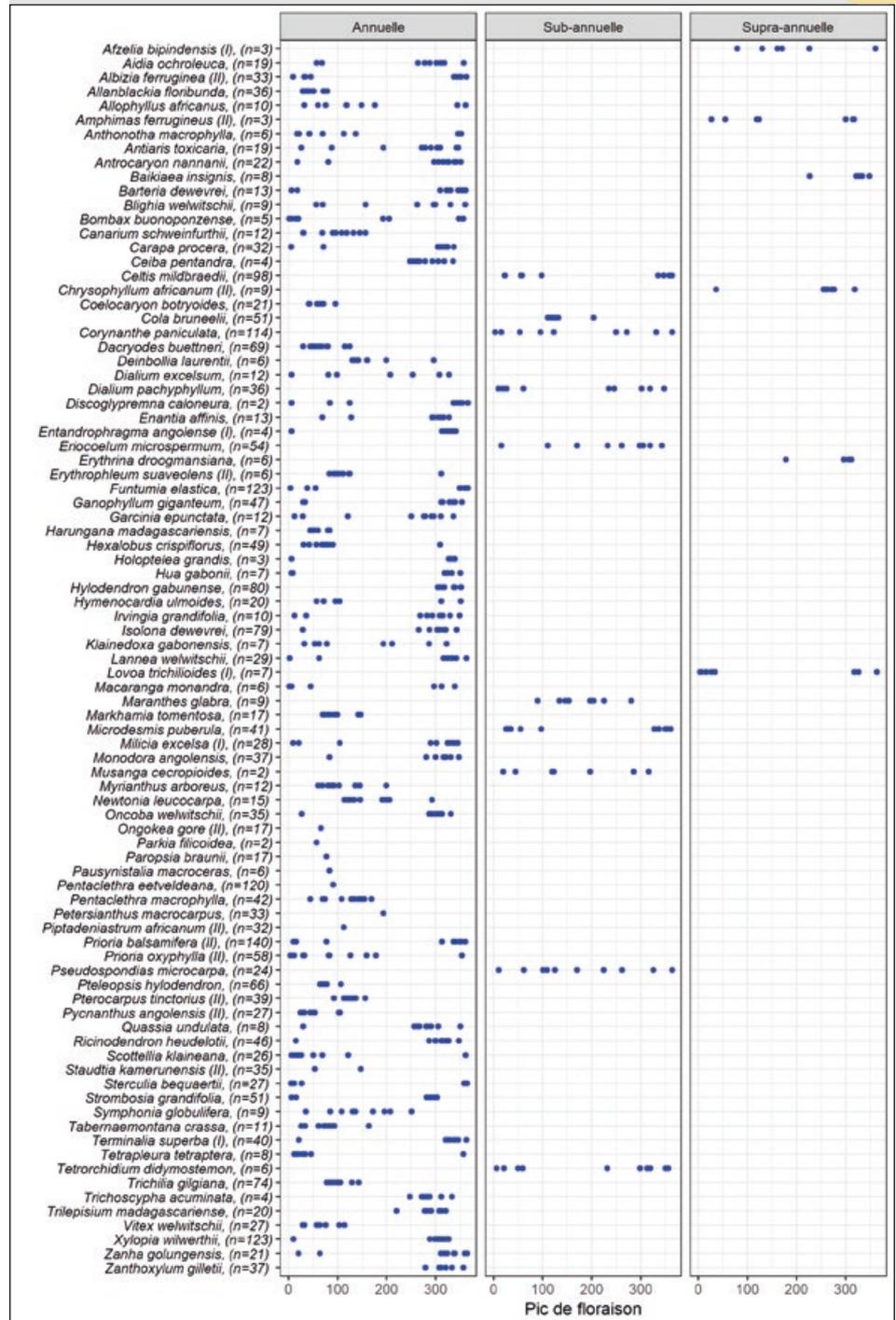


Figure 3. Variation du pic de floraison des 87 espèces comprenant les espèces bien représentées ($n \geq 20$), les espèces commerciales et d'autres espèces non commerciales et moins bien représentées. Les espèces commerciales sont indiquées par (I) et (II) en fonction de la classification en vigueur en RDC. Un point correspond à la valeur du pic (issue des statistiques circulaires) pour une année d'observation et pour une espèce donnée. Les espèces sont groupées en phénologie annuelle, sub-annuelle et supra-annuelle selon l'approche graphique de Newstrom *et al.* (1994). L'axe des abscisses représente les jours juliens, c'est-à-dire les 365 jours de l'année depuis le 1^{er} janvier. Le nombre d'arbres suivis est entre parenthèses.

Diamètre de reproduction des espèces du Mayombe

Il existe une certaine variabilité du diamètre de reproduction entre les espèces suivies pour la phénologie dans la Réserve de Luki, mais la plupart des espèces commencent à fructifier à partir d'un faible diamètre (4 cm).

Pour les 13 espèces qui ont montré une relation significative entre le diamètre et le statut reproducteur, le diamètre de reproduction régulière théorique (point d'inflexion de la régression logistique) se situe entre 10 cm (*Corynanthe paniculata*, Rubiaceae ; *Dacryodes buettneri*, Burseraceae ; *Funtumia elastica*, Apocynaceae ; *Xylopia wilwerthii*, Annonaceae) et 44 cm (*Eriocoelum microspermum*, Sapindaceae ; annexe 2 et figure 4), avec une moyenne de 22,8 cm. Les modèles n'ont pas pu être ajustés pour 47 espèces, soit parce que tous les arbres suivis n'étaient pas reproducteurs ($n = 2$, soit 2,7 %, *Markhamia tomentosa*, Bignoniaceae ; *Microdesmis puberula*, Pandaceae), soit parce que les arbres pouvaient être reproducteurs quel que fût leur diamètre ($n = 45$, soit 60 % ; annexe 2). Pour certaines espèces, la probabilité de reproduction (i.e. fructification) en fonction du diamètre n'a pas pu être modélisée parce que le nombre d'arbres suivis était faible ($n = 27$ espèces < 20 arbres, soit 36,5 % ; annexe 2). Le diamètre minimum de reproduction est également très variable entre les espèces (annexe 2 et figure 4), depuis 4 cm pour *Microdesmis puberula* jusqu'à 52 cm pour *Symphonia globulifera* (Clusiaceae), avec une moyenne de 28 cm.

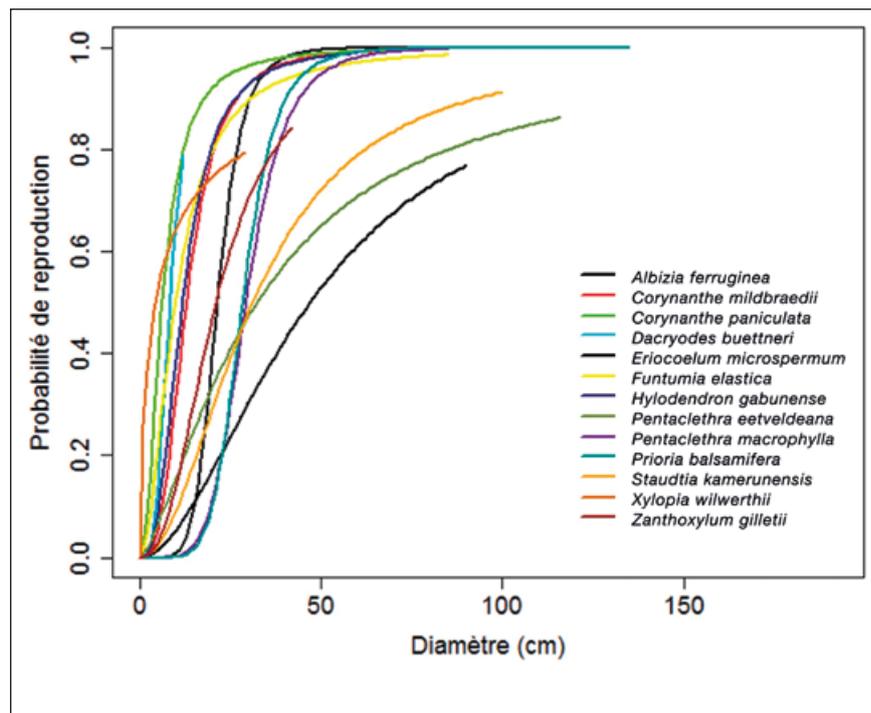


Figure 4. Régression logistique pour les 13 espèces d'arbres qui ont montré une relation significative entre le statut reproducteur et le diamètre (annexe 2).

Discussion

Une phénologie reproductive majoritairement annuelle

Dans cette étude, nous avons pour objectif de caractériser la phénologie reproductive des arbres et espèces de la forêt du Mayombe sur la base du plus grand jeu de données disponible pour l'Afrique centrale (plus de 3 000 arbres suivis tous les 10 jours pendant plus de 10 ans). Les données historiques de la Réserve de Luki montrent une forte saisonnalité à l'échelle de la communauté avec une majorité des arbres qui fleurissent en décembre, janvier et février. La phénologie reproductive, floraison et fructification, dans la forêt du Mayombe apparaît annuelle et largement saisonnière (annexe 2), démontrée ici, et précédemment par Couralet *et al.* (2013) pour des groupes fonctionnels, confirmant une tendance déjà observée en Ouganda (Chapman *et al.*, 2005), au Gabon (Bush *et al.*, 2017) et dans une étude multisites à travers l'Afrique tropicale (Adamescu *et al.*, 2018). L'analyse de Fourier réalisée sur la phénologie de 856 arbres appartenant à 70 espèces et 26 familles dans le Parc national de la Lopé, au Gabon, a permis d'identifier une floraison annuelle sans un synchronisme apparent au niveau des espèces (Bush *et al.*, 2017). Dans cette étude, les statistiques circulaires appliquées à 87 espèces de la forêt du Mayombe ont permis de mettre en évidence la floraison et la fructification annuelles et régulières, et un synchronisme à l'échelle de la communauté et au sein des espèces avec une floraison entre décembre et février. Aucune espèce à floraison strictement continue n'a été observée.

Une synchronisation climatique et une saisonnalité « nord »

Si la phénologie est régulière et majoritairement annuelle pour les arbres et les espèces de la forêt du Mayombe, la date et l'intensité des pics de floraison et de fructification varient néanmoins entre les années, comme identifié par certains auteurs à l'échelle de la communauté (Sabatier et Puig, 1982 dans la forêt dense guyanaise ; Sakai, 2001 pour les forêts tropicales) et à l'échelle des espèces (Newstrom *et al.*, 1994 dans la forêt tropicale humide au Costa Rica ; Borchert, 1999 dans les forêts tropicales sèches en Amérique centrale et en Asie ; Singh et Kushwaha, 2006 dans une forêt tropicale décidue en Inde ; Wright *et al.*, 1999, 2005 au Panama). Une plus faible proportion

d'arbres en fleurs et/ou fruits a notamment pu être observée en réponse à des années moins arrosées. Cette baisse de l'intensité de la floraison et de la fructification entre 1951 et 1955 a déjà été mise en évidence par Couralet *et al.* (2013).

Les espèces du Mayombe fleurissent abondamment pendant la petite saison sèche, et le lien entre floraison et saison sèche a déjà été démontré à plusieurs reprises. Dieterlen (1978), en étudiant la phénologie dans la forêt équatoriale du Kivu en RDC, a constaté que plus de la moitié des espèces fleurissent durant la saison sèche et lorsque l'intensité des pluies reprend. Williams *et al.* (2008) ont montré que, dans la forêt tropicale saisonnière à l'ouest de la Thaïlande, la reproduction des arbres en forêts tropicales est dépendante des premières pluies et de la saison sèche. Pires O'Brien (1993) a décrit la floraison pendant la saison sèche en Amazonie. Sun *et al.* (1996) ont présenté des résultats similaires dans les forêts de montagne au Rwanda. La fructification irrégulière mais abondante pendant les saisons sèches a été rapportée par Sabatier et Puig (1982) et Couralet *et al.* (2013). L'absence de pic de floraison des espèces du Mayombe pendant la grande saison sèche pourrait s'expliquer par le fait que la grande saison sèche dans le Mayombe en RDC est caractérisée par une baisse légère de température et de fréquents brouillards matinaux ou brumes, qui compensent le déficit en eau du sol (Lubini, 1997 ; Couralet *et al.*, 2013). L'influence de l'insolation et de la longueur du jour sur phénologie a été mise en évidence sous les tropiques (Calle *et al.*, 2010 ; Borchert *et al.*, 2015).

Grâce aux données historiques, nous avons pu mettre en évidence qu'une majorité des arbres et des espèces du Mayombe fleurissent entre décembre et février, pendant la petite saison sèche au sud de l'équateur climatique qui correspond à la grande saison sèche au nord de l'équateur. Il est intéressant de noter le synchronisme de la floraison pour la forêt du Mayombe, à l'extrême sud du bassin du Congo, avec d'autres études situées au nord de l'équateur climatique : au Costa Rica (Borchert, 1980), aux Philippines (Hamann, 2004), en Inde (Singh et Kushwaha, 2006).

Une reproduction relativement précoce

Une grande diversité des diamètres de reproduction a été mise en évidence au sein des espèces de la forêt du Mayombe, en accord avec les résultats de Wright *et al.* (2005) au Panama et pour certaines espèces exploitables en Afrique de l'Est (Plumptre, 1995) et dans le bassin du Congo (Durrieu de Madron et Daumerie, 2004 ; Menga *et al.*, 2012 ; Ouédraogo *et al.*, 2018). Le diamètre de reproduction régulière des 13 espèces qui ont montré une relation significative entre le statut reproducteur et le diamètre varie entre 10 et 44 cm. Le plus petit diamètre de reproduction/fructification régulière (10 cm) est inférieur à celui de 30 cm (*Chrysophyllum boukokoense*, *Lophira alata*) obtenu en République centrafricaine et au Cameroun (Ouédraogo *et al.*, 2018) et

de 40 cm (*Mansonia altissima*) obtenu en République centrafricaine (Durrieu de Madron et Daumerie, 2004), pour des espèces commerciales, majoritairement de la canopée. Les espèces suivies dans la forêt du Mayombe se reproduisent donc vraisemblablement à partir d'un petit diamètre, ce qui est intéressant pour la reconstitution de la forêt, même si la fructification régulière ne garantit pas la régénération naturelle. Les diamètres minimums de reproduction observés (à partir de 4 cm) indiquent également que les espèces du Mayombe se reproduisent à partir de petits diamètres. Les espèces qui se reproduisent entre 4 et 7 cm sont principalement des espèces de sous-bois (cinq espèces sur sept).

La plupart des espèces (n = 47) n'ont pas montré de relation significative entre leur statut reproducteur et le diamètre. Pour la plupart de ces espèces, les arbres suivis étaient reproducteurs quel que fût leur diamètre, et pour seulement deux espèces, les arbres ne se sont pas ou se sont peu reproduits. En se référant à la classification des espèces de Couralet *et al.* (2013), parmi les 13 espèces qui ont montré une relation significative entre le diamètre et la reproduction, on trouve sept espèces de canopée (CAN), cinq de sous-bois (UND) et une héliophile (HEL) (annexe 2). Par contre, pour celles qui n'ont pas montré une relation significative entre le diamètre et la reproduction, on compte 41 espèces de canopée, 27 de sous-bois, cinq héliophiles et une espèce non classifiée.

Conclusion

Dans la forêt du Mayombe, une forte convergence des comportements phénologiques a pu être observée à partir des données historiques uniques disponibles pour la Réserve de Luki. Pour la majorité des arbres et des espèces, la phénologie reproductive est régulière, annuelle et largement saisonnière. La floraison semble calquée sur les précipitations, qui sont bimodales, avec deux saisons des pluies entrecoupées d'une grande saison sèche très marquée, et d'une petite saison sèche de moindre amplitude et intensité. La majorité des arbres et des espèces fleurissent entre décembre et février, pendant la petite saison sèche. Malgré ces tendances, la diversité des comportements phénologiques entre et au sein des espèces reste à explorer.

Remerciements

Les auteurs remercient les autorités de l'Institut national pour l'étude et la recherche agronomiques (INERA), de Gembloux Agro-Bio Tech, Université de Liège, et du Musée royal de l'Afrique centrale. Bhely Angoboy Ilondea bénéficie de l'appui du projet HERBAXYLAREDD (BR/143/A3/HERBAXYLAREDD) pour le doctorat.

Annexe 1.

Proportion d'arbres observés en floraison (en gris) et en fructification (en noir) pour chaque espèce bien représentée dans le suivi phénologique ($n \geq 20$ arbres) et pour l'ensemble de la période d'observation, de 1947 à 1958. Les lignes verticales jaunes indiquent les différentes années.



Annexe 1 (suite).



Annexe 2.

Principaux résultats des statistiques circulaires ainsi que le test de l'uniformité de la distribution de Rayleigh appliqués aux espèces. ρ_{esp} : longueur moyenne du vecteur à l'échelle de l'espèce ; p -value : significativité du test de Rayleigh qui est associée à ρ_{esp} . Les p -values sont significatives pour toutes les espèces (p -value < 0,001), raison pour laquelle elles ne sont pas présentées dans le tableau. Les paramètres des modèles phénologiques de 1948 à 1957 : en rouge, les espèces pour lesquelles le diamètre a une relation significative avec la reproduction (p -value < 0,05) ; * les espèces qui n'ont pas de modèle parce que le nombre d'arbres < 20 ; - les espèces pour lesquelles le diamètre n'a pas une relation significative avec la reproduction. Temp. est le tempérament. Saison est la saisonnalité. Dans la colonne « Saison » : GSP est la grande saison des pluies, GSS est la grande saison sèche, PSS est la petite saison sèche. Date PIC est la date d'observation du pic de floraison. N est le nombre d'arbres suivis. Dmax est le diamètre maximal. Dmin est le diamètre minimal. $P.inter$ est la p -value de l'intercept. $P.diam$ est la p -value associée à l'effet du diamètre. %repro est le pourcentage d'arbres qui ont reproduit. $Drep.min$ est le diamètre minimum de reproduction. $Drep.thr$ est le diamètre de reproduction régulière.

Espèce	Famille	Temp.	Classe de fréquence	Saison	Date PIC	Statistiques circulaires				Reproduction						
						p -value	ρ_{esp}	N	Dmin	Dmax	Intercept	$P.inter$	$P.diam$	% repro	$Drep.min$	$Drep.thr$
<i>Antrocaryon nannanii</i> De Wild.	Anacardiaceae	CAN	Annuelle	GSP	23 mars	0	0,41	22	23,9	128,6	-	-	-	91	24	-
<i>Azelia bipindensis</i> Harms	Fabaceae-Caesalpinioideae	COD	Supra-annuelle	GSP	03 nov.	0	0,39	3	22,8	28,8	*	*	*	33	28	*
<i>Aidia ochroleuca</i> (K. Schum.) E.M.A. Petit	Rubiaceae	UND	Annuelle	GSP	29 avril	0	0,16	19	9,9	110,4	*	*	*	95	10	*
<i>Albizia ferruginea</i> . (Guill. & Perr.) Benth	Fabaceae-Mimosoïdeae	CAN	Annuelle	GSS	03 sept.	0	0,46	33	13,7	95,2	-6,67	0,041	0,024	70	21	25 [18;31]
<i>Allanblackia floribunda</i> Oliv.	Clusiaceae	COD	Annuelle	GSS	19 juillet	0	0,16	36	14	45,2	-	-	-	61	16	-
<i>Allophylus africanus</i> P. Beauv.	Sapindaceae	COD	Annuelle	GSS	29 août	0	0,4	10	23,2	58,9	*	*	*	80	23	*
<i>Amphimas ferrugineus</i> Pierre ex Pellegr.	Fabaceae-Faboïdeae	CAN	Annuelle	PSS	01 février	0	0,5	3	12,1	24,7	*	*	*	33	12	*
<i>Anthonotha macrophylla</i> P. Beauv.	Fabaceae-Caesalpinioideae	COD	Annuelle	GSP	23 avril	0	0,37	6	18,5	44,9	*	*	*	50	18	*
<i>Antiaris toxicaria</i> Lesch.	Moraceae	CAN	Annuelle	GSP	16 déc.	0	0,37	19	16,3	108,9	*	*	*	74	24	*
<i>Baikiaea insignis</i> Benth.	Fabaceae-Caesalpinioideae	COD	Supra-annuelle	PSS	06 février	0	0,76	8	20,2	30,6	*	*	*	88	22	*
<i>Barteria dewevrei</i> De Wild. & T. Durand	Passifloraceae	COD	Annuelle	PSS	17 janvier	0	0,88	13	10,2	15,4	*	*	*	85	10	*
<i>Blighia welwitschii</i> (Hiern) Radlk.	Sapindaceae	CAN	Annuelle	GSP	30 déc.	0	0,64	9	24,5	51,6	*	*	*	56	26	*
<i>Bombax buonopozense</i> P. Beauv.	Bombacaceae	-	Annuelle	GSP	05 mars	0	0,43	5	25,1	51,8	*	*	*	60	26	*
<i>Canarium schweinfurthii</i> Engl.	Burseraceae	CAN	Annuelle	GSS	22 août	0	0,3	12	8,9	27	*	*	*	92	9	*
<i>Carapa procera</i> DC.	Meliaceae	UND	Annuelle	PSS	25 janvier	0	0,71	32	7,2	27	-	-	-	91	7	-
<i>Ceiba pentandra</i> (L.) Gaertn.	Bombacaceae	CAN	Annuelle	GSP	27 déc.	0	0,6	4	22,4	53,5	*	*	*	25	25	*
<i>Celtis mildbraedii</i> Engl.	Ulmaceae	CAN	Sub-annuelle	GSP/PSS	05 avril	0	0,18	98	13,1	79,7	-9,02	0,004	0,001	82	14	15 [13;17]
<i>Chrysophyllum africanum</i> A. DC.	Sapotaceae	CAN	Supra-annuelle	PSS	31 janv.	0	0,72	9	10,5	21,6	*	*	*	67	10	*
<i>Coelocaryon botryoides</i> Vermeesen	Myristicaceae	CAN	Annuelle	GSS	03 août	0	0,35	21	9,1	19,1	-	-	-	62	9	-
<i>Cola bruneellii</i> De Wild.	Sterculiaceae	UND	Annuelle	PSS	11 janv.	0	0,31	51	6	67	-	-	-	71	6	-
<i>Corynanthe paniculata</i> Welw.	Rubiaceae	UND	Sub-annuelle	GSS/GSS	09 juillet	0,06	114	11,1	80,2	-5,07	0,107	0,024	90	12	10 [10;11]	
<i>Dacryodes buettneri</i> (Engl.) H.J. Lam	Burseraceae	UND	Sub-annuelle	GSP	16-sept.	0	0,1	69	7,8	143,9	3,39	0,044	0,043	51	8	10 [10;10]
<i>Deinbollia laurentii</i> De Wild.	Sapindaceae	-	Annuelle	GSP	23 sept.	0	0,49	6	16,6	75,8	*	*	*	67	17	*
<i>Dialium excelsum</i> Steyaert	Fabaceae-Caesalpinioideae	CAN	Annuelle	PSS	21 février	0	0,21	12	12,7	65,6	*	*	*	50	22	*
<i>Dialium pachyphyllum</i> Harms	Fabaceae-Caesalpinioideae	CAN	Annuelle	GSP	11 mars	0	0,37	36	11,1	142,3	-	-	0,688	64	11	-
<i>Discoglyprena caloneura</i> (Pax) Prain	Euphorbiaceae	-	Annuelle	PSS	16 février	0	0,65	2	17,8	46,7	*	*	*	50	18	*
<i>Enantia affinis</i> Exell	Annonaceae	UND	Annuelle	PSS	06 janvier	0	0,46	13	12,1	63,7	*	*	*	69	12	*
<i>Entandrophragma angolense</i> (Welw.) C. DC.	Meliaceae	CAN	Annuelle	GSP	23 avril	0	0,26	4	9,9	22,3	*	*	*	50	10	*
<i>Eriocoleum microspermum</i> Gilg ex Radlk.	Sapindaceae	CAN	Annuelle	GSP	22 sept.	0	0,05	54	8,8	90,9	-7,42	0,001	0,004	28	14	44 [37;59]
<i>Erythrina droogmansiana</i> De Wild. & T. Durand	Fabaceae-Faboïdeae	UND	Supra-annuelle	GSP	18 avril	0	0,34	3	23,3	36,8	*	*	*	33	36	*
<i>Erythrophleum suaveolens</i> (Guill. & Perr.) Brenan	Fabaceae-Caesalpinioideae	CAN	Annuelle	GSP	12 oct.	0	0,21	6	22	32,9	*	*	*	67	22	*
<i>Funtumia elastica</i> (P. Preuss) Stapf	Apocynaceae	PIO	Annuelle	GSS	18 juillet	0	0,17	123	15,6	85	-4,4	0,148	0,038	89	16	10 [10;14]
<i>Ganophyllum giganteum</i> (A. Chev.) Hauman	Sapindaceae	CAN	Annuelle	PSS	26 janvier	0	0,67	47	4,8	122,9	-	-	-	66	15	-
<i>Garcinia epunctata</i> Stapf	Clusiaceae	UND	Annuelle	PSS	12 janvier	0	0,58	12	8,9	30	*	*	*	83	12	*
<i>Harungana madagascariensis</i> Lam. ex Poir.	Hypericaceae	PIO	Annuelle	GSS	08 mai	0	0,73	7	17,9	45,5	*	*	*	86	18	*
<i>Hexalobus crispiflorus</i> A. Rich.	Annonaceae	-	Supra-annuelle	GSP	21 mars	0	0,31	49	11,5	119,2	-	-	-	18	12	-
<i>Holoptelea grandis</i> (Hutch.) Mildbr.	Ulmaceae	CAN	Annuelle	GSP	04 déc.	0	0,67	3	25,1	29,2	*	*	*	100	25	*
<i>Hua gabonii</i> Pierre ex De Wild.	Huaceae	UND	Annuelle	PSS	25 janvier	0	0,56	7	11,8	47,1	*	*	*	100	12	*
<i>Hylodendron gabunense</i> Taub.	Fabaceae-Caesalpinioideae	CAN	Annuelle	PSS	23 février	0	0,25	80	8,9	60,5	-5,31	0,077	0,025	82	14	11 [10;14]

Annexe 2 (suite).

Espèce	Famille	Temp.	Classe de fréquence	Statistiques circulaires							Reproduction					
				Saison	Date PIC	p-value	rho _{esp}	N	Dmin	Dmax	Intercept	P.inter	P.diam	% repro	Drep.min	Drep.thr
<i>Hymenocardia ulmoides</i> Oliv.	Euphorbiaceae	PIO	Annuelle	GSS	25 juillet	0	0,31	20	6,4	26,9	-	-	-	85	10	-
<i>Irvingia grandifolia</i> (Engl.) Engl.	Irvingiaceae	CAN	Annuelle	PSS	02 janvier	0	0,74	10	9,9	30,2	*	*	*	80	12	*
<i>Isolona dewevrei</i> (De Wild. & T. Durand) Engl. & Diels	Annonaceae	UND	Annuelle	PSS	21 janvier	0	0,75	79	6,8	28,4	-	*	*	95	7	-
<i>Klainedoxa gabonensis</i> Pierre ex Engl.	Irvingiaceae	CAN	Annuelle	GSP	16 déc.	0,49	0,03	7	22,9	67,5	*	*	*	57	37	*
<i>Lannea welwitschii</i> (Hiern) Engl.	Meliaceae	CAN	Annuelle	PSS	06 février	0	0,69	29	11,6	123,7	2,47	0,216	0,345	66	12	-
<i>Lovoa trichilioides</i> Harms	Meliaceae	CAN	Supra-annuelle	PSS	05 février	0	0,8	7	8,9	16,6	*	*	*	100	9	*
<i>Macaranga monandra</i> Müll. Arg.	Euphorbiaceae	UND	Annuelle	GSP	03 mars	0	0,73	6	11,8	87,2	*	*	*	83	12	*
<i>Maranthes glabra</i> (Oliv.) Prance	Chrysobalanaceae	UND	Annuelle	GSP	12 nov.	0	0,48	9	6,5	23,2	*	*	*	56	8	*
<i>Markhamia tomentosa</i> (Benth.) K. Schum. ex Engl.	Bignoniaceae	-	Annuelle	GSS	20 août	0	0,25	17	4,8	28	*	*	*	100	5	*
<i>Microdesmis puberula</i> Hook. f. ex Planch.	Pandaceae	UND	Sub-annuelle	GSP/GSS	10 mars	0	0,26	41	3,5	13,7	-	-	-	100	4	-
<i>Milicia excelsa</i> (Welw.) C.C. Berg	Moraceae	CAN	Sub-annuelle	GSP	07 mars	0	0,07	28	5,4	41,4	-	-	-	39	8	-
<i>Monodora angolensis</i> Welw.	Annonaceae	CAN	Annuelle	PSS	06 février	0	0,59	37	6,7	51	-	-	-	97	7	-
<i>Musanga cecropioides</i> R. Br.	Moraceae	PIO	Sub-annuelle	PSS	31 janvier	0	0,11	2	43	78	*	*	*	50	78	*
<i>Myrianthus arboreus</i> P. Beauv.	Moraceae	PIO	Annuelle	GSS	23 août	0	0,26	12	11,9	23,7	*	*	*	33	12	*
<i>Newtonia leuocarpa</i> (Harms) G.C.C. Gilbert & Boutique	Fabaceae-Mimosoïdeae	CAN	Annuelle	GSP	17 oct.	0	0,24	15	11,7	24,4	*	*	*	60	12	*
<i>Oncoba welwitschii</i> Oliv.	Salicaceae	UND	Annuelle	PSS	18 janvier	0	0,67	35	11,7	24,4	-	-	-	94	12	-
<i>Ongokea gore</i> (Hua) Pierre	Olacaceae	CAN	Annuelle	GSP	21-sept.	0	0,28	17	6,9	80,4	*	*	*	88	7	*
<i>Parkia filicoidea</i> Welw. ex Oliv.	Fabaceae-Mimosoïdeae	UND	Annuelle	GSP	02 mars	0	0,72	2	30,6	46,8	*	*	*	100	31	*
<i>Paropsia braunii</i> Gilg	Passifloraceae	-	Annuelle	GSP	05 nov.	0	0,73	17	16,5	45,5	*	*	*	88	16	*
<i>Pausinystalia macroceras</i> (K. Schum.) Pierre	Rubiaceae	UND	Annuelle	GSP	12 août	0	0,2	6	18,8	36	*	*	*	67	29	*
<i>Pentaclethra eetveldeana</i> De Wild. & T. Durand	Fabaceae-Mimosoïdeae	UND	Annuelle	GSP	08 oct.	0	0,26	120	12,1	116,8	-4,99	0,002	0,002	45	12	33 [31;36]
<i>Pentaclethra macrophylla</i> Benth.	Fabaceae-Mimosoïdeae	CAN	Annuelle	GSS	18 sept.	0	0,24	42	14,6	85,3	-22,34	0,002	0,002	67	24	32 [30;35]
<i>Petersianthus macrocarpus</i> (P. Beauv.) Liben	Lecythidaceae	CAN	Annuelle	PSS	15 février	0	0,65	33	13,7	150	-	-	-	58	14	-
<i>Piptadeniastrum africanum</i> (Hook. f.) Brenan	Fabaceae-Mimosoïdeae	CAN	Annuelle	GSP	19 déc.	0	0,37	32	21,3	125,7	-	-	-	75	21	-
<i>Prioria balsamifera</i> (Vermoesen) Breteler	Fabaceae-Caesalpinioïdeae	CAN	Annuelle	PSS	05 février	0	0,66	140	21,3	135	-17,21	0	0	94	24	29 [25;32]
<i>Prioria oxyphylla</i> (Harms) Breteler	Fabaceae-Caesalpinioïdeae	CAN	Annuelle	GSP	16 oct.	0	0,13	58	3,2	119,6	-	-	-	81	30	-
<i>Pseudospondias microcarpa</i> (A. Rich.) Engl.	Anacardiaceae	CAN	Sub-annuelle	PSS	17 février	0	0,09	24	13,1	134	-	-	-	38	13	-
<i>Pteleopsis hylodendron</i> Mildbr.	Combretaceae	CAN	Annuelle	GSS	15 juillet	0	0,35	66	14,6	120,3	-	-	-	85	15	-
<i>Pterocarpus tinctorius</i> Welw.	Fabaceae-Faboïdeae	CAN	Annuelle	GSP	25 août	0	0,6	39	17,5	104,4	-	-	-	82	18	-
<i>Pycnanthus angolensis</i> (Welw.) Warb.	Myristicaceae	CAN	Annuelle	GSP	02 août	0	0,36	27	28,3	104,7	-	-	-	63	28	-
<i>Quassia undulata</i> (Guill. & Perr.) D. Dietr.	Simaroubaceae	UND	Annuelle	GSP	22 déc.	0	0,64	8	47,1	85,6	*	*	*	88	47	*
<i>Ricinodendron heudelotii</i> (Baill.) Pierre ex Heckel	Euphorbiaceae	CAN	Annuelle	GSP	12 mars	0	0,44	46	10,8	105,2	-	-	-	85	11	-
<i>Scottellia klaineana</i> Pierre	Flacourtiaceae	UND	Annuelle	GSP	01 avril	0	0,69	26	22,3	95,4	-	-	-	69	25	-
<i>Staudtia kamerunensis</i> Warb.	Myristicaceae	CAN	Annuelle	GSS	27 août	0	0,26	35	12,7	100,6	-42,47	0,017	0,019	43	28	36 [34;39]
<i>Sterculia bequaertii</i> De Wild.	Sterculiaceae	CAN	Annuelle	GSS	29 mai	0	0,33	27	18,8	71,6	-	-	-	81	19	-
<i>Strombosia grandifolia</i> Hook. f.	Olacaceae	UND	Annuelle	GSP	04 déc.	0	0,85	51	10,2	150	-	-	-	88	10	-
<i>Symphonia globulifera</i> L. f.	Clusiaceae	CAN	Annuelle	GSP	13 nov.	0	0,22	9	52,4	150	*	*	*	44	52	*
<i>Tabernaemontana crassa</i> Benth.	Apocynaceae	UND	Annuelle	GSS	17 juin	0	0,3	11	22,3	76,6	*	*	*	73	22	*
<i>Terminalia superba</i> Engl. & Diels	Combretaceae	CAN	Annuelle	GSS	24 mai	0	0,1	40	15,9	128,6	-8,02	0,132	0,066	90	16	-
<i>Tetrapleura tetraptera</i> (Schumach. & Thonn.) Taub	Fabaceae-Mimosoïdeae	UND	Annuelle	GSS	29 juillet	0	0,38	8	23,2	35,7	*	*	*	62	23	*
<i>Tetrorchidium didymostemon</i> (Baill.) Pax & K. Hoffm.	Euphorbiaceae	UND	Supra-annuelle	GSP	25 avril	0	0,16	6	21,3	74,8	*	*	*	33	21	*
<i>Trichilia gilgiana</i> Harms	Meliaceae	UND	Annuelle	GSP	29 août	0	0,26	74	8,3	64,3	-	-	-	47	10	-
<i>Trichoscypha acuminata</i> Engl.	Anacardiaceae	UND	Annuelle	GSP	14 nov.	0	0,78	4	12,7	25,1	*	*	*	100	13	*
<i>Trilepisium madagascariense</i> DC.	Moraceae	CAN	Annuelle	GSP	24 nov.	0	0,53	20	11,9	37,2	-	-	-	85	12	-
<i>Vitex welwitschii</i> Gürke	Verbenaceae	UND	Annuelle	GSS	31 mai	0	0,36	27	11,9	33,4	-	-	-	56	12	-
<i>Xylopia wilwerthii</i> De Wild. & T. Durand	Annonaceae	UND	Annuelle	PSS	18 février	0	0,68	123	7,5	29,6	4,99	0,01	0,031	71	8	10 [10;14]
<i>Zanha golungensis</i> Hiern	Sapindaceae	UND	Annuelle	GSP	05 nov.	0	0,7	21	11,6	38,4	-	-	-	38	14	-
<i>Zanthoxylum gilletii</i> (De Wild.) P.G. Waterman	Rutaceae	UND	Annuelle	PSS	28 janvier	0	0,21	37	11,6	42	-11,79	0,019	0,028	30	15	31 [28;38]

Références bibliographiques

- Adamescu G. S., Plumptre A. J., Abernethy K. A., Polansky L., Bush E. R., Chapman C. A., *et al.*, 2018. Annual cycles are the most common reproductive strategy in African tropical tree communities. *Biotropica*, 50 (3): 418-430. <https://doi.org/10.1111/btp.12561>
- Bawa K. S., Kang H., Grayum M. H., 2003. Relationships among time, frequency, and duration of flowering in tropical rain forest trees. *American Journal of Botany*, 90: 877-887. <https://doi.org/10.3732/ajb.90.6.877>
- Beeckman H., 2016. Wood anatomy and trait-based ecology. *IAWA Journal*, 37 (2): 127-151. <https://doi.org/10.1163/22941932-20160127>
- Borchert R., 1999. Climatic periodicity, phenology, and cambium activity in tropical dry forest trees. *IAWA Journal*, 20 (3): 239-247. <https://doi.org/10.1163/22941932-90000687>
- Borchert R., Calle Z., Strahler A. H., Baertschi A., Magill R. E., Broadhead J. S., *et al.*, 2015. Insolation and photoperiodic control of tree development near the equator. *New Phytologist*, 205: 7-13. <https://doi.org/10.1111/nph.12981>
- Borchert R., 1980. Phenology and ecophysiology of tropical trees: *Erythrina poeppigiana*. *Ecology*, 61: 1065-1074. <https://doi.org/10.2307/1936825>
- Bush E. R., Abernethy K. A., Jeffery K., Tutin C., White L., Dimoto E., *et al.*, 2017. Fourier analysis to detect phenological cycles using long-term tropical field data and simulations. *Methods in Ecology and Evolution*, 8 (5): 530-540. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12704>
- Calle Z., Schlumpberger B. O., Piedrahita L., Leftin A., Hammer S. A., Tye A., *et al.*, 2010. Seasonal variation in daily insolation induces bud break and flowering in the tropics. *Trees*, 24: 865-877. <https://doi.org/10.1007/s00468-010-0456-3>
- Chapman C., Wrangham R. W., Chapman L. J., Kennard D. K., Zanne A. E., 1999. Fruit and flower phenology at two sites in Kibale National Park, Uganda. *Journal of Tropical Ecology*, 15: 189-211. www.jstor.org/stable/2560018
- Chapman C. A., Balcomb S. R., Gillespie T. R., Skorupa J. P., Struhsaker T. T., 2000. Long-term effects of logging on african primate communities: a 28-year comparison from Kibale national park, Uganda. *Conservation Biology*, 14: 207-217. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2000.98592.x>
- Chapman C. A., Chapman L. J., Struhsaker T. T., Zanne A. E., Clark C. J., Poulson J. R., 2005. A long-term evaluation of fruiting phenology: importance of climate change. *Journal of Tropical Ecology*, 21: 31-45. <https://doi.org/10.1017/S0266467404001993>
- Courealet C., Sterck F. J., Sass-Klaassen U., Van Acker J., Beeckman H., 2010. Species-specific growth responses to climate variations in understory trees of a Central African rain forest. *Biotropica*, 42: 503-511. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2009.00613.x>
- Courealet C., Van Den Bulcke J., Ngoma L. M., Van Acker J., Beeckman H., 2013. Phenology in functional groups of Central African rainforest trees. *Journal of Tropical Forest Science*, 25 (3): 361-374. <https://www.jstor.org/stable/23617238>
- Curran L. M., Leighton M., 2000. Vertebrate responses to spatiotemporal variation in seed production of mast-fruiting Dipterocarpaceae. *Ecological Monographs*, 70: 101-128. [https://doi.org/10.1890/0012-9615\(2000\)070\[0101:VRTSVI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9615(2000)070[0101:VRTSVI]2.0.CO;2)
- Daïnou K., Laurenty E., Mahy G., Hardy O. J., Brostaux Y., Tagg N., *et al.*, 2012. Phenological patterns in a natural population of a tropical timber tree species, *Milicia excelsa* (Moraceae): Evidence of isolation by time and its interaction with feeding strategies of dispersers. *American Journal of Botany*, 99: 1453-1463. <https://doi.org/10.3732/ajb.1200147>
- Davies S. J., Ashton P. S., 1999. Phenology and fecundity in 11 sympatric pioneer species of *Macaranga* (Euphorbiaceae) in Borneo. *American Journal of Botany*, 86 (12): 1786-1795. <https://doi.org/10.2307/2656675>
- Dieterlen F., 1978. Zur Phänologie des Äquatorialen Regenwaldes im Ost-Zaire (Kivu): nebst Pflanzenliste und Klimadaten. *Dissertationes botanicae*, 47, J. Cramer, 111 p.
- Durrieu de Madron L., Daumerie A., 2004. Diamètre de fructification de quelques essences en forêt naturelle centrafricaine. *Bois et Forêts des Tropiques*, 281 (3) : 87-95. <http://revues.cirad.fr/index.php/BFT/article/view/20230>
- Fayolle A., Swaine M. D., Bastin J., Bourland N., Comiskey J. A., Dauby G., *et al.*, 2014. Patterns of tree species composition across tropical African forests. *Journal of Biogeography*, 41: 2320-2331. <https://doi.org/10.1111/jbi.12382>
- Fétéké F., Fayolle A., Dainou K., Bourland N., Dié A., Lejeune P., *et al.*, 2016. Variations saisonnières de la croissance diamétrique et des phénologies foliaire et reproductive de trois espèces ligneuses commerciales d'Afrique centrale. *Bois et Forêts des Tropiques*, 330 (4) : 3-21. <https://doi.org/10.19182/bft2016.330.a31315>
- Green J. J., Newbery D. M., 2002. Reproductive investment and seedling survival of the mast-fruiting rain forest tree, *Microberlinia bisulcata* A. Chev. *Plant Ecology*, 162: 169-183. <https://doi.org/10.1023/A:102030421>
- Hamann A., 2004. Flowering and fruiting phenology of a Philippine submontane rain forest: climatic factors as proximate and ultimate causes. *Journal of Ecology*, 92: 24-31. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2004.00845.x>
- Lieth H., 1974. Purposes of a Phenology Book. *In*: Lieth H. (ed.). *Phenology and Seasonality Modeling*. Berlin, Heidelberg, Germany, Springer, *Ecological Studies (Analysis and Synthesis)*, vol. 8, 3-19. https://doi.org/10.1007/978-3-642-51863-8_1
- Lubini A., 1997. La végétation de la Réserve de Biosphère de Luki au Mayombe (RD Congo). *Opera Botanica Belgica*, 10, 155 p.
- Menga P., Bayol N., Nasi R., Fayolle A., 2012. Phénologie et diamètre de fructification du wengé, *Millettia laurentii* De Wild. : implications pour la gestion. *Bois et Forêts des Tropiques*, 312 (2) : 31-41. <https://doi.org/10.19182/bft2012.312.a20501>
- Morellato L. P. C., Talora C. D., Takahasi A., Bencke C. C., Romera C. E. E., Zipparo V., 2000. Phenology of atlantic rain forest trees: a comparative study. *Biotropica*, 32 (4b): 811-823. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2000.tb00620.x>
- Nagamitsu T., Inoue T., 2002. Foraging activity and pollen diets of subterranean stingless bee colonies in response to general flowering in Sarawak, Malaysia. *Apidologie*, 33: 303-314. <https://doi.org/10.1051/apido:2002016>
- Newstrom L. E., Frankie G. W., Baker H. G., 1994. A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland tropical rain forest trees at La Selva, Costa Rica. *Biotropica*, 26: 141-159. <https://www.jstor.org/stable/2388804>
- Norden N., Chave J., Belbenoit P., Caubère A., Châtelet P., Forget P.-M., *et al.*, 2007. Mast fruiting is a frequent strategy in woody species of Eastern South America. *PLoS ONE*, 2 (10): e1079. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0001079>

Olson D. M., Dinerstein E., Wikramanayake E. D., Burgess N. D., Powell G. V. N., Underwood E. C., *et al.*, 2001. Terrestrial ecoregions of the World: a new map of life on Earth: A new global map of terrestrial ecoregions provides an innovative tool for conserving biodiversity. *Bioscience*, 51 (11): 933-938. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2001\)051\[0933:TEOTWA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2001)051[0933:TEOTWA]2.0.CO;2)

Ouédraogo D.-Y., Doucet J.-L., Daïnou K., Baya F., Biwolé A. B., Bourland N., *et al.*, 2018. The size at reproduction of canopy tree species in central Africa. *Biotropica*, 50 (3): 465-476. <https://doi.org/10.1111/btp.12531>

Peel M. C., Finlayson B. L., McMahon T. A., 2007. Updated world map of the Köppen–Geiger climate classification. *Hydrology and Earth System Sciences*, 11: 1633-1644. <https://doi.org/10.5194/hess-11-1633-2007>

Pires O'Brien M. J., 1993. Phenology of tropical trees from Jari, Lower Amazon. I. Phenology of Amazon forest communities. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi*, 9 (1): 67-92.

Plumptre A. J., 1995. The importance of “seed trees” for the natural regeneration of selectively logged tropical forest. *Commonwealth Forestry Review*, 74 (3): 253-258. <https://www.jstor.org/stable/42608376>

R Core Team, 2018. R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria, R Foundation for Statistical Computing. <https://www.R-project.org/>

Sabatier D., Puig H., 1982. Phénologie et saisonnalité de la floraison et de la fructification en forêt dense guyanaise. *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle, série A, Zoologie, tome 132*, 173-184. http://horizon.documentation.ird.fr/exl-doc/pleins_textes/pleins_textes_5/b_fdi_18-19/25170.pdf

Sakai S., 2001. Phenological diversity in tropical forests. *Population Ecology*, 43: 77-86. <https://doi.org/10.1007/PL00012018>

Schwartz M. D. (ed.), 2003. Phenology: An Integrative Environmental Science. Springer Netherlands, 564 p. <https://link.springer.com/book/10.1007%2F978-94-007-6925-0>

Sénéchal J., Kabala M., Fournier F., 1989. Revue des connaissances sur le Mayombe. Paris, France, Unesco. <http://dmcarc.com/revue-des-connaissances-sur-le-mayombe-1989-pnud-unesco/>

Singh K. P., Kushwaha C. P., 2006. Diversity of flowering and fruiting phenology of trees in a tropical deciduous forest in India. *Annals of Botany*, 97 (2): 265-276. <https://doi.org/10.1093/aob/mcj028>

Sun C., Kaplin B. A., Kristensen K. A., Munyaligoga V., Mvukiyumwami J., Ka Kajondo K., *et al.*, 1996. Tree phenology in a tropical montane forest in Rwanda. *Biotropica*, 28 (4): 668-681. <https://www.jstor.org/stable/2389053>

Thomas S. C., 2011. Age-related changes in tree growth and functional biology: The role of reproduction. In: Meinzer F. C., Lachenbruch B., Dawson T. E. (eds). *Size- and age-related changes in tree structure and function*. Springer, coll. *Tree Physiology*, 33-64. https://doi.org/10.1007/978-94-007-1242-3_2

Thomas S. C., 1996. Relative size at onset of maturity in rain forest trees: A comparative analysis of 37 Malaysian species. *Oikos*, 76: 145-154. <https://www.researchgate.net/publication/262837830>

Verhegghen A., Mayaux P., de Wasseige C., Defourny P., 2012. Mapping Congo Basin vegetation types from 300 m and 1 km multi-sensor time series for carbon stocks and forest areas estimation. *Biogeosciences*, 9 (12): 5061-5079. <https://doi:10.5194/bg-9-5061-2012>

Walther G. R., Post E., Convey P., Menzel A., Parmesan C., Beebe T. J. C., *et al.*, 2002. Ecological responses to recent climate change. *Nature*, 416: 389-395. <https://doi.org/10.1038/416389a>

White F., 1986. La végétation de l'Afrique – Mémoire accompagnant la carte de végétation de l'Afrique Unesco/AETFAT/UNSO. Paris, France, Orstom, Unesco, 385 p. http://horizon.documentation.ird.fr/exl-doc/pleins_textes/divers11-06/24837.pdf

Whitmore T. C., 1998. Potential impact of climatic change on tropical rain forest seedlings and forest regeneration. *Climatic Change*, 39 (2-3): 429-438. <https://doi.org/10.1023/A:1005356906898>

Williams L. J., Bunyavejchewin S., Baker P. J., 2008. Deciduousness in a seasonal tropical forest in western Thailand: interannual and intraspecific variation in timing, duration and environmental cues. *Ecologia*, 155: 571-582. <https://doi.org/10.1007/s00442-007-0938-1>

Wright S. J., Jaramillo M., Pavon J., Condit R., Hubbell S., Foster R., 2005. Reproductive size thresholds in tropical trees: Variation among individuals, species and forests. *Journal of Tropical Ecology*, 21 (3): 307-315. <https://doi.org/10.1017/S0266467405002294>

Wright S. J., Carrasco C., Calderón O., Paton S., 1999. The El Niño southern oscillation, variable fruit production, and famine in a tropical forest. *Ecology*, 80: 1632-1647. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1999\)080\[1632:TENOSO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1999)080[1632:TENOSO]2.0.CO;2)

Angoboy Ilondea *et al.* – Contribution des auteurs

Rôle du contributeur	Noms des auteurs
Conceptualisation	B. Angoboy Ilondea, H. Beeckman, D.-Y. Ouédraogo, N. Bourland, T. De Mil, J. Van Den Bulcke, J. Van Acker, C. Couralet, C. Ewango, W. Hubau, B. Toirambe, J.-L. Doucet, A. Fayolle
Gestion des données	B. Angoboy Ilondea, H. Beeckman, J. Van Den Bulcke, J. Van Acker, C. Couralet, A. Fayolle
Analyse formelle	B. Angoboy Ilondea, H. Beeckman, D.-Y. Ouédraogo, T. De Mil, A. Fayolle
Méthodologie	B. Angoboy Ilondea, H. Beeckman, D.-Y. Ouédraogo, C. Ewango, W. Hubau, J.-L. Doucet, A. Fayolle
Écriture – Préparation de l'ébauche originale	B. Angoboy Ilondea, H. Beeckman, D.-Y. Ouédraogo, T. De Mil, A. Fayolle
Écriture – Révision et édition	H. Beeckman, D.-Y. Ouédraogo, N. Bourland, J. Van Den Bulcke, J. Van Acker, C. Couralet, B. Toirambe, A. Fayolle

Bois et Forêts des Tropiques - Revue scientifique du Cirad



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