

African Crop Science Journal, Vol. 23, No. 4, pp. 311 - 326
 Printed in Uganda. All rights reserved

ISSN 1021-9730/2015 \$4.00
 © 2015, African Crop Science Society

African Crop Science Journal by African Crop Science Society is licensed under a Creative Commons Attribution 3.0 Uganda License. Based on a work at www.ajol.info/ and www.bioline.org.br/cs
 DOI: <http://dx.doi.org/10.4314/acsj.v23i4.2>



RELATIONS ENTRE LA DIVERSITÉ ET LA BIOMASSE AÉRIENNE DES ESPÈCES ARBORESCENTES DANS LES AGROFORÊTS TRADITIONNELLES À BASE DE CACAOYERS: CAS DE LA LOCALITÉ DE LAKOTA (CÔTE D'IVOIRE)

VROH BI TRA AIMÉ¹, CISSÉ ABDOULAYE¹, ADOU YAO CONSTANT YVES^{1,2}, KOUAMÉ DJAHA³, KOFFI KOUAO JEAN⁴, KPANGUI KOUASSI BRUNO¹ et KOFFI BÉNÉ JEAN CLAUDE³

¹ UFR Biosciences, Université Félix Houphouët-Boigny, Côte d'Ivoire

² Département Recherche et Développement, CSRS-Ci, Côte d'Ivoire

³ UFR Environnement, Université Jean Lorougnon Guédé, Côte d'Ivoire

⁴ UFR Sciences de la Nature, Université Nagui Abrogoua, Côte d'Ivoire

Auteur pour correspondance : vrohbitra@gmail.com

(Received 2 January, 2015; accepted 9 November, 2015)

RÉSUMÉ

En matière de gestion durable des systèmes agroforestiers à base de cacao, il serait important de trouver un compromis pour à la fois conserver la biodiversité et les stocks de carbone ; ce qui constituerait une alternative écologiquement soutenable à l'agriculture conventionnelle. En Afrique sub-saharienne, peu d'études ont mis la lumière sur les relations éventuelles entre la biomasse végétale et la diversité biologique dans ces systèmes. La présente étude a permis de tester ces relations dans des agroforêts à cacao de Lakota en Côte d'Ivoire. Des cacaoyères et des forêts ont été inventoriées selon la méthode des transects à aire variable. Plusieurs indices floristiques, ont été calculés et la biomasse aérienne a été estimée, pour les espèces arborescentes de dbh > 2,5 cm. Au total, 215 espèces ont été dénombrées dans l'ensemble des biotopes dont 57,2 % en forêts anciennes, 50,2 % en forêts secondaires et 26 à 45 % dans les plantations. La biomasse aérienne des arbres sur pied dans les forêts anciennes est plus élevée (203,7 t ha⁻¹) que dans les plantations où la biomasse baisse jusqu'à 90,2 t ha⁻¹. Il n'existe pas de relations significatives entre la biomasse aérienne et la diversité des espèces dans les forêts. Dans les plantations âgées de plus de 15 ans, une forte diversité spécifique peut être bénéfique à 20 % dans l'augmentation de la biomasse sur pied. Les pratiques paysannes traditionnelle en cacao culture peuvent donc garantir conjointement, la diversité floristique et la biomasse qui est le facteur déterminant dans la séquestration du carbone.

Mots Clés: Réchauffements climatiques, système agroforestier, Côte d'Ivoire, activité anthropique

ABSTRACT

For sustainable management of cocoa based agroforestry systems, it is important to find a tradeoff to conserve both biodiversity and carbon stock; which would be an ecologically sustainable alternative to conventional agriculture. In Sub-Saharan Africa, few studies have tested relationships between plant biomass and biodiversity in these systems. This study analysed these relationships in Cocoa based agroforest in Lakota area in Côte d'Ivoire. Cocoa farms and forest patches were inventoried using the variable-area transect method. We considered all trees species with dbh > 2.5 cm. Pearson correlation was used to test probable links between aboveground biomass and diversity indexes. We recorded a total of 215 tree species in all habitats, of which 57.2% were in old growth forests, 50.2% in secondary forests and 26-45% in cocoa farms. Biomass stock of old growth forests was greater (203.7 t ha⁻¹) than in plantations, where it dropped to 90.2 t ha⁻¹. There was no significant relationship between aboveground biomass and floristic indices in forests. In old plantations of over 15 years old, high species

diversity could contribute up to 20% in the aboveground biomass. The conservation of floristic diversity in cacao based agroforestry systems may represent an important factor in mitigating global warming, through the storage of large amounts of carbon.

Key Words: Climate change, cocoa based agroforestry system, Côte d'Ivoire, human activities

INTRODUCTION

Les forêts tropicales sont les écosystèmes terrestres les plus diversifiés (Poorter *et al.*, 2004 ; Sheil *et al.*, 2004 ; Schroeder *et al.*, 2010 ; Stahl et Christopherson, 2010). Ces forêts renferment plus de la moitié des espèces qui peuplent la terre, avec un fort taux d'endémisme (Parmentier *et al.* 2007). Elles produisent aussi une grande quantité de biomasse végétale aérienne. Elles ont, par conséquent, une forte capacité à séquestrer le carbone (Chave *et al.*, 2001 ; Chave *et al.*, 2005). De plus, elles sont, après l'océan, les principaux puits de dioxyde de carbone, gaz qui est l'une des causes du réchauffement de notre planète (Pan *et al.* 2011).

Malgré leur diversité spécifique importantes et leur rôle dans la réduction des gaz à effet de serre, les forêts tropicales ont connu ces dernières décennies, une dégradation allant jusqu'à la perte de superficies de plus en grandes au profit des espèces cultivées (Altieri et Pengue, 2006; FAO, 2006). Les différents impacts néfastes de l'intensification agricole ont amplifié divers problèmes environnementaux. Il s'agit essentiellement des problèmes de déforestation, d'érosion, de désertification, de perte de biodiversité et de contamination de l'eau potable (Ash *et al.*, 2011). Les conséquences liées à cette déforestation sont diverses. Parmi elles, figurent en premier lieu, la perte de la biodiversité forestière exacerbée par des activités humaines (Montagnini et Nair, 2004 ; Ghazoul et Sheil, 2010). De plus en plus, lors des négociations internationales, notamment dans le cadre du mécanisme de réduction des émissions de gaz à effet de serre issues de la déforestation et de la dégradation des forêts (REDD+), en matière de gestion des forêts tropicales et des écosystèmes anthropisés, l'une des questions principales est : comment trouver des stratégies durables pour, à la fois conserver la biodiversité et les stocks de carbone (Scheldeman et van Zonneveld, 2012 ; Day *et al.*, 2013).

En quête d'une alternative écologiquement soutenable, socialement acceptable et économiquement profitable à l'agriculture conventionnelle, plusieurs chercheurs ont proposé des systèmes agroforestiers, une activité agricole complexe intégrant les arbres aux cultures et ou à l'élevage du bétail (Nair, 1993). Cette activité représente aux yeux des chercheurs, une des solutions pour concilier la production agricole et la protection de l'environnement (Parrish *et al.*, 1998).

Parmi les systèmes agroforestiers tropicaux, ceux à base de cacaoyers, ont fait l'objet de nombreuses études qui ont permis de rendre compte de la diversité des espèces végétales et animales, qu'ils renferment (Duguma, 1998; Parrish *et al.*, 1998; Power et Flecker, 1998; Leakey, 2001; Schroth *et al.*, 2004). Ces études sont unanimes sur le fait que les systèmes agroforestiers à base de cacaoyers abritent de nombreuses espèces par rapport aux plantations monoculturelles. D'autres études ont aussi permis de démontrer leur importance dans la séquestration du carbone atmosphérique (Stephan-Dewenter *et al.*, 2007; Smiley et Kroschel, 2008 ; Duguma *et al.*, 2001 ; Kotto-Same *et al.*, 1997 ; Gockowski et Sonwa, 2011 ; Somarriba *et al.*, 2013).

Cependant, plusieurs points sombres restent à éclaircir quant aux relations pouvant exister entre la forte diversité floristique et la biomasse végétale aérienne des espèces dans les systèmes agroforestiers à base de cacaoyers. La détection de cette relation permettrait d'avoir une idée du compromis entre la diversité biologique dans les agroforêts et leur capacité à séquestrer du carbone. En forêt tropicale par exemple, il est admis que la diversité des espèces végétales, augmente la biomasse des arbres sur pied (Naeem *et al.*, 1996 ; Chapin *et al.*, 2000, Pacala et Kinzig, 2002 ; Diaz *et al.*, 2009 ; Ruiz-Jean et Potvin, 2010 ; Chisholm *et al.*, 2013). Dans les plantations en générale et les cacaoyères en particulier, de telles relations ont été rarement étudiées.

Dans la présente étude, l'hypothèse selon laquelle la diversité des espèces végétales, affecte la biomasse des arbres sur pied, a été testée. L'objectif principal a été de comparer les variations du stock de biomasse aérienne des arbres dans les plantations cacaoyères à celles observables dans des forêts. Plus spécifiquement, il s'est agi de quantifier les diversités floristiques et la biomasse sur pied des espèces arborescentes, dans chaque biotope. Des relations pouvant exister entre la diversité végétale et les quantités de biomasse végétale aérienne, ont été évaluées par la suite.

MATERIELS ET METHODES

Site d'étude. La localité de Lakota est située dans le Centre-ouest de la Côte d'Ivoire. L'étude a été réalisée dans quatre villages: Gbahiri, Moussadoukou, Gagoré et Satrako. Ces villages ont été choisis sur la base des informations disponibles sur leur monographie, auprès des agents de l'administration décentralisée de l'Agence National d'Appui au Développement Rural (ANADER). Il s'agit des villages qui abritent des paysans qui cultivent principalement le cacao sous forme d'agroforêts traditionnelles. Aussi, leur activité économique principale, est l'agriculture, dominée par le cacao, faisant de toute la zone, un front pionnier dans sa production entre 1960 et 1970 (Ruf, 1991 ; 1995 ; CEPRASS, 2002).

Le climat de la localité présente deux principales saisons: une saison sèche qui s'étend de novembre à février et une saison humide de mars à octobre. Les précipitations annuelles sont comprises entre 1000 et 1500 mm. La température moyenne annuelle est de 26°C. La végétation est caractérisée par la forêt mésophile désignée couramment sous le nom de forêt dense semi-décidue (Mangenot, 1955). L'on y rencontre aujourd'hui, de rares fragments de forêts résiduelles disséminés dans un vaste espace agricole.

Collecte des données. Dans chaque village, une interview a été réalisée en focus groupe pour déterminer les paysans ayant des fragments de forêts anciennes ou secondaires et des agroforêts à cacao; c'est-à-dire des plantations

de cacaoyers comportant au moins 5 à 6 arbres émergents par hectare au sens de (Rice et Greenberg, 2000). Au cours de l'interview, les paysans ont été recensés sur la base des âges des différentes plantations de cacaoyers qu'ils possèdent ainsi que ceux des fragments de forêts résiduelles.

La méthode des transects à aire variable (Sheil *et al.*, 2003, 2004) a servi de base pour les inventaires floristiques. La méthode a l'avantage de permettre l'exploration des résultats indépendamment de la surface échantillonnée (Parker, 1979 ; Engeman *et al.*, 2005).

Pour la mise en place des transects, trois catégories d'individus d'arbres ont été définies selon trois classe de diamètre : les recrues ligneux (2,5 cm < dbh > 5 cm), les jeunes arbres (5 cm < dbh > 10 cm), et les arbres matures (dbh > 10 cm). Nous avons déterminé l'apport potentiel de ces trois catégories dans la conservation de la biodiversité, dans les différents biotopes. La superficie totale d'un transect était de 1600 m² (40 m x 40 m) pour les arbres matures, 400 m² (10 m x 40 m) pour les individus jeunes et de 200 m² (5 m x 40 m) pour les recrues ligneux. Durant les travaux de terrain, des récoltes d'échantillons d'espèces, ont été faites pour confirmation à partir des spécimens de l'Herbier National de Côte d'Ivoire (*Herbarium Ivorensis*, UCJ), hébergé au Centre National de Floristique de l'Université Félix Houphouët-Boigny.

Analyse des données

Composition et estimation de la richesse et de la diversité floristique. Pour chaque biotope, la chorologie de toutes les espèces, a été déterminée en utilisant les grandes subdivisions phytogéographiques de White (1983). Cette subdivision a permis de distinguer les espèces des Régions phytogéographiques Guinéo-Congolaise (GC), Soudano-Zambézienne (SZ) et la zone de transition entre ces deux grandes régions (GC-SZ). Toutes les espèces ne se rencontrant naturellement pas dans ces trois zones, ont été considérées comme exotiques. Dans la région Guinéo-Congolaise, un accent a été mis sur Western Guineo-Congolian species (GCW) qui sont des espèces endémiques des forêts de l'Afrique de l'Ouest. Le catalogue

des plantes vasculaires de la Côte d'Ivoire (Aké-Assi, 2001-2002), a servi de base pour la détermination de la chorologie des espèces.

Plusieurs indices floristiques ont été calculés pour chaque biotope et en distinguant les arbres jeunes, des arbres matures et des recrues ligneux. Le nombre d'espèces observées (Sobs) a été déterminé ainsi que des valeurs des estimateurs non paramétriques de la richesse (Chazdon *et al.*, 1998). Il s'est agi de Abundance-based Coverage Estimator (ACE) et Chao 2. Ces deux estimateurs sont donnés par les formules suivantes :

$$ACE = S_a + \frac{S_{pa}}{\hat{c}_{ACE}} + \frac{f_i}{\hat{c}_{ACE}} Y_{ACE}^2$$

$$Chao\ 2 = Sobs + \left(\frac{Q_1^2}{Q_2} \right)$$

Dans ces formules, S_a est le nombre d'espèces abondantes (représentées par plus de 10 individus) ; S_{pa} désigne le nombre d'espèces peu abondante ou rares (représentées par au plus 10 individus) ; \hat{c}_{ACE} est le facteur correctif ; f_i est le nombre d'espèces représentées par exactement i individus ; \hat{a}_{Acc} représente le nombre d'espèces présentes dans exactement i unités d'échantillonnages et Q_1 et Q_2 représentent respectivement les nombres d'espèces rencontrées uniquement dans un et deux relevés. Ces estimateurs ont permis d'évaluer les richesses spécifiques réelles en tenant compte des espèces rares et moins fréquentes.

La détermination de la diversité floristique a été faite par le biais des courbes aires-espèces, des estimateurs des indices de diversité de Shannon (1948), de Simpson (1949) et l'Alpha-Fischer (Magurran, 2004). Les différents estimateurs ont été calculés à l'aide du logiciel EstimateS.

Estimation de la biomasse aérienne. Les quantités de biomasse aérienne des différents individus d'arbre ont été déterminées à l'aide de l'équation allométrique de Chave *et al.* (2005) pour les forêts tropicales semi-décidues. En tenant compte du domaine de validité de l'équation, l'estimation de la biomasse n'a concerné que les

individus dont le dbh est ≥ 5 cm. La formule mathématique de l'équation est la suivante :

$$B = \rho \exp[-1,499 + 2,148 \ln(D) + 0,207 \ln(D^2) - 0,0281 \ln(D^3)]$$

Dans cette formule, B est la biomasse mesurée en tonne par hectare, D est le diamètre ou dbh mesuré en cm ; ρ la densité spécifique d'une espèce exprimée en $g\ cm^{-3}$. La détermination de la densité spécifique a été faite en utilisant la base *Global wood density database* (Zanne *et al.*, 2009). Dans le cas où l'information sur la densité de l'espèce et du genre correspondant, n'existe pas dans cette base, nous avons utilisé la valeur par défaut ($\rho_{défaut} = 0,58\ g\ cm^{-3}$) pour les forêts tropicales d'Afrique (Reyes *et al.*, 1992).

Mesure de corrélation entre la biomasse aérienne et la diversité. Pour toutes les catégories d'arbres (recrus ligneux, arbres jeunes et matures), les indices floristiques (richesse observée, ACE, chao 2, nombres de singletons et de doubletons, Shannon, Simpson et Alpha-Fischer) ont été recalculés par parcelle pour chaque biotope. Bien que les biomasses des recrues ligneux n'aient pas été déterminées, nous avons testé des relations pouvant exister entre leur richesse, leur diversité et les biomasses des arbres jeunes et matures. Pour les arbres jeunes et matures, les indices floristiques ont été, ensuite, confrontés aux valeurs de biomasse aérienne, correspondantes, pour tester d'éventuels liens entre eux. Des tests de corrélation de Pearson ont été réalisés, à cet effet.

RÉSULTATS

Richesse, composition et diversité des espèces arborescentes. A l'issue de l'interview, les plantations ont été regroupées par classes d'âge de 0 à 5 ans (PL 0-5), de 6 à 15 ans (PL 6-15) et de plus de 15 ans (PL +15). Ce regroupement en classe a tenu compte des observations faites par les paysans. Selon eux, les PL 0-5 sont, en général, considérées comme de jeunes plantations qui étaient juste en phase de production, celles dont l'âge est comprises entre 6 et 15 ans, sont en

phase de production exponentielle, et enfin, celles âgées de plus de 15 ans représentent les plantations les plus âgées dont la production commence à décroître. Pour les fragments de forêts, deux classes d'âge ont été constituées. Les forêts âgées de plus de 40 ans, considérées comme des forêts anciennes (FA) et celles âgées de 20 à 40 ans, prises comme des forêts secondaires (FS). Cette distinction en forêts ancienne et secondaire a été également faite sur la base des perceptions des paysans qui considèrent les fragments de plus de 40 ans, comme des « forêts noires » et ceux d'âge compris entre 20 et 40 ans, comme des « terres en repos ».

Au total, 7 transects (1,12 ha) ont été inventoriés dans les forêts anciennes, 7 (1,12 ha) dans les fragments forestiers âgés de 20 à 40 ans. Dans les plantations jeunes, il s'est agit de 9 transects (1,44 ha) contre 17 (2,72 ha) et 22 (3,52 ha) respectivement dans les plantations d'âge moyen et plus âgées.

Au total 2632 individus d'espèces arborescentes de dbh > 2,5 cm, ont été dénombrées dans l'ensemble des biotopes. Ces individus se répartissent entre 215 espèces, 134 genres et 55 familles. Le nombre total d'espèces observées dans les forêts anciennes est de 123, soit 57,2 % de toutes les espèces, contre 50,2 % dans les forêts secondaires et 26 à 45 % dans l'ensemble des plantations.

Les espèces les plus représentatives en nombre d'individus, dans les forêts anciennes (Fa) et secondaires (Fs), sont : *Baphia nitida* (106 individus), *Funtumia elastica* (100 individus), *Microdesmys keayana* (64 individus), *Trichilia heudelotii* (61 individus) et *Carapa procera* (56 individus). Pour les plantations prises dans leur ensemble, les espèces les plus représentatives en individus sont *Cola nitida* (137 individus); *Spondias mombin* (96 individus); *Ficus exasperata* (87 individus); *Persea americana* (72 individus) et *Ricnodendron heudelotii* (53 individus).

Dans les forêts, les Meliaceae et les Moraceae sont les familles les plus représentées, avec 8 espèces chacune. Tandis que dans les plantations, les Mimosaceae et les Caesalpiniaceae dominent avec 5 à 9 espèces chacune (Tableau 1).

TABLEAU 1. Richesse et composition floristique globale des différents biotopes

Biotopes	Sobs	Genres	Familles	GC	E	SZ	GCW	Familles prépondérantes
Fa	123	97	34	69,3	2,0	0	12,4	Meliaceae, Moraceae : (8 espèces) Euphorbiaceae, Sterculiaceae : (7 espèces)
Fs	108	81	28	48,2	2,2	15,3	9,9	Meliaceae, Sterculiaceae : (8 espèces) Caesalpiniaceae, Moraceae : (7 espèces)
PL+15	97	66	26	28,7	55,1	2,2	0	Meliaceae, Mimosaceae : (5 espèces) Moraceae, Sterculiaceae : (4 espèces)
PL6-15	56	55	25	17,3	61,3	5,7	0	Mimosaceae, Moraceae : (7 espèces) Rutaceae, Sterculiaceae : (5 espèces)
PL0-5	76	47	21	37,4	33,6	4,4	0	Moraceae (9 espèces) Sterculiaceae (8 espèces) Meliaceae, Mimosaceae : (7 espèces)
Total	215	134	55	-	-	-	-	Moraceae, Sterculiaceae : (13 espèces) Caesalpiniaceae (9 espèces)

Fa = forêts anciennes ; Fs = forêts secondaires ; PL_{i-j} = plantation d'âge variant de i à j ; GC = Guinée-Congolais ; E = exotique ; SZ = Soudano-Zambézienne ; GCW = Wersterm Guineo-Congolien species ; Sobs : richesse spécifique observée

Du point de vue phytogéographique, les espèces guinéo-congolaises (GC) sont les plus nombreuses dans les forêts anciennes (69,3 %) et secondaires (48,25 %). Celles endémiques aux blocs forestiers de l'Afrique de l'Ouest (GCW) ont une proportion de 12,4 %. En forêt secondaire, ce sont les espèces Soudano-Zambézienne (SZ = 15,3) qui viennent en seconde position. Dans les plantations âgées de plus de 5 ans, ce sont les espèces exotiques qui sont les plus nombreuses ; leurs proportions varient de 55,1 à 61,3 %. Dans les jeunes plantations (moins de 5 ans), les espèces exotiques et guinéo-congolaises avec respectivement 33,6 et 37,4 % sont les plus nombreuses.

Dans la catégorie des recrues ligneux (2,5 < dbh < 5 cm), les forêts anciennes et secondaires renferment plus d'individus; 213 et 214 individus.ha⁻¹ respectivement. Dans ces mêmes formations le nombre d'espèces recensées, est plus élevé dans les forêts anciennes (ACE=107,8). Elles sont suivies des forêts secondaires (ACE = 74,9). Les valeurs des autres indices floristiques

estimés (chao 2, Shannon, Alpha et Simpson), sont également plus élevés dans les forêts anciennes et secondaires (Tableau 2). Dans les plantations, les recrues ligneux sont représentés seulement par 37 à 78 individus.ha⁻¹ (Tableau 2). Leurs richesses y sont de 11,7 à 36,7 % de celles des forêts anciennes, avec la plus faible valeur pour les jeunes plantations. Dans cette catégorie d'arbres, le courbe aires-espèces atteint son plateau dans les forêts secondaires et les plantations, ce qui n'est pas le cas dans les forêts anciennes (Fig. 1).

Pour la catégorie des jeunes arbres (5 d'' dbh < 10 cm), ce sont les forêts secondaires qui sont les plus denses (211 individus.ha⁻¹). Elles sont aussi les plus riches (ACE = 131,6 ; chao 2 = 68). Elles sont par contre moins diversifiées que les forêts anciennes (Tableau 2). Comparativement aux forêts secondaires et anciennes, l'on rencontre environ 100 espèces (5 < dbh < 10 cm) de moins dans les plantations. La diversité des espèces, est croissante des plus jeunes plantations aux plus âgées bien que la densité

TABLEAU 2. Valeurs calculées des indices floristiques des différents biotopes

Catégorie	Biotopes	Densité (individus ha ⁻¹)	ACE	Chao 2	Alpha	Shannon	Simpson	Biomasse végétale aérienne (t.ha ⁻¹)
Recrus ligneux	fa	213	107.8	64	31.0	3.6	20.9	
	fs	214	74.9	54	23.3	3.4	18.5	
	PL_0-5	37	12.7	12	6.2	2.2	6.9	
	PL_6-15	78	39.6	12	3.9	1.5	3.2	
	PL_+15	78	15.9	14	4.9	2.1	5.9	
Jeunes arbres	fa	172	81.0	62	34.8	3.6	19.1	12.8
	fs	211	131.6	68	34.8	3.6	18.4	22.3
	PL_0-5	29	42.1	17	17.21	2.5	8.3	1.9
	PL_6-15	37	19.1	14	8.2	2.3	7.3	1.4
	PL_+15	75	24.2	15	5.6	1.7	2.8	1.9
Arbres matures	fa	420	208.1	98	65.8	4.2	40.7	203.7
	fs	270	135.0	84	41.8	3.9	34.7	132.6
	PL_0-5	331	127.1	53	31.3	3.7	33.8	136.7
	PL_6-15	139	66.5	76	30.9	3.5	18.2	90.2
	PL_+15	226	165.6	103	38.5	3.7	21.8	186

Fa = forêts anciennes ; Fs = forêts secondaires ; PL_{i-j} = plantation d'âge variant de i à j ; ACE = Abundance-based Coverage Estimator ; Chao 2 = Estimateur du nombre minimum d'espèces ; Shannon = indice de diversité de Shannon ; Simpson = indice de diversité de Simpson

des tiges varie dans le sens inverse. Pour ces jeunes arbres, le plateau des courbes aires-espèces, n'est pas atteint dans les forêts anciennes et secondaires. Ces deux types de forêts ont des richesses presque égales pour les mêmes superficies d'inventaire. Au niveau des plantations, les courbes restent en dessous de celles des forêts avec une richesse en jeunes arbres, plus grandes dans les cacaoyères plus jeunes (Fig. 1).

Dans la catégorie des arbres matures (10 cm < dbh), ce sont les forêts anciennes qui sont les plus denses (420 individus.ha⁻¹) ; ensuite suivent les plantations les plus jeunes avec 331 individus.ha⁻¹ et les forêts secondaires avec 270 individus.ha⁻¹. Les plantations de plus de 15 ans ont une plus grande diversité que leur homologue d'âge inférieur. La courbe aires-espèces montre que dans les forêts anciennes, après un inventaire dans 3,84 ha, le plateau n'est pas atteint ; ce qui n'est pas le cas dans les plantations et les forêts secondaires (Fig. 1). Aussi, pour les forêts secondaires comme anciennes, ces courbes sont au dessus de celles des plantations pour une même superficie d'inventaire.

Stock de biomasse aérienne dans les différents biotopes. En considérant les arbres matures (dbh >10 cm), le stock de biomasse aérienne des forêts anciennes, est plus grand (203,7 t ha⁻¹). Celui des forêts secondaires (132,6 t ha⁻¹) est inférieur aux stocks de carbone dans les plantations jeunes (136,7 t ha⁻¹) et plus âgées (186 t ha⁻¹). Les plantations âgées de 6 à 15 ans ont les plus faibles stocks de carbone (90,2 t ha⁻¹). Pour les jeunes arbres, la plus grande biomasse aérienne (22,3 t ha⁻¹) est obtenue dans les forêts secondaires. Cette valeur représente 16,8 % du stock de biomasse dans les arbres matures des forêts secondaires. Dans les forêts anciennes, le stock de biomasse des arbres jeunes (12,8 t ha⁻¹) représente 6,3 % de celui des arbres matures. Dans les plantations, ces proportions du stock de biomasse des jeunes arbres (1,4 à 1,9 t ha⁻¹) varient de 1,02 à 1,5 % de celui des arbres matures.

Biomasse aérienne et indices floristiques dans les forêts et les plantations. L'analyse des résultats des tests de corrélation entre les quantités de biomasse aérienne des arbres

(matures et des jeunes arbres) et les indices de diversité floristique correspondants, révèle quatre situations. La première est l'absence de relation significative entre les quantités de biomasse aérienne (jeunes arbres et arbres matures) et les indices floristiques dans les forêts secondaires (Tableau 3).

La deuxième situation est relative aux relations significatives entre la biomasse des arbres matures et certains indices floristiques. Ces relations sont observées majoritairement dans les forêts anciennes dans le cas des catégories des arbres jeunes et des recrues ligneux et dans les plantations âgées de plus de 15 ans pour les arbres matures (Tableau 3). Dans les forêts anciennes, toutes des corrélations sont significativement positives entre la biomasse des arbres matures et le nombre de singleton ($r^2 = 74,1 \%$), les diversités Alpha-Fischer ($r^2 = 68,1 \%$) et Shannon ($r^2 = 66,1 \%$) des arbres jeunes. Il s'agit aussi de corrélations positives entre la biomasse des arbres matures et le nombre de Doubletons ($r^2 = 66,3 \%$), les diversités Alpha-Fischer ($r^2 = 66,7 \%$), Shannon ($r^2 = 68,4 \%$) et Simpson ($r^2 = 73,9 \%$) des recrues ligneux.

Dans les plantations âgées de plus de 15 ans, l'on observe des corrélations positives entre la biomasse aérienne des arbres matures et le nombre de singleton ($r^2 = 20,2 \%$), les indices ACE ($r^2 = 23,0 \%$) et chao 2 ($r^2 = 20,2 \%$).

La troisième situation est l'existence de corrélations significatives positives ou négatives entre la biomasse des arbres jeunes et certains indices floristiques. Ces relations ne sont observées que dans les plantations jeunes et plus âgées (Tableau 3). Il s'agit des corrélations positives entre la biomasse aérienne des jeunes arbres et chao 2 des arbres matures ($r^2 = 51,3 \%$; $p < 0,05$). L'on observe aussi des corrélations positives dans ces plantations, entre la biomasse aérienne des jeunes arbres et le nombre de Singletons et l'indice ACE ($r^2 = 50,4 \%$) pour les recrues ligneux. Dans les plantations plus âgées, il existe des corrélations négatives entre la biomasse des jeunes arbres et les indices floristiques Alpha ($r^2 = 18,9 \%$) et chao 2 ($r^2 = 21,2 \%$) pour les arbres matures. Pour les jeunes arbres, il existe également des corrélations négatives significatives entre leur biomasse aérienne et leur richesse observée ($r^2 = 18,6 \%$), le

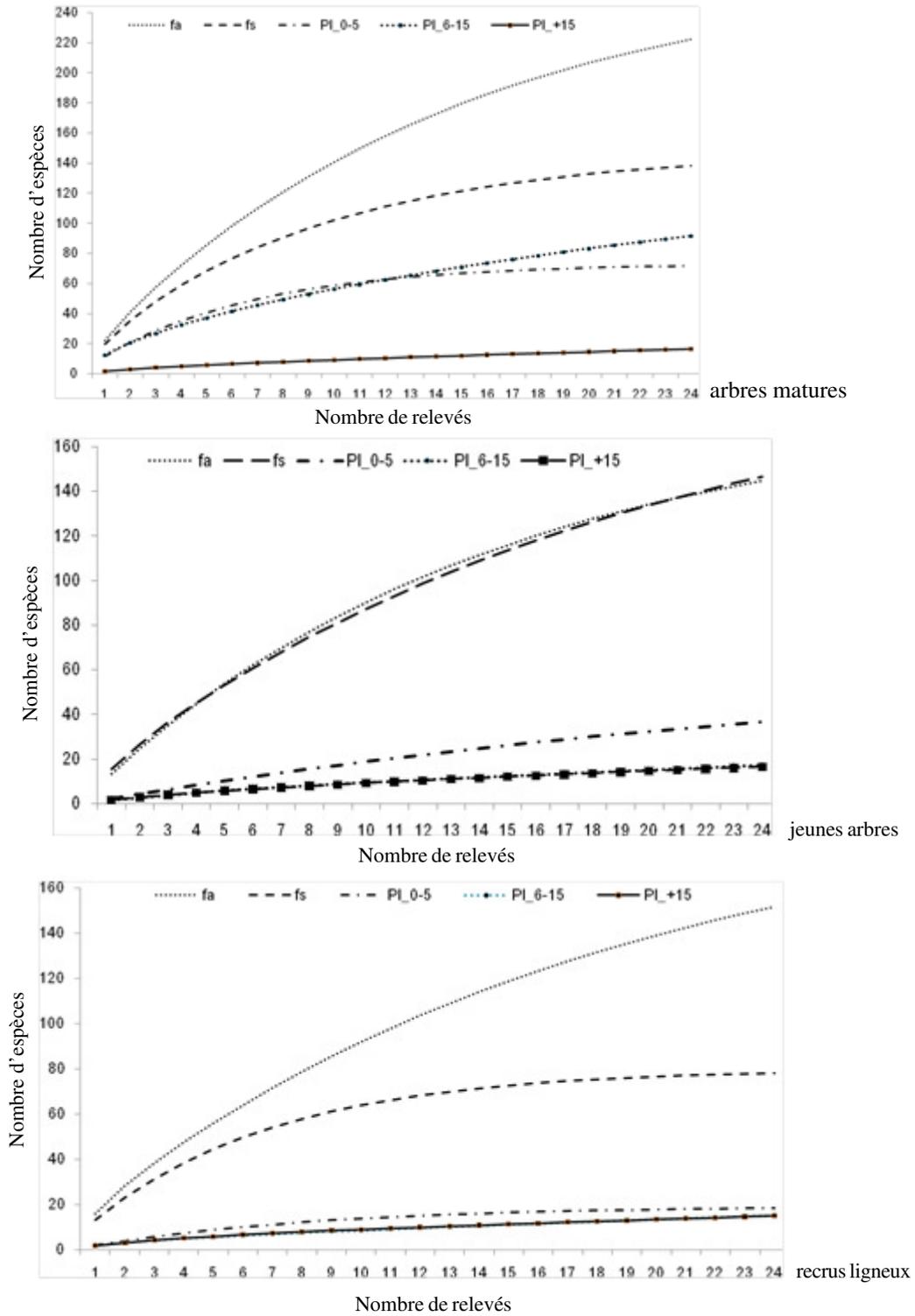


Figure 1. Courbe cumulative des espèces dans les différents biotopes.

Fa = forêts anciennes ; Fs = forêts secondaires ; PI_{i-j} = plantation d'âge variant de i à j

TABLEAU 3. Matrice de corrélation de Pearson entre les biomasses des arbres et des indices floristiques

		Biomasse des jeunes arbres					Biomasse des arbres matures				
		Fa	Fs	PI 0-5	PI 6-15	PI + 15	Fa	Fs	PI 0-5	PI 6-15	PI + 15
Arbres matures	Sobs	0.11	0.08	0.55	0.3	-0.35	0.75	0.11	-0.34	-0.09	0.35
	Singleton	0.13	0.14	0.54	0.31	-0.34	0.76	0.08	-0.31	-0.09	0.45
	Doubleton	0.09	0.16	0.52	0.3	-0.31	0.74	-0.02	-0.32	-0.13	0.19
	ACE	0.09	0.13	0.59	0.31	-0.36	0.74	0.09	-0.36	-0.1	0.48
	Chao 2	-0.21	-0.35	0.72	0.29	-0.46	0	0.18	-0.39	-0.07	0.48
	Alpha	0.17	0.15	0.49	0.31	-0.44	0.78	0.07	-0.27	-0.1	-0.09
	Shannon	0.26	0.15	0.28	0.31	-0.24	0.81	0.07	-0.09	-0.12	0.12
	Simpson	0.19	0.09	-0.65	0.29	-0.07	0.79	0.09	0.67	-0.28	-0.51
Arbres jeunes	Sobs	0.18	0.05	0.29	0.3	-0.43	0.79	0.13	-0.38	-0.09	-0.14
	Singleton	0.52	0.06	0.28	0.32	-0.31	0.85	0.11	-0.37	-0.09	-0.36
	Doubleton	0.21	0.02	0.32	0.22	-0.47	0.81	0.16	-0.37	-0.14	0.36
	ACE	0.27	0.09	0.26	0.3	-0.24	0.81	0.09	-0.35	-0.07	-0.42
	Chao 2	0.08	0.06	0.31	0.35	-0.3	-0.36	0.08	-0.42	-0.09	-0.34
	Alpha	0.36	0.09	-0.03	0.2	0.38	0.83	0.09	-0.12	0.02	-0.15
	Shannon	0.3	0.14	0.38	0.32	-0.55	0.81	0.07	-0.44	-0.12	-0.02
	Simpson	0.57	0.29	0.42	-0.34	-0.291	0.71	0.04	-0.29	0.12	-0.03
Recrus ligneux	Sobs	0.14	0.08	0.69	0.32	-0.29	0.77	0.11	-0.42	-0.09	0.09
	Singleton	0.15	0.12	0.71	0.34	-0.36	0.77	0.05	-0.53	-0.11	0.38
	Doubleton	0.18	0.03	-0.62	0.3	-0.04	0.81	0.19	0.75	-0.07	-0.4
	ACE	0.15	0.1	0.71	0.31	-0.35	0.77	0.07	-0.54	-0.07	0.38
	Chao 2	0.04	0.33	0.69	0.18	-0.32	0.58	-0.17	-0.45	0.08	0.09
	Alpha	0.24	0.13	-0.36	0.37	0.27	0.82	0.07	0.04	-0.16	-0.07
	Shannon	0.31	0.16	0.39	0.33	-0.16	0.83	0.06	0.01	-0.12	-0.05
	Simpson	0.47	0.19	0.04	-0.17	-0.26	0.86	0.04	0.49	0.12	-0.2

Relations entre la diversité et la biomasse aérienne

Les valeurs des coefficients en gras, sont celles qui sont significatives (corrélation de Pearson : $p < 0,05$). Fa = forêts anciennes ; Fs = forêts secondaires ; PI_{i-j} = plantation d'âge variant de i à j ; ACE = Abundance-based Coverage Estimator ; Chao 2 = Estimateur du nombre minimum d'espèces ; Shannon= indice de diversité de Shannon ; Simpson = indice de diversité de Simpson ; Alpha = indice Alpha-Fischer

nombre de Doubleton ($r^2 = 21,6 \%$) et l'indice de Shannon ($r^2 = 30,5 \%$).

DISCUSSION

Les biotopes inventoriés sont des forêts âgées de plus de 40 ans, des forêts secondaires dont l'âge varie de 20 à 40 ans et des plantations de différents âges. Tous ces biotopes sont soumis aux activités des populations rurales de Lakota. Les forêts étant d'accès libre, elles sont régulièrement pénétrées par les populations rurales à la recherche de nombreuses plantes à diverses vertus (médicinal, cueillette, ...) et également pour la chasse. Ces forêts subissent aussi une intense exploitation non contrôlée pour la production des bois d'œuvre ou du charbon. Dans les plantations, les techniques culturales sont entièrement traditionnelles. Il n'y a pas de gestion intégrée des déprédateurs. La lutte intégrée contre les maladies et les insectes nuisibles du cacaoyer, l'utilisation des engrais sont quasiment absentes. Les antécédents culturaux sont essentiellement des forêts secondaires ou anciennes. Ces plantations de cacaoyers comportant plus de 5 arbres matures par hectare, peuvent être qualifiées de système agroforestier complexe (Rice et Greenberg, 2000). Dans ce contexte de gestion des forêts et des plantations villageoises, l'étude s'est basée sur la caractérisation de la richesse et la diversité des espèces arborescentes d'une part et d'autre part, les quantités de biomasse aérienne correspondante. Nous tentons aussi d'identifier et d'expliquer dans les forêts et les plantations cacaoyères de Lakota, les relations éventuelles entre la biomasse aérienne et les indices floristiques.

Que l'on considère les arbres matures, les jeunes arbres ou les recrues ligneux, les résultats de cette étude, montrent que les forêts anciennes sont les plus diversifiées en espèces arborescentes, suivies des forêts secondaires. Les plantations sont les moins diversifiées. Aussi, les densités des arbres dans les plantations sont moins élevées que celles des forêts. Le passage des forêts en plantations cacaoyères bien qu'étant sous la forme de système agroforestier traditionnel, entraîne donc l'élimination de plusieurs espèces natives. Cette élimination est

à la base de la baisse de la proportion des espèces Guinéo-Congolaises et Guineo-Congolian West (White, 1983) dans les plantations, au profit des espèces exotiques. Les effets des coupes de tiges d'arbres pour la mise en place des cultures et pendant la phase culturale, se font plus sentir dans les catégories des recrues ligneux et des jeunes arbres (dbh < 10 cm). Ainsi, des espèces dont les tiges matures dépassent rarement 10 cm telles que *Baphia nitida* et *Microdesmys keayana*, sont quasiment absentes dans les plantations. Aussi, dans les plantations les plus âgées, le tapis de feuilles mortes de cacaoyers, qui jonche le sol, empêche en grande partie la germination des espèces ; ce qui favorise une déficience dans la régénération ou des difficultés dans l'établissement des espèces, sous les cacaoyers.

Les nombres d'espèces dans les plantations cacaoyères de Lakota (56 à 97 espèces) restent inférieurs à la majorité des richesses obtenues dans des systèmes agroforestiers tropicaux à base de cacao. Au Nigeria, par exemple, Bobo *et al.* (2006) ont recensé 206 espèces et Zapfack *et al.* (2002), 116 espèces arborescentes. Il en est de même dans les agroforêts à cacao de l'Est du Ghana ; 116 espèces recensé par Osei-Bonsu *et al.* (2003). Des inventaires des arbres de dbh supérieurs ou égal à 5 cm ont permis de recenser aussi plus d'espèces (105 espèces) au Sud du Brésil (Rolim et Chiarello, 2004). Cependant les plantations cacaoyères de Lakota ont des richesses comparables aux résultats des études menées au Cameroun par Jeofack *et al.* (2013) avec 59 espèces et Laird *et al.* (2007) avec 50 espèces. Au Nigeria, Oke et Olatiilu (2011) ont obtenu une richesse de 76 espèces dans les plantations cacaoyères de la réserve forestière de Ogbese. Toutes ces variations de la richesse en espèces compagnes du cacaoyer dans les plantations, témoignent de l'importance des choix ou des préférences des paysans dans la mise en place de la culture et pendant la phase de production. En effet, pour le paysans, le choix d'une espèce compagne dans la cacaoculture, qu'elle soit native ou exotique, répond aux double souci de trouver un équilibre approprié d'ombrage et identifier des arbres compatibles aux cacaoyers, de sorte à optimiser le rendement en fève (Sonwa *et al.*, 2007).

En considérant les arbres matures (dbh e" 10 cm), le stock de biomasse aérienne des forêts anciennes est plus grand (203,7 t ha⁻¹). Celui des forêts secondaires est de 132,6 t ha⁻¹. Selon Lewis *et al.* (2014), dans la zone frontalière du Sud-est de la Côte d'Ivoire, la biomasse végétale aérienne en forêt, varie de 240 à 335 t ha⁻¹. Les mêmes auteurs ont rapporté pour la zone du Sud-ouest de la Côte d'Ivoire, des valeurs variant de 336 à 426 t ha⁻¹. En se référant à cette étude, toutes les valeurs de biomasse végétale aérienne, obtenues en forêt anciennes comme secondaires dans la zone de Lakota, sont inférieures. Les stocks de biomasse aérienne obtenus, sont faibles car l'étude a lieu en zone de forêt semi-décidue alors que les valeurs mentionnées par Lewis *et al.* (2014), sont déterminées pour les forêts denses humides du Sud de la Côte d'Ivoire. En effet dans les forêts denses humides tropicales telles que celles du Sud de la Côte d'Ivoire, les densités des individus (dbh e" 10 cm) varie de 450 à 750 individus ha⁻¹ pour des aires basales allant de 25 à 50 m² ha⁻¹ (Pascal, 2003). Les valeurs de ces deux paramètres, dont dépend à priori, fortement la biomasse végétale aérienne (Day *et al.*, 2013), sont faibles pour les biotopes inventoriés. Elles sont, cependant, supérieures à celles des forêts semi-décidues semblables (pluviométrie annuelle comprise entre 800 et 1100 mm), de Vénézuéla (Delaney *et al.*, 1997), de Mexique (Jaramillo *et al.*, 2003), du Sud de l'Asie (Brown *et al.*, 1995) et au Madagascar (Raherison et Grouzis, 2005) où la biomasse aérienne varie de 54 à 126 t ha⁻¹.

Des forêts anciennes aux vieilles plantations, l'on assiste à des pertes de biomasse végétales aériennes allant de 8 à 32 % avec le pic de 56 % observé pendant la phase de production exponentielle (6 à 15 ans). En Indonésie la transformation des forêts anciennes en agroforêt à base de cacao, entraîne une baisse de la biomasse, variant de 75 à 88 % (Stephan-Dewenter *et al.*, 2007; Smiley et Kroschel, 2008). En Centre-Afrique, la perte est de 50 % (Duguma *et al.*, 2001). Elle est de 38 % (Kotto-Same *et al.*, 1997) et varie de 15 à 75 % au Ghana d'après les études de Gockowski et Sonwa (2011). D'une Région à une autre, la variation des pertes de biomasse aérienne dans les cacaoyères, traduirait des différences dans les techniques culturales des paysans. Dans les zones de Lakota, lors de la

mise en place des plantations, le jeune cacaoyer est introduit dans le sous-bois des forêts par les populations locales ; à ce stade la structure de la plantation, est plus complexe. En brûlant la base des troncs, les paysans éliminent progressivement certains arbres de sorte à baisser la densité pendant la phase exponentielle de production des fèves (6 à 15 ans) ; ce qui maximise les pertes. Dans les plus vieilles plantations, les quelques individus laissés, en plus des espèces exotiques introduites, ont grossi, ce qui serait à la base de l'augmentation de la biomasse au-delà de 15 ans.

Les résultats ont montré une absence de relation significative entre les quantités de biomasse aérienne (jeunes arbres et arbres matures) et les indices floristiques dans les forêts secondaires. A Lakota, la biomasse dans ces formations, est certainement liée à la présence d'une forte population d'arbre en croissance. En effet, selon Thompson *et al.* (2004), plus l'arbre grandit, plus il a une forte quantité de biomasse. En d'autres termes, l'augmentation ou la baisse du stock de biomasse dans les formations secondaires inventoriées, n'est pas liée à la richesse ou à la diversité des espèces arborescentes présentes, mais plutôt à leur profil écologique.

Dans les forêts anciennes, l'on observe aussi qu'une parcelle présentant une bonne richesse et diversité des espèces d'arbres matures, ne produit pas automatiquement une forte biomasse aérienne. L'absence de relation directe entre la diversité et la biomasse aérienne des arbres matures, a été aussi révélée par Laossi *et al.* (2008) en forêt tropicale amazonienne du Brésil. Dans la zone de Lakota, cette observation a été faite dans les forêts secondaires et anciennes. Ces deux types de forêt inventoriée, se ressemblent sur la base de la biomasse aérienne des arbres. Par contre du point de vue de la richesse et de la diversité des espèces présentes, elles sont différentes. Dans ces forêts, en dehors des diamètres des arbres et de la densité spécifique, d'autres conditions locales peuvent donc être plus importantes dans la variation de la diversité des espèces. Par exemple, il peut s'agir de la topographie et de la qualité du sol, comme soutenu par Healy *et al.* (2008) et Vance-Chalcraft *et al.* (2010).

Les analyses ont aussi montré que dans les forêts anciennes inventoriées à Lakota, il existe des corrélations significatives positives entre la biomasse des arbres matures et le nombre de singleton, les indices de diversités Alpha-Fischer et Shannon des arbres jeunes. Il s'agit aussi de corrélations positives entre la biomasse des arbres matures et le nombre de Doubleton, les diversités Alpha-Fischer, Shannon et Simpson des recrues ligneux. Ces deux observations suggèrent que plus la biomasse des arbres matures est grande, plus la richesse et la diversité des jeunes arbres et les recrues ligneux, sont grandes dans les forêts anciennes. Deux raisons complémentaires peuvent expliquer cette relation positive entre la biomasse des arbres matures et les indices floristiques des recrues ligneux et des jeunes arbres dans les forêts anciennes. Premièrement, l'on peut dire que l'augmentation de la biomasse des arbres matures dans les forêts anciennes inventoriées, entraîne l'établissement d'un grand nombre d'espèces, chacune d'elles étant représentée par un petit nombre d'individus. Deuxièmement cette augmentation de la biomasse des arbres matures, après avoir entraîné la diversification des niches écologiques favorables à l'installation de plus d'espèces, pourrait empêcher un bon développement et une bonne croissance des recrues ligneux et des jeunes arbres. Ces individus restent donc à l'état de recrues ligneux ou de jeunes arbres pendant longtemps dans le sous bois ombragé, du fait du manque de lumière suffisante pour leur croissance. Ainsi lorsqu'il y aura un changement de condition, souvent à la faveur d'un chablis, ils pourront entamer une autre phase de leur croissance (Burslem et Swaine, 2002; Vroh *et al.*, 2011).

Dans les plus jeunes plantations (entre 0 et 5 ans), la relation positive significative observée dans les forêts anciennes, entre la biomasse des arbres matures et la diversité des jeunes arbres et des recrues ligneux, est absente. Après installation des parcelles de cacaoyers au dépend des forêts anciennes, il y a donc un déséquilibre d'une part importante des conditions favorables à l'établissement des niches écologiques, lors de la mise en place des parcelles de cacaoyers. Dans les plantations les plus âgées, l'on observe des

corrélations positives significatives entre la biomasse des arbres matures et des indices de richesse floristique (nombre de singletons, ACE et chao 2) correspondants. Pour ces individus matures, plus la biomasse est grande, plus leur richesse est importante dans 20 % des parcelles des plantations âgées de plus de 15 ans. Lorsque la plantation est âgée de plus de 15 ans, les espèces natives et exotiques introduites cohabitent assez parfaitement pour donner à l'écosystème, une forte biomasse aérienne d'arbres matures. Une des conséquences de cette cohabitation, est la baisse de la biomasse des jeunes arbres dans ces plantations, comme démontré dans 17,6 % des parcelles. Dans ces conditions défavorables du milieu, du fait des pratiques agricoles, lorsque l'inventaire est généralement réalisé avant le nettoyage des parcelles, on ne rencontre qu'un petit nombre d'espèces dont les tiges ont des dbh inférieurs à 10 cm, mais chacune d'elles est en général représentée par de nombreux individus. Dans ces plantations, il y a une baisse du nombre de niches utilisées pour l'installation des recrues ligneux, une plus grande compétition, et un fonctionnement moins efficace, ce qui affecte le fonctionnement de tout l'écosystème de façon négative.

CONCLUSION

Les résultats de cette étude confirment que les forêts anciennes et secondaires sont plus diversifiées que des plantations de cacaoyers. Aussi, si le stock de biomasse aérienne dans les arbres des forêts anciennes est plus grand, celui des forêts secondaires, reste inférieur, comparativement aux valeurs obtenues dans les plantations. Dans les forêts anciennes semi-décidues de Lakota, les recrues ligneux et les jeunes arbres doivent leur richesse et leur diversité, d'une part, à la forte biomasse des arbres matures qui entraînent une diversification des niches écologiques et, d'autre part, au retard dans la croissance et le développement des individus jeunes. Dans les forêts secondaires par contre, l'augmentation de la biomasse semble liée au profile écologique des espèces. Dans les plantations, ces relations sont difficiles à être

expliqué écologiquement du fait des perturbations des niches écologiques au profit des pratiques culturales.

Cette étude démontre, en définitive, que la biomasse des forêts anciennes ou secondaires, de la zone de Lakota, n'est pas induite par la diversité des espèces végétales arborescentes. Par contre dans les plantations âgées de plus de 15 ans, une forte diversité des espèces arborescentes, peut être bénéfique dans la production du stock de biomasse des individus matures. Nous estimons que les pratiques paysannes traditionnelles pour la production des fèves de cacaoyers, peuvent garantir concomitamment, la diversité des espèces végétales et leur capacité à stocker la biomasse qui est le facteur déterminant dans la séquestration du carbone.

RÉFÉRENCES

- Aké Assi, L. 2001. Flore de la Côte d'Ivoire 1, catalogue, systématique, biogéographie et écologie. *Boisseria* 57 : 396.
- Aké Assi, L. 2002. Flore de la Côte d'Ivoire 2, catalogue, systématique, biogéographie et écologie. *Boisseria* 58 : 441.
- Altieri, M. et Pengue, W. 2006. GM soybean: Latin America's new coloniser. *Seedling January*: 13-17.
- Ash, N., Bennett, K., Reid, W., Irwin, F., Ranganathan, J., Scholes, R., Tomich, T.P., Brown, C., Gitay, H., Raudsepp-Hearne, C., Lee, M. 2011. Les écosystèmes et le bien être humain. Oisland Press, Washington, USA. 301 p.
- Bobo, S.K., Waltert, M., Sainge, N.M., Njokagbor, J., Fermon, H. and Muhlengerg, M. 2006. From forest to farmland: Species richness patterns of trees and understorey plants along a gradient of forest conversion in Southwestern Cameroun. *Biodivers Conservation* 15: 4097-4117.
- Brown, I.F., Martinelli, L.A., Thomas, W.W., Moreira, M. Z., Ferreira, C.A. C. and Victoria, R.A. 1995. Uncertainty in the biomass of Amazonian forests: An example from Rondonia, Brazil. *Forest Ecology Manage* 75: 175-189.
- Burslem, D.F.R.P. et Swaine, M.D. 2002. Forest dynamics and regeneration. In: Chazdon, R.L., Whitmore, T.C. (Eds.). *Foundations of Tropical Forest Biology*. University of Chicago Press. pp. 577-583
- CEPRASS. 2002. Les pratiques de travail dans la production de cacao en Côte d'Ivoire. IITA/ BIT, Côte d'Ivoire. 108 p.
- Chapin, F.S., Zavaleta, E.S., Eviner, V.T., Naylor, R.L., Vitousek, P.M., Reynolds, H.L., Hooper, D.U., Lavorel, S., Sala, O.E. and Hobbie, S.E. 2000. Consequences of changing biodiversity. *Nature* 405: 234-242.
- Chave, J., Andalo, C., Brown, S., Cairns, M.A., Chambers, J.Q., Eamus, D., Fölster, H., Fromard, F., Higuchi, N., Kira, T., Lescure, J.-P., Nelson, B.W., Ogawa, H., Puig, H., Riéra, B. and Yamakura, T. 2005. Tree allometry and improved estimation of carbon stocks and balance in tropical forests. *Oecologia* 145: 87-99.
- Chazdon, R.L., Colwell, R.K., Denslow, J.S. and Guariguata, M.R. 1998. Statistical methods for estimating species richness of woody regeneration in primary and secondary rain forests of NE Costa Rica. In: Dallmeier, F. and Comiskey, J.A. (Eds.). *Forest biodiversity research, monitoring and modeling: Conceptual background and old world case studies* Parthenon Publishing, Paris, France. pp. 285-309.
- Chisholm, A.R., Muller-Landau, H.C., Rahman, K.A., Bebbler, D.P., Bin Y., Bohlman, S.A., Bourg, N.A., Brinks, J., Bunyavejchewin, S., Butt, N., Cao, H., Cao, M., Cardenas D., Chang, L.W., Chiang, J.M., Chuyong, G., Condit, R., Dattaraja, H.S., Davies S., Duque, A., Fletcher C., Gunatilleke, N., Gunatilleke, S., Hao, Z., Harrison, R.D., Howe, R., Hsieh, C.F., Hubbell, S.P., Itoh, A., Kenfack, D., Kiratiprayoon, S., Larson, A.J., Lian J., Lin D., Liu, H, Lutz, J.A., Ma K., Malhi, Y., McMahon S., McShea W., Meegaskumbura M., Razman, S.M., Morecroft, M.D., Nytch, C.J., Oliveira, A., Parker, G.G., Pulla, S., Punchi-Manage, R., Romero-Saltos, H., Sang, W., Schurman J., Su, S.H., Sukumar R., Sun, I-F, Suresh, H.S., Tan S., Thomas, D., Thomas, S., Thompson, J., Valencia R., Wolf A., Yap S., Ye W., Yuan, Z.

- and Zimmerman, J.K. 2013. Scale-dependent relationships between tree species richness and ecosystem function in forests. *Journal of Ecology*. pp. 1-11.
- Day, M., Baldauf, C., Rutishauser, E. and Sunderland T.C.H. 2013. Relationships between tree species diversity and above-ground biomass in Central African rainforests: implications for REDD. *Environmental Conservation*. pp.1 - 9.
- Delaney, M., Brown, S., Lugo, A.E., Torres-Lezama, A. and Bello-Quintero, N. 1997. The distribution of organic carbon in major components of forests located in five life zones of Venezuela. *J. Trop. Ecol.* 13:697-708.
- Diaz, S., Hector, A. and Wardle, D.A. 2009. *Biodiversity in forest carbon sequestration initiatives: not just a side benefit*. Current Opinion in Environmental Sustainability 1.
- Duguma, B., Gockowski, J. and Bakala, J. 1998. Smallholder cocoa (*Theobroma cacao*) cultivation in agroforestry systems of west and central Africa: Challenges and opportunities. Paper from workshop held in Panama, 3/30-4/2, 1998. Smithsonian institution. Washington, D.C., USA.
- Duguma, B., Gockowski, J. and Bakala, J. 2001. Small holder Cacao (*Theobroma Cacao* Linn). Cultivation in Agroforestry Systems of West and Central Africa: Challenges and opportunities. *Agroforestry Systems* 51(3): 177-188.
- Engeman, R.M., Nielson, R.M. and Sugihara, R.T. 2005. Evaluations of optimized variable area transect sampling using totally enumerated field data sets. *Environmetrics* 16:767-772.
- FAO 2006. Global forest resource assessment 2005. Progress towards sustainable forest management, *Forestry Paper* 147, 320 p.
- Ghazoul, J. and Sheil, D. 2010. Tropical rain forest ecology, diversity, and conservation. Oxford University Press. 516p.
- Gockowski, J. and Sonwa, D. 2011. Cocoa intensification scenarios and their predicted impact on CO₂ emissions, biodiversity conservation, and rural livelihoods in the Guinea rain forest of West Africa. *Environ. Manage.* 48:307-321.
- Healy, C., Gotelli, N.J. and Potvin, C. 2008. Partitioning the effects of biodiversity and environmental heterogeneity for productivity and mortality in a tropical tree plantation. *J. Ecol.* 96: 903-913.
- Jaramillo, V.J., Kauffman, J.B., Rentería-Rodríguez, L., Cummings, D.L. and Ellingson, L.J. 2003. Biomass, carbon, and nitrogen pools in Mexican tropical dry forest landscapes. *Ecosystem* 6:609-629.
- Jiofack, T., Guedje, N.M., Tchoundjeu, Z., Fokunang, C., Lejoly, J. and Kemeuze, V. 2013. Agroforestry typology of some cocoa based agroforests in the Mbam and Inoubou division: The importance for local population livelihoods. *Journal of Ecology and the Natural Environment* 5 (12): 378-386.
- Kotto-Same, J., Woome, P.L., Mounkan, A. and Zapfack, L. 1997. Carbon dynamics in slash-and-burn agriculture and land use alternatives of the humid forest zone in Cameroon. *Agric. Ecosyst. Environ.* 65:245-256.
- Laird, S.A., Leke Awung, G. and Lysinge, R.J. 2007. Cocoa farms in the Mount Cameroon region: Biological and cultural diversity in local livelihoods. *Biodiversity Conservation* 16: 2401-2427.
- Laossi, K.R., Barot, S., Carvalho, D., Desjardins, T., Lavelle, P., Martins, M., Mitja, D., Rendeiro, A.C., Rousseau, G., Sarrazin, M., Velasquez, E. and Grimaldi, M. 2008. Effects of plant diversity on plant biomass production and soil macrofauna in Amazonian pastures. *Pedobiologia* 51: 397-407.
- Leakey, R.R.B. 2001. Win:Win land use strategies for Africa: 1. Building on experience elsewhere and capitalizing on the value of indigenous tree products. *International Forestry Review* 3:1-10
- Lewis, S.L., Sonke, B., Sunderland, T., Begne, S.K., Lopez-Gonzalez, G., van der Heijden, G.M.F., Phillips, O.L., Affum-Baffoe, K., Baker, T.R., Banin, L., Bastin, F.J., Beeckman, H., Boeckx, P., Bogaert, J., Cannière, D.C., Chezeaux, E., Clark C.J., Collins, M., Djangbletey, G., Djuikouo, M.N.K., Droissart, V., Doucet J.L., Ewango, C.E.N., Fauset, S., Feldpausch, T.R., Foli, E.G., Gillet, J.F., Hamilton, A.C., Harris, D.J., Hart, T.B., de

- Haulleville, T., Hladik, A., Hufkens, K., Huygens, D., Jeanmart, P., Jeffery, K.J., Kearsley, E., Leal, M.E., Lloyd, J., Lovett, J.C., Makana, J.-R., Malhi, Y., Marshall, A.R., Ojo, L., Peh, K.S.-H., Pickavance, G., Poulsen, J.R., Reitsma, J.M., Sheil, D., Simo, M., Steppe, K., Taedoumg, H.E., Talbot, J., Taplin, J.R.D., Taylor, D., Thomas, S.C., Toirambe, B., Verbeeck, H., Vleminckx, J., White, L.J.T., Willcock, S., Woell, H. and Zemagho, L. 2014. Above-ground biomass and structure of 260 African tropical forests. *Philosophical Transactions*: 1-14.
- Margurran, A.E. 2004. Measuring biological diversity. Blackwell Publishing Company, United Kingdom. 256 p.
- Montagnini, F. and Nair, P.K.R. 2004. Carbon sequestration: An under-exploited environmental benefit of agroforestry systems. *Agroforest Syst* 61 : 281-298.
- Naeem, S., Ha'kansson, K., Lawton, J.H., Crawley, M.J. and Thompson, L.J. 1996. Biodiversity and plant productivity in a model assemblage of plant species. *Oikos* 76:259-264.
- Nair, P.K.R. 1993. An Introduction to Agroforestry. Dordrecht : Kluwer Academic Publishers.
- Oke, D. et Olatiilu, A. 2011. Carbon storage in agroecosystems: A case study of the cocoa based agroforestry in Ogbese Forest Reserve, Ekiti State, Nigeria. *Journal of Environmental Protection* 2:1069-1075.
- Osei-Bonsu, K., Ameyaw-Oduro, C. and Tetteh, J.P. 2003. Traditional cocoa agroforestry: 1. Species encountered in the cocoa ecosystem of a typical cocoa-growing district in Ghana. Paper presented at the 14th International Cocoa Research Conference, Accra, Ghana. 13-18
- Pacala, S. and Kinzig, A.P. 2002. Introduction to theory and the common ecosystem model. Functional consequences of biodiversity: Empirical progress and theoretical extensions. Kinzig, A.P., Pacala, S.W. and Tilman, D. (Eds.), Princeton University Press, Princeton, NJ, USA. pp. 169-174.
- Parker, K.R. 1979. Density estimation by variable area transect. *Journal of Wildlife Management* 43(2): 484-492.
- Parrish, J., Reitsma, R., and Greenberg, R. 1998. Cacao as crop and conservation tool. Paper from workshop on Shade Grown Cocoa held in Panama, 3/30-4/2, 1998. Smithsonian Migratory Bird Centre. Washington, D.C.
- Pascal, J.-P. 2003. Notions sur les structures et dynamique des forêts tropicales humides. *Rev. For. Fr. LV - Numéro special* 118-130.
- Poorter, L., Bongers, F., Kouamé, F.N. and Hawthorne, W.D. 2004. Biodiversity of West African Forests: An Ecological Atlas of Woody Plant Species. CABI Publishing, Nederland, Pays-Bas. 521 p.
- Power, A.G. and Flecker, A.S. 1998. Agroecosystem and biodiversity. Paper from workshop held in Panama, 3/30-4/2, 1998. Smithsonian institution. Washington, D.C., USA.
- Raherison, S.M. and Grouzis, M. 2005. Plant biomass, nutrient concentration and nutrient storage in a tropical dry forest in the south-west of Madagascar. *Plant Ecology* 180:33-45.
- Reyes, G., Brown, S., Chapman, J. and Lugo, A.E. 1992. Wood densities of tropical tree species. New Orleans, LA: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Southern Forest Experiment Station. 15pp.
- Rice, R.A. and Greenberg, R. 2000. Cacao cultivation and the conservation of biological diversity. *Ambio* 29: 81-87.
- Rolim, S.G. and Chiarello, A. G. 2004. Slow death of Atlantic Forest trees in cocoa agroforestry in southeastern Brazil. *Biodiversity and Conservation* 13: 2679-2694.
- Ruf, F. 1991. Les crises cacaoyères : La malédiction des âges d'or ? *Cahiers d'études Africaines* 31(121):83-134.
- Ruf, F. 1995. Booms et crises du cacao. Les vertiges de l'or brun. Ed. Karthala. 464 pp.
- Ruiz-Jaen, M.C. and Potvin, C. 2010. Tree diversity explains variation in ecosystem function in a Neotropical Forest. *Biotropica* 42: 638-646.
- Scheldeman, X. and van Zonneveld, M. 2012. Manuel de formation à l'analyse spatiale de la diversité et de la distribution des plantes. Bioversity International, Rome, Italia. 186 p.
- Schroth, G., Gustavo, A.B., da Fonseca, C.A., Harvey, C., Gascon, Vasconcelos, H.L. and Izac, A.-M.N. 2004. Agroforestry and biodiversity conservation in tropical

- landscapes. Island Press, Washington DC., USA. 523 pp.
- Shannon, C.E. 1948. A mathematical theory of communication. *Bell System Technical Journal* 27: 379-423
- Sheil, D., Ducey, M. J., Sidiyasa, K. and Samsedin, I. 2003. A new type of sample unit for the efficient assessment of diverse tree communities in complex forest landscapes. *Journal of Tropical Forest Science* 15 (1):19.
- Sheil, D., Puri, R.K, Basuki, I., van Heist, M., Wan, M., Liswanti, N., Sardjono, M.A., Samsedin, I., Sidiyasa, K., Permana E., Angi, E.M., Gatzweiler, F., Johnson, B. and Wijaya, A. 2004. A la découverte de la biodiversité, de l'environnement et des perspectives des populations locales dans les paysages forestiers. Méthodes pour une étude pluridisciplinaire du paysage. Center for International Forestry Research. 97 p.
- Simpson, E.H. 1949. Measurement of diversity. *Nature* 163:688.
- Smiley, G.L. and Kroschel, J. 2008. Temporal change in carbon stocks of cocoa -Gliricidia.
- Somarriba, E., Cerda, R., Orozco, L., Cifuentes, M., Davila, H., Espin, T., Mavisoy, H., Avila, G., Alvarado, E., Poveda, V., Astorga, C., Say, E. and Deheuvels, O. 2013. Carbon stocks and cocoa yields in agroforestry systems of Central America. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 173:46-57
- Sonwa, D.J., Bernard, A., Nkongmeneck, A., Weise, F., Tchatat, M., Akin Adesina, A. and Marc Janssens, J.J. 2007. Diversity of plants in cocoa agroforests in the humid forest zone of Southern Cameroon. *Biodiversity and Conservation*. pp. 24.
- Stephan-Dewenter, I., Kessler, M., Barkmann, J., Bosa, M., Buchorig, D., Erasmih, S., Fausth, H., Geroldh, G., Glenke, K., Gradsteind, S.R., Guhardjai, E., Harteveldd, M., Herteld, D., Höhna, P., Kappash, M., Köhlerh, S., Leuschner, C., Maertensj, M., Marggrafe, R., Migge-Kleiank, S., Mogeai, J., Pitopangl, R., Schaeferk, M., Schwarzem, S., Spornd, S.G., Steingrebek, A., Tjitrosoedirdjoi, S.S., Tjitrosoemitoi, S., Tweleh, A., Weberh, R., Woltmannk, L., Zeller, M.N. and Tschardtke, T. 2007. Tradeoffs between income, biodiversity, and ecosystem functioning during tropical rainforest conversion and agroforestry intensification. *PNAS* 104 (12):4973-4978.
- Thompson, J.R., Nowak, D.J., Crane, D.E. and Hunkins, J.A. 2004. Lowa, U.S. Communities benefit from a tree-planting program/ characteristics of recently planted tree. *Journal of Arboretum* 30: 1-9.
- Vance-Chalcraft, H.D., Willig, M.R., Cox S.B., Lugo, A.E. and Scatena, F.N. 2010. Relationship between aboveground biomass and multiple measures of biodiversity in subtropical forest of Puerto Rico. *Biotropica* 42(3): 290-299.
- Vroh, B.T.A., Kouamé, N'G.F. et Tondoh, E.J. 2011. Etude du potentiel de restauration de la diversité floristique des agrosystèmes de bananiers dans la zone de Dabou (Sud Côte d'Ivoire). *Sciences & Nature* 8(1): 37 - 52.
- White, F. 1983. The vegetation of Africa, a descriptive memoir to accompany the UNESCO/AETFAT/UNSO vegetation map of Africa. UNESCO. *Natural Resources Research* 20:1-356.
- Zanne, A.E., Lopez-Gonzalez, G., Coomes, D.A., Ilic, J., Jansen, S., Lewis, S.L., Miller, R.B., Swenson, N.G., Wiemann, M.C. and Chave, J. 2009. Global wood density database. *Dryad*. Identifier: <<http://hdl.handle.net/10255/dryad235>>.
- Zapfack, L., Engwald, S., Sonké, B., Achoundong, G. and Madong, B.A. 2002. The impact of land use conversion on plant biodiversity in the forest zone of Cameroon. *Biodiversity and Conservation* 11 (11): 2047-2061.