

Effet de la lumière des trouées de la canopée sur le potentiel et la dissémination de *Gnetum africanum* dans les écosystèmes forestiers congolais

Bazoungoula Alain Armand¹, Mialoundama Fidèle², and Epron Daniel³

¹Laboratoire de production et physiologie végétales, Faculté des sciences et techniques,
Université Marien Ngouabi, République du Congo

²Laboratoire de production et physiologie végétales, Faculté des sciences et techniques,
Université Marien Ngouabi, Université Libre du Congo, République du Congo

³Unité mixte de recherche Ecologie et Ecophysiologie Forestières INRA - Université Lorraine, France

Copyright © 2016 ISSR Journals. This is an open access article distributed under the **Creative Commons Attribution License**, which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.

ABSTRACT: *Gnetum africanum* Welw belonging to the botanical family of Gnetaceae (order Gnetales) is a wild plant of Central African forests. It provides a non-timber forest product called "koko" harvested for its food and commercial interest. In Congo intensified harvest caused its disappearance around major cities and the remoteness of rural harvesting sites. The objective of this study was to know the influence of light on the potential and spread of different growth stages in relation to the change in canopy gaps that allow the entry of light into the undergrowth. The study was carried out in the departments of plateaux and Kouilou where two and three sites were sampled respectively. The analysis of forest sites by basal area led to distinguish the forest regrowth, the young secondary forest and old secondary forest or mature. Recruits are characterized by large canopy gaps ranged between 50.5 ± 6.1 and $91.9 \pm 6.8\%$ and the absence of canopy at some places. Older forests are relatively obstructed rows in classes 3 and 4 of the canopy. The dissemination of *Gnetum* is very marked in the first half of the transect of older and mature forests for all stages of growth, and a strong preference to closed canopy for seedlings. The numbers of young lianas being more surveys along transects of recruits and young secondary formations. *Gnetum africanum* revealed a shade-loving character of seedlings and semi-sun-loving of young lianas.

KEYWORDS: *Gnetum africanum*, forest, basal area, light, canopy gap, potential, dissemination.

RÉSUMÉ: *Gnetum africanum* welw appartenant à la famille botanique des Gnetaceae (ordre des Gnetales) est une plante spontanée des forêts d'Afrique centrale. Il fournit un produit forestier non ligneux appelé « koko » collecté pour son intérêt alimentaire et commercial. Au Congo l'intensification de la cueillette a occasionné sa disparition autour des grandes agglomérations et le recul des sites de récolte en milieu rural. L'objectif de cette étude était de connaître l'influence de la lumière sur le potentiel et la dissémination des différents stades de croissance en relation avec la variation des trouées de la canopée qui permettent l'entrée de la lumière dans le sous-bois. L'étude a été effectuée dans les départements des plateaux et du kouilou où deux et trois sites respectivement ont été échantillonnés. L'analyse des sites forestiers par la surface terrière a permis de distinguer le recru forestier, la forêt secondaire jeune et la forêt secondaire âgée ou mature. Les recrues sont caractérisées par de larges trouées rangées entre 50.5 ± 6.1 et $91.9 \pm 6.8\%$ et l'absence de canopée par endroit. Les forêts âgées sont relativement obstruées, rangées dans les classes 3 et 4 de la canopée. La dissémination du *Gnetum* est très marquée dans la première moitié du transect des forêts âgées et matures pour tous les stades de croissance, et une nette préférence de canopée fermée pour les semis. Les effectifs des jeunes lianes étant plus relevés le long des transects des recrues et des formations secondaires jeunes. *Gnetum africanum* a révélé un caractère sciaphile des semis et semi-héliophile des jeunes lianes.

MOTS-CLEFS: *Gnetum africanum*, forêt, surface terrière, lumière, trouées, potentiel, dissémination.

1 INTRODUCTION

La croissance et le développement d'un grand nombre d'espèces se développant sous couvert forestier sont conditionnés par de nombreux facteurs [2]; [3]; [5]; [7]; [8]; [14]; [21]; [34]; [40]. Les principaux facteurs impliqués sont les facteurs édaphiques (disponibilité en eau, en éléments minéraux et organiques), microclimatiques (lumière, température et l'humidité de l'air) et biotiques (herbivores, microorganismes pathogènes ou symbiotiques, les espèces végétales compétitrices). Ces différents facteurs dépendent d'une part de la station (situation géographique, climat, topographie et sol) qui définit leur niveau potentiel et, d'autre part, de la structure du couvert forestier qui détermine leur niveau effectif en chaque point. Parmi tous ces facteurs, la disponibilité en lumière a été particulièrement étudiée [7]; [9]; [20]; [21]; [23]; [34]. Celle-ci présente un certain nombre de propriétés qui en font un excellent indicateur synthétique de la relation entre structure du couvert et dynamique de régénération.

Dans les forêts tropicales les espèces dominantes développent des cimes qui confèrent au couvert une structure complexe et la lumière atteignant le sous-bois est généralement faible [6]. Les conditions de perturbation liées à la chute de branches ou d'arbres créent des trouées dans la canopée qui laissent entrer suffisamment de lumière et favorise le développement des végétaux longtemps rester dans l'ombre. Certaines espèces vivant dans les conditions de sous-bois sont qualifiées d'espèces tolérantes à l'ombre. Les lianes font partie de ce groupe et sont moins étudiées que les espèces ligneuses exploitées pour leur bois. Les lianes sont des espèces grimpantes généralement portées par les espèces ligneuses pionnières dans un peuplement forestier. Elles peuvent être défavorisées par les facteurs du milieu dont notamment la faible intensité de lumière dans leur phase juvénile et au moment de leur ascension. Cependant grâce à leur croissance rapide en longueur elles atteignent le sommet de la canopée et colonisent les arbres hôtes en y développant une importante masse foliaire [18]; [32]. Les lianes constituent un compartiment important de la structure des forêts tropicales et leur présence en donne une physionomie particulière.

Deux espèces de lianes appartenant au genre *Gnetum* sont assez largement répandues dans les forêts d'Afrique Centrale et constituent un produit forestier non ligneux (PFNL) de grande importance économique [36]. Les conditions écologiques favorables à la régénération naturelle et à leur croissance sont encore largement méconnues. Les travaux de recherche menés principalement au Congo et au Cameroun sur ces deux espèces ont essentiellement concerné leur biologie et leur physiologie [13]; [22]; [24]; [25]; [27]; [26]), leur qualité nutritive [11]; [28] et leur importance socio-économique [36]; [28]. Une forte pression de cueillette est observée dans les forêts les plus proches des centres urbains au Congo [28] et au Cameroun [19]. Cela a entraîné la raréfaction de la ressource et la conquête des sites forestiers lointains, d'où la nécessité de comprendre les conditions écologiques favorables à leur régénération et leur croissance.

Notre étude a consisté en une meilleure caractérisation des exigences écologiques de l'espèce *Gnetum africanum*, l'espèce la plus prisée, dans son milieu naturel. Nous nous sommes focalisés sur la connaissance du potentiel et la dissémination des différents stades de croissance en relation avec la variation des trouées de la canopée qui permettent l'entrée de la lumière dans le sous-bois.

2 MATÉRIEL ET MÉTHODES

2.1 MATÉRIEL VÉGÉTAL

Gnetum africanum Welw est une liane appartenant à la famille botanique des Gnetaceae (ordre des Gnetales) collectée dans les massifs forestiers d'Afrique Centrale pour son intérêt alimentaire. Les graines germées donnent une plantule qui a un port dressé, des entrenœuds courts, des feuilles opposées et décussées et deux cotylédons écailleux. A maturité, l'axe principal émet deux types de rameaux, les uns dressés et les autres volubiles.

2.2 ZONES D'ÉTUDE

La présente étude a été effectuée dans deux départements à savoir le département du Kouilou et le département des plateaux (Figure 1). Dans le Kouilou les sites forestiers prospectés étaient situés respectivement dans les localités de Moboukou, Tchingtoni et Wolo (Goma Tchilounga), et deux localités notamment Kadzoni et Elouna dans les plateaux. Le site forestier de Mboukou était distant de 13 km des habitations. Dans les localités de Tchingtoni et Wolo, les sites forestiers se trouvaient à respectivement 3 km et 5 km des villages. Les deux sites forestiers prospectés à Kadzoni étaient à 1.5 km et 6 km des habitations. A Elouna, le site était situé à 3 km.

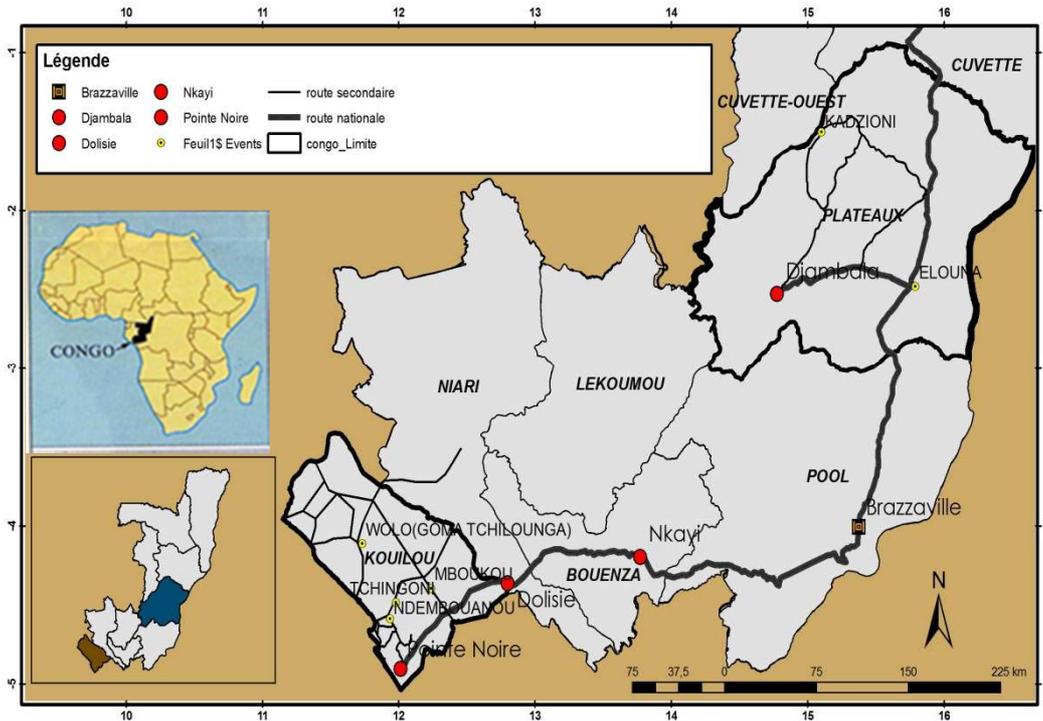


Figure 1 : carte de localisation des sites d'étude

Le climat du Kouilou est de type sub tropical, avec des précipitations comprises entre 1000 et 1400 mm, des températures moyennes annuelles comprises entre 23°C et 26°C, sensiblement homogènes sur l'année. Le relief est caractérisé des plateaux réguliers, en pente douce, recouvert d'un sol sableux sur lequel se développe une mosaïque de savane et de forêts. Dans les plateaux, le relief est faiblement ondulé, mais souvent accidenté par des dépressions fermées abritant des marres et par des vallées sèches. Les précipitations varient entre 1400 et 2500 mm d'eau par an. Les températures légèrement plus basses sont fonction du relief (23°). Les sols également sableux sont couverts d'une forêt mésophile et de steppes où dominent *Loudetia simplex*.

2.3 ECHANTILLONNAGE

Deux transects perpendiculaires de 141.4 m de long ont été réalisés dans chaque site, correspondant donc aux diagonales d'un carré d'une surface de 1 ha. Le long de chaque transect, des placettes de 5 m x 5 m, jointives par l'extrémité de leur diagonale, ont été délimitées. A l'intérieur de chaque placette, un dénombrement de tous les stades de croissance a été effectué à savoir : les semis, les jeunes lianes avec les feuilles à portées de la main (JLFM) d'environ 2.50 m de long, et les lianes adultes (LA) plus longues. Les arbres de plus de 10 cm de circonférence ont été mesurés à une hauteur de 1.30 m.

2.4 PHOTOGRAPHIES DE LA CANOPÉE

Dans cette étude nous avons utilisé un appareil photo numérique de type canon de 5 méga pixels. En se plaçant au centre de chaque placette, une photographie a été prise de façon à obtenir une image de la canopée et des trouées. Les photographies ont été analysées à l'aide d'un logiciel de traitement d'images (Gap Light Analyzer [12], permettant après seuillage de calculer la distribution relative de la surface occupée par la canopée et celle occupée par les trouées. Le logiciel ayant été développé pour l'analyse de photographies hémisphériques obtenues à l'aide d'un objectif fish-eyes [17], une zone circulaire de l'image rectangulaire a été sélectionnée et centrée sur le point d'intersection des deux diagonales de l'image rectangulaire. La valeur relative de la surface non couverte par la canopée a été ensuite calculée. Compte tenu des imprécisions relatives à l'utilisation de photographie non hémisphérique, les valeurs obtenues ont ensuite été regroupées en cinq classes codées de 0 à 4 (Tableau 1).

Tableau 1 : Codage des photographies de la canopée en fonction de l'ouverture relative de la canopée calculée par analyse d'image

Ouverture de la canopée (%)	code	Description visuelle de la canopée
80 – 100	0	absente
60 - 80	1	très ouverte
40 - 60	2	ouverte
20 - 40	3	assez fermée
0 - 20	4	fermée

2.5 DESCRIPTION VISUELLE DE LA CANOPEE ET DU SOUS-BOIS

Après chaque prise de vue, nous avons décrit visuellement la canopée afin de confronter cette description au codage des photographies. La canopée a été décrite comme absente, très ouverte, ouverte, assez fermée et fermée (Tableau 1). Le sous-bois a également été décrit (Tableau 2) comme absent (Ab), peu dense (Pd), moyennement dense (Md), très dense (Td) ou constitué de graminées (Gr).

Tableau 2 : Caractéristique du milieu et effectif des différents stades de croissance dans le site Kadzoni 1, Kadzoni 2, Elouna, Mboukou, Tchingtoni 1, Tchingtoni 2, Wolo 1 et Wolo 2

Site	Code	trouée (%)	Nb	Sous-bois	Semis	JLFM	LA
Kad. 1	3	28.0	1	Pd	145	2.0	0
	4	10.4 ± 4.2	14	Pd	124±192	6.0±6.1	5.9±10.7
		9.7 ± 4.3	19	Md	59±210	2.0±2.5	0.8±1.2
		6.3 ± 3.2	6	Td	2.6±3.3	1.1±2.4	0.5±0.8
Kad. 2	3	27.7±7.6	2	Pd	33±45	55±76.3	6±8.4
	4	11.6±3.2	38	Pd	8.2±7.4	7.7±6.7	0.5±1.0
Elou.	1	65.8±0.7	2	Td	6,5±4,9	3,5±4.9	0
	2	42.5±2.2	2	Pd	41±44	2,5±3.5	0
	3	24.3±3.4	10	Pd	114±309	1,6±2.2	2.2±2.6
	4	12.2±4.6	22	Pd	9±16	2.3±7.0	1.8±8.2
Mbk	0	99.9±0.1	7	Gr	0,5±1,0	17.0±29.7	0
	2	44.4±3.9	3	Md	0.6±1.1	12.3±17.0	0
	3	28.7±4.9	21	Md	1.5±2.5	17.2±20.3	9.5±0.4
	4	14.4±3.9	9	Td	1.2±1.3	29.8±38.1	1.4±4.3
Tchi 1	0	91.9±6.8	18	Td	0,4±1,8	19.3±7.6	0
	1	71.0±7.4	6	Td	0	25.8±6.4	0
	2	50.5±6.1	6	Td	0	11.3±0.3	0
	3	26.9±4.7	9	Gr	0	16.2±11.3	0
	4	16.0	1	Gr	0	27.0	0
Tchi 2	0	88.1±5.4	12	Td	0	23.1±11.2	0
	1	72.8±4.3	13	Td	0.07±0.2	17.4±18.2	0
	2	46.7±5.6	8	Md	4.3±9.0	13.5±11.5	0
	3	30.1±5.9	5	Td	1.6±2.3	13.6±14.0	0
	4	14.7±2.9	2	Td	0	27.5±13.4	0
Wolo 1	0	95.0±0.8	3	Td	0	7.3±6.6	0
	1	70.8±6.1	8	Td	0.8±2.4	13.0±9.5	0
	2	48.7±7.3	5	Md	0	13.2±14.7	0
	3	31.6±6.3	12	Td	1.0±1.8	9.0±7.4	8.3±0.2
	4	16.4±1.9	12	Td	1.6±3.2	10.5±7.1	0
Wolo 2	1	66.4	1	Td	0	0	0
	2	46.3±6.5	3	Td	0	0.3±0.5	0
	3	28.3±6.0	16	Md	3.5±5.6	2.3±3.8	6.2±0.2
	4	16.5±2.2	20	Td	3.0±8.7	0.8±1.7	0

Nb=nombre de placettes ; JLFM= jeunes lianes feuilles à portée de la main ; LA= lianes adultes ; Td= très dense ; Md= moyennement dense ; Pd= peu dense.

3 RÉSULTATS ET DISCUSSION

3.1 INFLUENCE DE LA SURFACE TERRIÈRE SUR LA STRUCTURE DE LA FORÊT

La surface terrière par son importance a créé une grande variabilité dans la physionomie des sites étudiés. L'analyse des sites du département des plateaux a révélé deux types de forêts. Il s'agit de la forêt secondaire âgée représentée par les sites de Kadzoni 1 et Elouna où les surfaces terrières ont varié autour de 12 m²/ha (tableau N°3) et la forêt secondaire mature de Kadzoni 2 où les arbres ont donné des surfaces terrières moyennes de 28.20 m²/ha.

Dans le Kouilou, le tableau N°3 a révélé trois types de forêts. Les recrues forestiers de Tchingoni 1 et Tchingoni 2 ayant des arbres à faible surface terrière respective de 1,8 m²/ha et 1,76 m²/ha, les forêts secondaires jeunes de Mboukou et Wolo 1 où les surfaces terrières ont donné des valeurs moyennes de 7,20 m²/ha et 6,99 m²/ha et la forêt secondaire âgée de Wolo 2 à forte surface terrière de 17,82 m²/ha. Cette structuration par catégorie de formation forestière suivant l'ordre de succession met en exergue la dynamique de l'évolution des écosystèmes forestiers. Des observations similaires portant sur des sites d'âges différents avaient été faites par [33]; [38] et [10].

3.2 NATURE DE L'ÉCOSYSTÈME FORESTIER ET IMPORTANCE RELATIVE DES TROUÉES DE LA CANOPEE

Selon que le milieu en présence soit un recru forestier, une forêt secondaire jeune, une forêt secondaire âgée ou une forêt mature, les trouées de la canopée présentent une grande variation. Les photographies de la canopée prises dans chaque site ont donné l'ouverture relative de la canopée calculée par analyse d'image (tableau N°2) et illustrées par les photos 1, 2, 3, 4 (register image) et les photos 1', 2', 3', 4' (Canopy openness).



Photo N°1: IMG_1155. Register image



Photo N°1': IMG_1155 Canopy openness 56,22 %



Photo N°2: IMG_1178. Register image



Photo N°2': IMG_1178 Canopy openness 30,91 %



Photo N°3: IMG_0482. Register image



Photo N°3': IMG_0482. Canopy openness 16,72 %



Photo N°4: IMG_0551. Register image

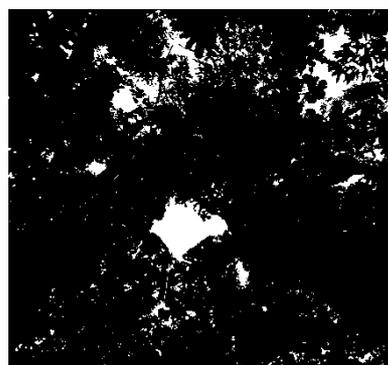


Photo N°4': IMG_0551. Canopy openness 9,38 %

L'analyse du tableau N° 2 montre que les recrues forestiers et les forêts secondaires jeunes présentent de nombreuses zones ouvertes et très ouvertes voire une absence totale de la canopée dont la proportion des trouées varie entre $14.4 \pm 3.9\%$ et $99.9 \pm 0.1\%$ (Photo N°1, 1' et photo N°2, 2'). Le passage à une succession plus âgée et mature (où la surface terrière des arbres est plus grande) conduit à une obstruction progressive de la canopée et un grand nombre de placettes se retrouvent dans le code 3 et 4 (site de Kadzoni 1, 2 et Wolo 2 – tableau 2 et 3 – photo N°3, 4 et photo N°3', 4'). [1] a montré que la hauteur totale, la hauteur de base et le rayon équivalent du houppier, sont bien reliés au diamètre à 1.30 m et que l'importance de la section des arbres pourrait aussi donner une indication sur l'âge du site concerné.

La disposition des arbres sur le plan du sol [30] et l'importance de leurs houppiers peuvent constituer des éléments déterminant pour la dimension des trouées. Ainsi les arbres rapprochés à faible surface terrière peuvent fortement obstruer la canopée, tandis que les arbres à forte surface terrière disposés à des distances relativement grandes les uns des autres peuvent donner lieu à des trouées importantes dans la canopée. De nombreux auteurs qui se sont intéressés à la relation entre la structure du couvert et le rayonnement relatif dans un peuplement hétérogène ont fait état de cette variabilité causée par la distribution des arbres [30] et la présence des trouées. L'importance des trouées serait reliée à la structure de la canopée et influence le niveau de lumière [39].

3.3 RAPPORT ENTRE LES TROUEES DE LA CANOPEE, LA DENSITE DU SOUS-BOIS ET L'ABONDANCE DE *GNETUM AFRICANUM*.

Dans la forêt secondaire âgée de Kadzoni 1 et Elouna, et la forêt mature de Kadzoni 2 du département des Plateaux, une prédominance des classes 3 et 4 a été observée (tableau 2 et 3). Le sous-bois a été généralement peu dense. L'analyse de la présence de *Gnetum* dans ces différents sites à partir des trouées de la canopée a révélé que les semis ont été plus nombreux que les jeunes lianes et les lianes adultes dans le code 3. Une obstruction plus importante de la canopée en code 4 a conduit à une diminution de l'ensemble des effectifs de tous les stades de croissance. Cette observation est similaire à celle de [27] qui stipulent que les plantules de *Gnetum* exposées à une lumière insuffisante restent longtemps sans croître et beaucoup d'entre elles meurent. La disponibilité de la lumière constitue le principal facteur qui limite la survie et la croissance de nombreuses espèces [39]; [37], et la présence des trouées semble influencer sur leur arrangement spatial [41]. La figure 2 du site de Kadzoni 1 montre que tous les stades de *Gnetum* sont dans la première moitié du transect et les effectifs

diminuent vers l'intérieur. La lumière (que nous ne pouvons évaluer par l'analyse des photos de la canopée) semble être suffisante en bordure selon la position du soleil [15].

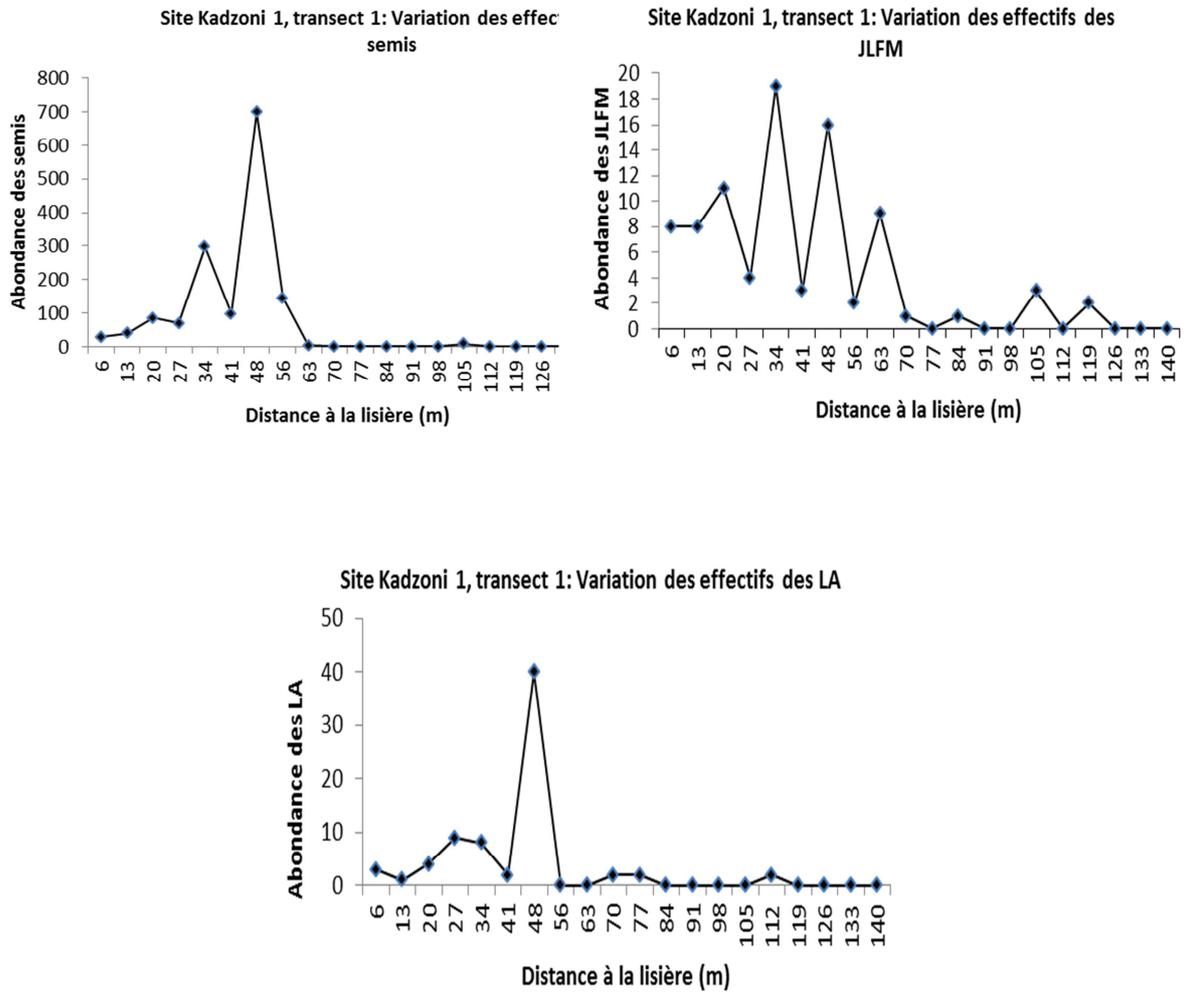


Figure 2: Effectif des différents stades de croissance dans Kadzoni 1, transect 1 (Forêt secondaire âgée)

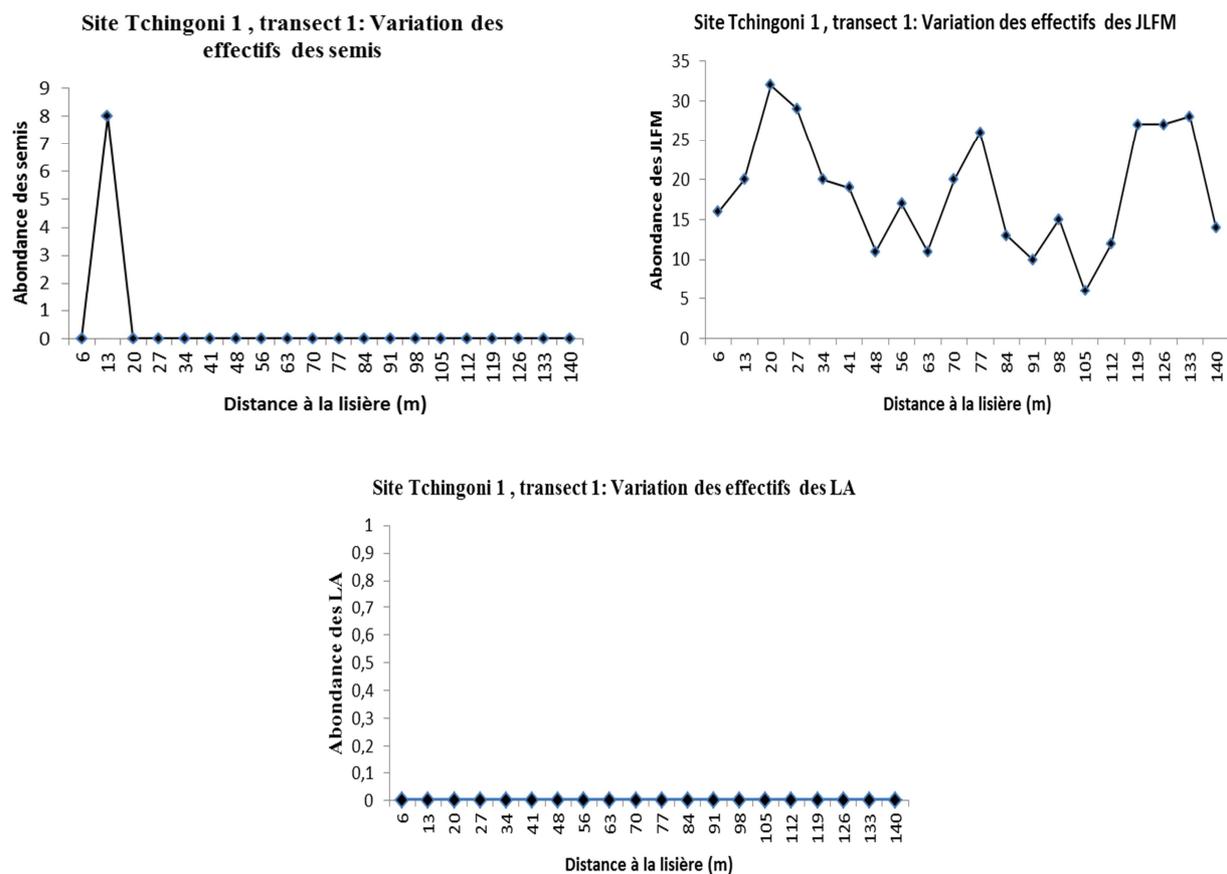


Figure 1: Effectif des différents stades de croissance dans Tchingoni 1, transect 1 (Recru forestier)

En effet les placettes à plus grands effectifs occupent les 50 premiers mètres, pourtant elles sont en code 3 de la canopée (ouverture de 20 à 40%). La diminution du rayonnement photosynthétiquement actif vers l'intérieur semble être la cause de la faible densité [27]. Dans notre étude, *Gnetum africanum* a révélé un caractère sciaphile du stade des semis dont la tolérance à l'ouverture de la canopée semble se situer entre 9.7% et 40% de la dimension des trouées dans les forêts âgées et matures. La classe 3 semble présenter les meilleures conditions de pénétration de lumière dans le sous-bois pour les semis. La corrélation entre la présence des semis et la dimension des trouées a été prouvée chez de nombreuses espèces [42]. Leur présence a été liée à celle des lianes adultes probablement par le fait que celles-ci colonisent la canopée des arbres de plus de 10 cm de diamètre [31]; [4]; [29]. La floraison induite par l'exposition au rayonnement solaire dans la canopée des espèces pionnières devenues matures pourrait expliquer la présence d'un grand nombre des semis en classe 3.

Dans le département du Kouilou les recrues forestiers et les forêts secondaires jeunes ont présenté des sous-bois très dense et moyennement dense occupés par des arbustes de DBH <10 cm et des Graminées par endroits. Ces observations se rapprochent de nombreuses études qui ont en effet montré qu'en général les densités sont plus importantes dans les forêts secondaires que dans les forêts primaires [35].

Par contre dans les recrues forestiers et les jeunes formations secondaires là où la proportion des trouées de classe 0, 1 et 2 est la plus importante, le stade jeunes lianes feuilles à portée de la main est le plus abondant (figure 3). Ce qui permet de relever le caractère héliophile moyen du *Gnetum* et donc du rôle déterminant joué par la lumière pour sa croissance [27].

Tableau N°3: Caractéristiques des différents sites et choix du code canopée pour la mise en culture

Forêts	Surface terrière (m ² /ha)	Caractéristiques	Semis/ha	JLFM/ha	LA/ha	Code canopée
Kadzoni 1	12.91	Forêt secondaire âgée	28960	1310	1030	3-4
Kadzoni 2	28.20	Forêt mature	3790	4030	320	4
Elouna	12.09	Forêt secondaire âgée	14260	790	630	3-4
Mbougou	7,20	Forêt secondaire jeune	480	6120	150	3
Tchingoni 1	1.8	Recru forestier	80	7450	-	0-1-2-3
Tchingoni 2	1.76	Recru forestier	440	7360	-	0-1-2-3
Wolo 1	6.99	Forêt secondaire jeune	400	4280	106	3-4
Wolo 2	17.82	Forêt secondaire âgée	1140	560	10	3-4

Le tableau N°3 montre que la forêt mature (Kadzoni2) et les forêts secondaires âgées (Kadzoni1, Elouna et wolo2) sont pourvues d'un grand nombre de semis (28960, 14260 et 1140 semis/ha) et la structure de leur canopée est dominée par les codes 3 et 4. La présence des JLFM est inversement relativement moins grande. Dans les recrues forestiers (Tchingoni1 et Tchingoni2) la présence d'une canopée ouverte de code 2 et assez fermé de code 3 leur confère des JLFM plus importants respectivement 7450 plants/ha et 7360 plants/ha. Les recrues et les forêts secondaires jeunes se révèlent favorable à la croissance de ce stade de Gnetum. Les codes 2 et 3 correspondant à des ouvertures de canopée comprises entre 20% et 60% peuvent être retenus pour une éventuelle mise en culture de *Gnetum africanum*.

4 CONCLUSION

La structure de la forêt est fortement influencée par la surface terrière des arbres qui la composent. Celle-ci en donne la physionomie et la dynamique des successions allant du recru forestier, à la forêt secondaire jeune et la forêt secondaire âgée ou mature. Dans les forêts secondaires jeunes et les recrues forestiers à canopées relativement ouvertes, le stade jeunes lianes feuilles a portée de la main est le plus important. Dans les forêts matures et âgées ce stade de croissance est présent en bordure où filtre une lumière assez importante. Les semis sont rencontrés dans des zones plus ou moins obstruées par de grands arbres qui portent les lianes adultes et où ils restent longtemps en attente d'une lumière optimale à leur croissance. *Gnetum africanum* affecte en définitive des trouées lumineuses pour sa croissance en milieu forestier et ces résultats pourraient permettre sa culture par la mise en place d'un itinéraire technique bien adapté aux conditions écologiques in-situ et la gestion durable de cette ressource dans son habitat naturel.

REMERCIEMENTS

Nous remercions vivement la fondation internationale pour la science (FIS) qui nous a accordé un soutien financier pour notre mobilité durant toute la période de réalisation de cette étude. Que la direction de la FIS trouve ici l'expression de ma profonde gratitude.

REFERENCES

- [1] Alexandre D.Y., 1977. Régénération naturelle d'un arbre caractéristique de la forêt équatoriale de Côte-d'Ivoire: *Turraeanthus africana* Pellegr. *Oecol Plant.* 12 (3) 241-262.
- [2] Beckage, B. et Clark, J. S., 2003. Seedling survival and growth of three forest tree species: The role of spatial heterogeneity. *Ecology* 84 (7), p. 1849-1861.
- [3] Brang, P., 1998. Early seedling establishment of *Picea abies* in small forest gaps in the Swiss Alps. *Canadian journal of Forest Research* 28, p. 626-639.
- [4] Campbell, E. J. F., et D. Newbery., 1993. Ecological relationships between lianas and trees in lowland rainforest in Sabah. East Malaysia. *J. Trop. Ecol.* 9: 469-490.
- [5] Catovsky, S. et Bazzaz, F. A., 2002. Feedbacks between canopy composition and seedling regeneration in mixed conifer broad-leaved forests. *Oikos* 98 (3), p. 403-420.
- [6] Chazdon, R.L., 1988. Sunflecks and their importance to forest understorey plants. *Adv. Ecol. Res.* 18: 1-63.
- [7] Collins, B. S. et Battaglia, L. L., 2002. Microenvironmental heterogeneity and *Quercus michauxii* regeneration in experimental gaps.

- [8] Cornett, M. W., Puettmann, K. J. et Reich, P. B., 1998. Canopy type, forest floor, predation, and competition influence conifer seedling emergence and early survival in two Minnesota conifer-deciduous forests. *Canadian journal of forest research* 28, p. 196-205.
- [9] Dai, X., 1996. Influence of light conditions in canopy gaps on forest regeneration : a new gap light index and its application in a boreal forest in east-central Sweden. *Forest Ecology and Management* 84, p. 187-197.
- [10] Denslow, J. S., and S. G. Guzman., 2000. Variation in stand structure, light and seedling abundance across a tropical moist forest chronosequence, Panama. *J. Veg. Sci.* 11: 201–21
- [11] Eyo E., Abel U., 1983. Chemical composition of amino-acid content of *G. africanum* leaves. *Nigerian Journal Nutrition Science*, 4: 52-57.
- [12] Frazer, G.W., Canham, C.D. et Lertzman, K.P., 1999. Gap Light Analyzer (GLA), Version 2.0: Imaging Software to Extract Canopy Structure and Gap Light Transmission Indices from True-Colour Fisheye Photographs, Users Manual and Program Documentation. Simon Fraser University, Burnaby, British Columbia, and The Institute of Ecosystem Studies, Millbrook, New York.
- [13] Gaussen H., 1963. Les gymnospermes. In : Précis des sciences biologiques. P. Grasse, Paris, Masson, p.640-643.
- [14] Heinemann, K., Kitzberger, T. et Veblen, T. T., 2000. Influences of gap heterogeneity on the regeneration of *Nothofagus pumilia* in xeric old-growth forest of northwestern Argentina. *Canadian Journal of Forest Research* 30, p. 25-31.
- [15] Holmes M.G. et Smith H., 1977a. The function of phytochrome in the natural environment. I. Characterization of daylight for studies in photomorphogenesis and photoperiodism. *Photochem. Photobio.*, 25, 533-538.
- [16] Jennifer L. Gagnon., Eric J. Jokela., W.K. Moser et Dudley A. Huber., 2004. Characteristics of gaps and natural regeneration in mature longleaf pine flatwoods ecosystems. *Forest Ecology and Management* 187 : 373–380
- [17] Jonckheere I, Nackaerts K, Muys B et Coppin P., 2005. Assessment of automatic gap fraction estimation of forests from digital hemispherical photography. *Agricultural and Forest Meteorology* 132 (2005) 96–11
- [18] Jones, E. W., 1950. Some aspects of natural régénération in the Bcnin rainforests. *Empire For.Rev.*, 29, 1950, p. 108-124. . Ecological studies in the rain forest of Southern Nigeria. IV. Part I.J. Ecol, 43, 1955, p. 564-594. Part 2.J. Ecol, 44, 1956, p. 83-117.
- [19] Kanmegne J., Oyono Belnnga M., Degrande A., Tchoundjeu Z., et Tiki Manga T., 2007. Gender analysis in the commercialization of *Gnetum africanum*/buchholzianum in the Lékié division in Cameroon. *Journal of Food, Agriculture & Environment*, 5: 243-247.
- [20] Kato, K. et Yamamoto, S. L., 2000. Effects of canopy on the sapling composition and structure in a subalpine old-growth forest central Japan. *Ecoscience* 7 (2) p. 237-242.
- [21] Madsen, P. et Larsen, J. B., 1997. Natural regeneration of beech (*Fagus sylvatica* L.) with respect to canopy density, soil moisture, and soil carbon content. *Forest Ecology and Management* 97, p. 97-105.
- [22] Martens F., 1971. *Traité d'anatomie végétale. Les gnétophytes* XII, 2, 295p., Berlin, Gebrüder Borntraeger.
- [23] Messier, C., Doucet, R., Ruel, J. C., Claveau, Y., Kelly, C. et Lechowicz, M. J., 1999. Functional ecology of advance regeneration in relation to light in boreal forests. *Canadian Journal of Forest research* 29 (6), p. 812-823.
- [24] Mialoundama F., 1979. Influence des feuilles sur la croissance en longueur de la tige chez *Gnetum africanum* Welw. C.R. hebdomadaire. *Séances Acad. Sci.*, 288(6) : 603-606.
- [25] Mialoundama F., 1980a. Corrélations intervenant dans la croissance des rameaux latéraux chez *Gnetum africanum* Welw. *Soc. Bot. Fr., Actual. Bot.*, 127 (2) : 119-121.
- [26] Mialoundama F., Lauzac M., Paulet P., 1984., The periodic induction of dormancy during the rhythmic growth of *Gnetum africanum* Welw. *Physiol. Plant.*, 61: 309-313.
- [27] Mialoundama F., Paulet P., 1985. Développement et rythme d'émergence foliaire chez *Gnetum africanum* en relation avec la photopériode et les propriétés du rayonnement. *Ecol. Plant.* 6(3) : 309-318.
- [28] Mialoundama F., 2007. LE KOKO OU MFUMBU (Gnétacées): Une plante alimentaire d'Afrique Centrale. L'Harmattan, Paris, 211p.
- [29] P'erez-Salicipup, D., V. L. Sork, and F. E. Putz. 2001., Lianas and trees in a liana forest of Amazonian Bolivia. *Biotropica* 33: 34–47.
- [30] Pukkala, T., Kuuluvainen, T., Hokkanen, T. J., et Järvinen, E., 1993. Factors related to seedling growth in boreal scots pine stand : a spatial analysis of a vegetation-soil system. *Canadian Journal of Forest Research* 23, p. 2101-2109.
- [31] Putz, F. E., 1983. Liana biomass and leaf area of a tierra firme forest in the Rio Negro basin, Venezuela. *Biotropica* 15: 185–189.
- [32] Putz, F.E., 1984a. The natural history of lianas on Barro Colorado Island, Panama. *Ecology* 65: 1713–1724.
- [33] Saldarriaga, J. G., D. C. Well, M. L. Tharp, and C. UHL., 1988. Long-term chronosequence of forest succession in the Upper Rio Negro of Colombia and Venezuela. *J. Ecol.* 76: 938–958

- [34] Siebel, H. N et Bouwma, I. M., 1998. The occurrence of herbs and woody juveniles in a hardwood floodplain forest in relation to flooding and light. *Journal of Vegetation Science* 9, p. 623-630.
- [35] Stefan, A., Schnitzer et Frans Bongers., 2011. Increasing liana abundance and biomass in tropical forests: emerging patterns and putative mechanisms. *Ecology Letters*, 10.1111/j.1461-0248.2011.01590.x.
- [36] Tabuna H., 1999. Le marché des produits forestiers non ligneux de l'Afrique Centrale en France et en Belgique. CIFOR. Occasional paper N°19, 37p.
- [37] Tomita, M et Seiwa, K., 2004. Influence of canopy tree phenology on understory populations of *Fagus crenata*. *Journal of vegetation science* 15: 379-388, 2004.
- [38] Tucker, J. M., E. S. Brondizio, and E. F. Moran., 1998. Secondary succession in the Eastern Amazon: Structural characterization and determinants of regrowth rates. In M. Guariguata and B. Finegan (Eds.). *Ecology and management of tropical secondary forest: Science, people, and policy*, pp. 49–67. Whitmore, T. C. 1984., *Tropical Rain Forests of the Far East*. Oxford University Press, New York.
- [39] Whitmore, T. C., 1984. *Tropical rain forests of the far east*, 2nd edn. Clarendon Press, Oxford, 352pp.
- [40] Wright, E. F., Coates, K. D. ET Bartemucci, P., 1998. Regeneration from seed of six tree species in the interior cedar-hemlock forest of British Columbia as affected by substrate and canopy gap position. *Canadian Journal of Forest Research* 28, p. 1352-1364.
- [41] Clark, J. S. et Ji, Y., 1995, 'Fecundity and Dispersal in Plant-Populations – Implications for Structure and Diversity', *Amer. Nat.* 146, 72–111.
- [42] Goldblum, D., 1997. The effects of treefall gaps on understory vegetation in New York State. *J. Veg. Sci.* 8, 125–132.