

Dispersion des graines et du pollen chez des arbres exploités en Afrique centrale et implications pour la gestion forestière



Mémoire de fin d'études présenté en vue de l'obtention du grade de Master en Biologie des organismes et écologie, par Nina Vankerckhove

Promoteur : Olivier Hardy

Service : Evolution Biologique et Ecologie (EBE)

Septembre 2018

Photo de couverture : Forêt dense humide de l'Est du Cameroun (Makalaya, août 2017, N. Vankerckhove).



Laboratoire d'Evolution Biologique et d'Ecologie (EBE)

Campus du Solbosch

Avenue F.D. Roosevelt, 50

1050 Ixelles- Bruxelles



Société d'exploitation forestière Pallisco (SARL)

Avenue des cocotiers, 478

BP 394 Douala – Cameroun



Nature+ asbl s/c Laboratoire de Foresterie des Régions Tropicales et Subtropicales

Passage des Déportés, 2

5030 Gembloux – Belgique



Académie de Recherche et d'Enseignement Supérieur

Rue Royale, 180

1000 Bruxelles

Remerciements

Tout d'abord, je voudrais dire merci à mon promoteur, Olivier Hardy. Je le remercie pour sa patience, sa bienveillance, sa sympathie,... Mais surtout, je le remercie pour sa capacité à prendre le temps afin d'être disponible pour les autres. Je le remercie également de m'avoir prêté sa perceuse afin de pouvoir extraire de l'ADN des graines d'*Afzelia bipindensis* ! Mes pensées vont ensuite vers Franck Monthe, doctorant au sein de l'équipe d'Olivier. Dès le début, tu m'as accompagnée dans mon travail, que ce soit pour les manipulations au laboratoire, l'utilisation de logiciels ou des soucis de rédaction. Merci aussi pour ton rire, qui, entendu depuis l'autre côté du couloir, me donnait la motivation pour continuer à mener ce travail à bien. Merci aussi à Jérémy Migliore, post-doctorant dans l'équipe d'Olivier. Grâce à toi et à ton sens de l'organisation hors pair, les membres du service de l'EBE se rassemblent régulièrement pour jouer à des jeux de société. Ces soirées m'ont permis de rapidement m'intégrer au sein de l'équipe du labo. Il règne une ambiance très agréable au sein de l'EBE et je remercie donc tous les permanents, post-doctorants et doctorants d'y contribuer. Merci à Esra et à Jean-François Gillet d'avoir extraits et génotypés 96 plantules de *D. benthamianus*.

Un tout grand merci également aux mémorants avec lesquels j'ai travaillé pendant près d'un an dans le local qui nous a été attribué. C'est donc Gwen, Romain, Grégory, Amélie, Martin, Nathan, Nicolas, Rémy, Félicien, Pauline, Jane, Laura et Alice que je remercie. Je ne suis pas prête d'oublier les bons moments passés en votre compagnie.

Dans le cadre de ce mémoire, j'ai eu l'opportunité de partir en mission de terrain. Le voyage s'est déroulé au Cameroun, au sein de la concession forestière Pallisco. Je remercie Monsieur Paul Lagoute de m'avoir accueillie. Un merci particulier à Ismail pour son accueil, ses discussions intéressantes ainsi que pour sa délicieuse cuisine. Merci à Yves d'être venu me chercher à l'aéroport et merci à Ismael pour le trajet retour. Merci à Clovis, Crépin, Yannick, Grégoire, Gabriel, Azor, Yanick, Stéphanie, Sandrine, Stéphane et Kenzo de m'avoir fait découvrir la forêt. Merci à Quentin et à Salim d'être allés chercher les grains au sommet d'un doussié ! Merci à Vanessa, Irène, Babette, Claudia, Donatien, Quentin, Robin, Martin, Arnaud, Paul, Salim, Fredo, Mirko, Pierre et François pour tous les bons moments passés en votre compagnie.

Merci à l'ARES de m'avoir octroyé une bourse de voyage, grâce à laquelle j'ai pu réaliser ce séjour au sein d'une concession forestière.

Je remercie mes amis, sur qui je peux toujours compter et me reposer. Merci les gentils.

Merci à Jobran, pour tout.

Bien entendu, je remercie ma famille, qui m'a toujours soutenue. Merci de m'accompagner au quotidien et merci de m'avoir transmis l'amour de la nature. Papa et Maman, merci d'avoir fait en sorte que je devienne qui je suis aujourd'hui. Merci à Sophie et Arnaud d'avoir toujours été présents pour moi. Merci à Alix, Emmy, Lucas et Anaïs pour le divertissement et l'émerveillement qu'ils nous apportent.

Finalement, je remercie l'ULB et toutes les personnes que j'y ai rencontrées pour ces belles années passées trop vite.

Résumé

L'établissement d'une gestion forestière durable demande la prise en compte de plusieurs éléments impliqués dans la régénération des espèces d'arbres considérées. *Distemonanthus benthamianus* (Baillon, 1870) est une espèce d'arbres exploitées en Afrique centrale, appartenant à la famille des Fabaceae et à la sous-famille des Caesalpinioideae. Ses fleurs sont hermaphrodites et produisent des gousses. Les objectifs de cette étude étaient (i) de caractériser les paramètres de régénération de *D. benthamianus* à l'aide de marqueurs microsatellites, (ii) de comprendre comment la régénération ainsi que la reproduction de *D. benthamianus*, une espèce présentant un déficit de régénération naturelle dans la plupart des forêts matures, est touchée par l'exploitation forestière. Des mesures directes de flux de gènes basées sur des analyses de parenté ont pu être réalisées à partir d'échantillons collectés au Gabon. D'après les résultats obtenus, le succès reproducteur de *D. benthamianus* semble être plus impacté par le statut de dominance au sein de la canopée que par le diamètre à hauteur de poitrine. Les échantillons ont été collectés au cours de l'année 2009 à 2010, et en 2017, après une phase d'exploitation ayant eu lieu en 2011. Ni la capacité de dispersion du pollen ni celle des graines ne présentent de différence significative entre l'échantillonnage de 2009-2010 et celui de 2017. De même qu'il n'a pas engendré d'augmentation du taux d'autofécondation, l'événement d'exploitation de 2011 n'a pas causé d'augmentation de la consanguinité ni de diminution de la diversité génétique au sein de la population étudiée de *D. benthamianus*. Par conséquent, l'exploitation forestière pourrait favoriser la régénération de *Distemonanthus benthamianus* et n'aurait pas de conséquence significative sur la reproduction de cet arbre forestier.

Summary

The establishment of sustainable forest management requires taking into account several elements involved in the regeneration of the considered tree species. *Distemonanthus benthamianus* (Baillon, 1870) is a tree species exploited in Central Africa, belonging to the Fabaceae family and the Caesalpinioideae subfamily. Its flowers are hermaphrodite and produce pods. The objectives of this study were (i) to characterize the regenerative parameters of *D. benthamianus* using microsatellite markers, (ii) to understand how the regeneration and reproduction of *D. benthamianus*, a species with natural regeneration deficit in most mature forests, is affected by logging. Direct gene flow measurements based on kinship analyzes could be made from samples collected in Gabon. According to the results obtained, the reproductive success of *D. benthamianus* seems to be more affected by the crown class within the canopy than by the diameter at breast height. The samples were collected during the year 2009 to 2010, and in 2017, after an exploitation phase that took place in 2011. Neither the dispersal capacity of the pollen nor that of the seeds show any significant difference between the 2009-2010 and 2017 sampling. As well as it did not lead to an increase in the self-fertilization rate, the 2011 harvest event did not result in increased inbreeding or decreased genetic diversity in the *D. benthamianus* studied population. Therefore, logging could promote the regeneration of *Distemonanthus benthamianus* and have no significant impact on the reproduction of this forest tree.

Table des matières

1. Introduction	1
1.1 Exploitation forestière : contexte et problématiques.....	1
1.2 Flux de gènes.....	4
1.2.1 Définition des flux de gènes et forces évolutives	4
1.2.2 Marqueurs microsatellites	5
1.2.3 Stratégies d'analyse du flux de gènes : méthodes directes et indirectes	6
1.2.4 Flux de gènes et gestion durable	8
2. Objectifs de l'étude.....	11
3. Matériel et méthodes	12
3.1 Contexte de l'étude.....	12
3.2 Espèces étudiées	13
3.2.1 <i>Distemonanthus benthamianus</i> : modèle d'étude diploïde	13
3.2.2 <i>Afzelia bipindensis</i> : modèle d'étude tétraploïde	14
3.3 Sites d'étude.....	16
3.3.1 Concession Forestière sous Aménagement Durable (CFAD) de la CEB (Compagnie Equatoriale des Bois) (Bambidie, Gabon).....	16
3.3.2 Concession forestière la Pallisco (Mindourou, Cameroun)	17
3.4 Mission de terrain	19
3.4.1 Concession Forestière sous Aménagement Durable (CFAD) de la CEB (Compagnie Equatoriale des Bois) (Bambidie, Gabon) ; échantillonnage de <i>Distemonanthus benthamianus</i>	19
3.4.2 Concession forestière la Pallisco (Mindourou, Cameroun) ; échantillonnage d' <i>Afzelia bipindensis</i>	20
3.5 Travail de laboratoire.....	21
3.5.1 Développement des marqueurs microsatellites	21
3.5.2 Extraction d'ADN.....	21
3.5.4 Génotypage	22
3.5.5 Lecture et encodage des données obtenues	22
3.6 Analyse des données.....	23
4. Résultats.....	30
4.1 <i>Distemonanthus benthamianus</i> : modèle d'étude diploïde.....	30
4.1.1 Allèles nuls et consanguinité	30
4.1.2 Autofécondation	30

4.1.3 Croisements préférentiels.....	31
4.1.4 Dispersion des gènes	31
4.1.5 Succès reproducteur	34
4.1.6 Structure génétique spatiale	40
5. Discussion et perspectives de recherches	41
5.1 Système de reproduction	41
5.1.1 Taux d'autofécondation et croisements préférentiels	41
5.1.2 Consanguinité	42
5.2 Dispersion des graines	43
5.3 Dispersion du pollen	46
5.4 Succès reproducteur et impact de l'exploitation.....	48
5.5 Recommandations pour une gestion durable.....	49
5.6 Perspectives de recherche	50
5.7 Impacts potentiels d'une exploitation intense et conclusion	50
6. Bibliographie	52
7. Annexes.....	58

1. Introduction

1.1 Exploitation forestière : contexte et problématiques

Selon les données de l'Organisation des Nations unies pour l'alimentation et l'agriculture (FAO), les forêts occupent 30% de la superficie de terres émergées au niveau planétaire, ce qui représente environ 4 milliards d'hectares (ONF, 2013). Les forêts tropicales recouvrent près de la moitié de la surface forestière mondiale et font partie des écosystèmes les plus menacés dans le monde (Mensah *et al.*, 2013). Le bassin du Congo, deuxième massif forestier tropical du monde, a une superficie de 220 millions d'hectares. En outre, c'est le plus grand réservoir de biodiversité en Afrique. Dans la plupart des pays d'Afrique centrale, de nombreuses espèces d'arbres subissent une exploitation considérable en raison de leur bois de qualité. En effet, l'industrie du bois constitue une activité économique importante dans cette région. Il est donc essentiel de concilier la conservation des ressources forestières et le développement économique, tout en garantissant la gestion durable des forêts (CIRAD, 2011).

Entre 1990 et 2000, la déforestation annuelle a entraîné un recul de 8,9 millions d'hectares par an à l'échelle mondiale. Le déclin annuel des surfaces forestières entre 2000 et 2005 était de 7,3 millions d'hectares par an. Entre 1990 et 2005, les surfaces forestières ont reculé de 19% en Amérique centrale, de 9,1% en Afrique et de 6,6% en Amérique du Sud, alors qu'elles avançaient de 1,2% pour l'ensemble de l'Europe (ONF, 2013). Entre 2000 et 2010, on estime que la superficie forestière a diminué de 5,2 millions d'hectares par an (FAO, 2010).

En plus de leur fonction socio-économique, les forêts jouent un rôle essentiel dans le cycle de l'eau et du carbone, la conservation des sols et la protection des habitats (FAO, 2016). Leur conservation est cruciale pour le maintien de la biodiversité et la gestion du carbone. Dans les conditions actuelles, la gestion durable des forêts semble donc primordiale.

La gestion des forêts denses humides d'Afrique centrale a débuté à l'époque coloniale, en Afrique équatoriale française. Il était alors seulement question d'assurer une production constante de bois d'œuvre (ATIBT, 2017; AFD, 2010). Peu à peu, au cours des années 60 et

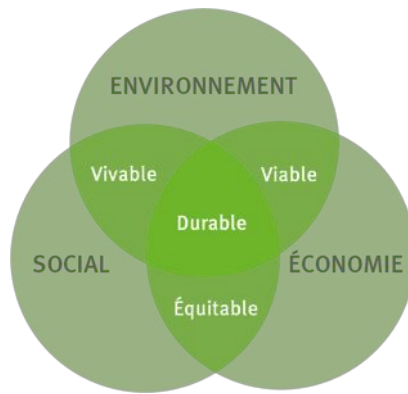


Figure 1 : Objectifs de la gestion durable (<http://www.pallisco-cifm.com/index.php/fr/defgestionresp>, consulté le 24/03/2018). Premièrement, la combinaison de la valorisation économique du territoire ainsi que de la conservation de la biodiversité rend la gestion viable, c'est-à-dire qu'elle dispose des conditions nécessaires pour durer et se développer. Deuxièmement, l'alliance de la conservation de la biodiversité et du développement socio-économique permet à la gestion d'être vivable, et donc supportable. Troisièmement, l'union du développement socio-économique et de la valorisation économique du territoire rend la gestion équitable, en respectant les droits de chacun. Finalement, pour qu'une gestion soit durable, elle doit allier la valorisation économique d'un territoire, ainsi que la conservation de la biodiversité et le développement socio-économique de ce dernier.

70, la mise en pratique de ces aménagements a été abandonnée. La gestion forestière s'est vue simplifiée, composée de principes élémentaires, tel que le respect du Diamètre Minimum d'Exploitabilité (DME). Dans les années 70, un certain nombre de plans d'aménagement ont été formulés. Cependant, à cause d'un manque de volonté de la part des différents acteurs, aucun n'a été concrètement mis en application. De ce fait, on estime qu'aucun aménagement forestier durable n'a été mis en place avant les années 90.

Le concept de gestion durable des forêts n'est donc pas récent. Cependant, au début des années 1990, dans le secteur forestier du Bassin du Congo, le renouvellement de la ressource forestière n'était pas une préoccupation et l'aménagement forestier n'était qu'expérimental. C'est en 1992, lors du Sommet de la Terre à Rio, qui a notamment été consacré à la mise en œuvre du concept de développement durable, que ce dernier a vraiment pris son essor. Ce concept attrayant donne la possibilité de maintenir et de renforcer aussi bien les valeurs écologiques, sociales et économiques des forêts (fig.1) (ATIBT, 2017 ; AFD, 2010).

C'est en 1993, lors de la Conférence ministérielle sur la protection des forêts en Europe, à Helsinki, qu'une première définition de la gestion durable des forêts a été donnée. Elle a été définie comme *« les modalités d'utilisation des forêts qui permettent de maintenir leur diversité biologique, leur productivité, leur capacité de régénération, leur vitalité et leur capacité à satisfaire, actuellement et pour le futur, les fonctions économiques, écologiques et sociales aux niveaux local, national et mondial »*. A posteriori, cette définition a été adoptée par l'Organisation des Nations unies pour l'alimentation et l'agriculture (FAO) (AFD, 2010).

Depuis le début des années 1990 jusqu'à aujourd'hui, l'aménagement forestier a progressé de façon significative dans le bassin du Congo. En effet, 31 millions d'hectares de grands massifs forestiers font aujourd'hui partie de concessions forestières. Parmi ceux-ci, 6,3 millions d'hectares sont certifiés dont 4,4 millions certifiés par le label de gestion durable FSC (FSC, 2018).

Aujourd'hui, dans le bassin du Congo, la gestion durable des forêts de production mises en concession s'appuie sur le concept d'aménagement-exploitation. L'exploitation porte sur un nombre raisonnable d'espèces, déjà appréciées sur le marché et relativement abondantes. En outre, la durée de la rotation ainsi que le DME (Diamètre Minimum d'Exploitabilité) sont des paramètres essentiels à prendre en compte pour assurer la pérennité des forêts de production. La durée idéale de la rotation serait celle qui correspond

au meilleur taux de régénération du nombre de pieds ou de volume prélevés. Lorsque la superficie de la parcelle exploitable et la durée de rotation sont fixées, le DME est l'outil essentiel utilisé en gestion forestière. Le DME de chaque espèce exploitée est fixé sur base de lois forestières appliquées dans l'ensemble du pays concerné. Ensuite, les gestionnaires forestiers déterminent un Diamètre Minimum d'Aménagement (DMA) pour chaque espèce et pour chaque UFA. La valeur du DMA est supérieure ou égale à celle du DME (Ngatchou Towo, 2009). Le DME choisi doit tenir compte des contraintes biologiques pour éviter de compromettre la régénération et favoriser la dynamique naturelle de la forêt exploitée. Afin d'assurer la régénération au sein des parcelles exploitées, le DME d'une espèce doit être supérieur au diamètre à partir duquel les arbres appartenant à cette même espèce commencent à fructifier de façon efficace. En outre, le nombre de semenciers préservés doit être suffisant. Dès lors, la régénération est assurée par les arbres dont le diamètre est compris entre le diamètre de fructification et le DME. Aujourd'hui, ce type d'exploitation forestière, compatible avec le maintien et le renouvellement de la ressource forestière, constitue la mise en valeur principale de la forêt (Fargeot, 2004).

En Afrique centrale, l'exploitation forestière est donc qualifiée d'exploitation sélective (« *selective logging* »). Dans ce système d'Aménagement sylvicole, un certain nombre d'arbres sont sélectionnés afin d'être abattus, sans exploiter les autres arbres de la même parcelle. On parle d'exploitation extensive.

Les concessions forestières du Bassin du Congo sont organisées en Unités forestières d'Aménagement (UFA). Une UFA est une grande concession gérée et exploitée par une entreprise forestière en suivant un plan d'aménagement (Poissonet & Lescuyer, 2005). De manière générale, chaque UFA est découpée en 6 blocs de volumes (de bois exploitable) relativement égaux, appelés Unités Forestières d'Exploitation (UFE). Chaque UFE est elle-même divisée en 5 parcelles de surfaces équivalentes, appelées Assiette Annuelle de Coupe (AAC). On dénombre donc 30 AAC par UFA. Etant donné que l'exploitation d'une AAC dure en général un an (deux ou trois ans maximum), la période de rotation d'exploitation forestière d'une UFA est de 30 ans minimum, ce qui permet à la forêt de se régénérer (ESRI France, SIG 2007).

Actuellement, plus de 400 millions d'hectares de forêts tropicales à travers de monde sont gérées pour la production de bois. Il est donc essentiel de comprendre leurs réponses à long terme face aux pratiques d'aménagement (Hu *et al.*, 2018).

1.1 Flux de gènes

1.2.1 Définition des flux de gènes et forces évolutives

L'information contenue dans un gène est transmise et arrangée différemment de génération en génération, essentiellement par le biais de la reproduction sexuée. En effet, les gènes sont exposés à des flux et circulent entre générations. Le flux de gènes est un événement de migration. Il peut être défini comme le mouvement d'individus ou de gamètes entre populations. En effet, dans leur milieu naturel, les populations ne sont pas génétiquement isolées et des échanges peuvent avoir lieu à chaque génération, ce qui génère des flux de gènes. Ces échanges de gènes homogénéisent les fréquences alléliques entre les populations et définissent la taille effective au sein du voisinage local (Oddou-Muratorio et Klein, 2008).

Au sein du règne végétal, il est rare que la migration soit le fruit du déplacement d'individus adultes. Le pollen et les graines sont donc les acteurs principaux des flux de gènes (Debout *et al.*, 2010). Le premier flux de gènes provient du pollen, contenant le patrimoine génétique paternel. Chaque grain de pollen présent sur une étamine est un gamète mâle, contenant la moitié des gènes du pied père. Différents vecteurs peuvent alors entrer en jeu afin que les grains de pollen rencontrent une fleur femelle, permettant la fécondation. Une fois que les gamètes mâles et femelles se sont associés, la graine formée

contient la moitié du génome paternel ainsi que la moitié du génome maternel, dans l'embryon. Ce dernier est un futur individu potentiel. Les gènes transportés par les grains de pollen vont donc être dispersés une deuxième fois par les graines. On assiste à un deuxième flux de gènes. De même que pour le pollen, les graines sont susceptibles de quitter le pied mère de façons diverses, par le biais de différents vecteurs de dispersion. Par conséquent, la dynamique d'évolution de la diversité génétique des populations d'arbres forestiers ainsi que la colonisation de nouveaux territoires sont déterminés par les flux de pollen et de graines (Gerber *et al.*, 2004). En effet, plusieurs forces évolutives de base sont admises en génétiques des populations, tel que le flux de gènes qui est une force évolutive majeure. Ces forces, stochastiques ou déterministes, influencent les fréquences alléliques et génotypiques. D'une part, les processus stochastiques reposent sur des événements aléatoires. A priori, ils ne peuvent donc pas être prédits mais peuvent être décrits par des probabilités d'occurrence. Parmi ces processus stochastiques figurent les mutations, la recombinaison, la dérive génique et les flux de gènes. D'autre part, les processus déterministes, comme leur nom l'indique, altèrent les fréquences alléliques et génotypiques dans une direction prévisible. La sélection fait partie de ces processus.

1.2.2 Marqueurs microsatellites

Les marqueurs génétiques, également appelés marqueurs moléculaires, donnent des informations sur la variation génétique au niveau du génome. Ils permettent de mettre en évidence la variation génétique entre individus, entre populations et entre espèces.

Les marqueurs microsatellites, SSRs (*Simple Sequence Repeats*) ou STRs (*Short Tandem Repeats*) sont des fragments d'ADN constitués de courtes séquences d'1 à 10 nucléotides répétées en tandem. Les microsatellites sont des régions présentant un taux de mutations relativement élevé, compris entre 10^{-6} et 10^{-3} par génération cellulaire (Vieira *et al.*, 2016).

En général, les mutations de microsatellites se traduisent par des gains ou des pertes de répétitions. Dès lors, deux allèles microsatellites diffèrent plutôt par leur longueur que par la nature des bases qui les composent. La variabilité génétique observée est alors le reflet d'un polymorphisme de taille (Vieira *et al.*, 2016).

Par conséquent, les microsatellites peuvent présenter de grandes variations d'un individu à l'autre. Ils sont donc très intéressants pour identifier les parents des graines et des

plantules récoltées, ce qui permet par la suite de quantifier les distances de dispersion du pollen et des graines, respectivement.

Afin d'optimiser la conservation et la gestion des espèces d'arbres forestiers, il est nécessaire de récolter des informations sur leur écologie mais également au niveau de leur diversité génétique. Les informations génétiques peuvent s'obtenir via des techniques de biologie moléculaire nécessitant l'utilisation de marqueurs moléculaires tels que les marqueurs microsatellites. Les microsatellites sont en effet des outils puissants qui permettent d'évaluer la diversité génétique (Vu *et al.*, 2018).

1.2.3 Stratégies d'analyse du flux de gènes : méthodes directes et indirectes

Le degré de dispersion des gènes est un facteur déterminant en ce qui concerne la dynamique évolutive des populations d'arbres tropicaux (Hardy *et al.*, 2006). Différentes stratégies existent afin d'analyser le flux de gènes. Elles sont classées en méthodes «directes» et «indirectes».

D'une part, les méthodes directes estiment le flux de gènes contemporain en effectuant une analyse de parenté. D'autre part, les méthodes indirectes estiment le flux de gènes contemporain en caractérisant la structure génétique spatiale et peuvent également, en caractérisant la structure génétique spatiale des adultes, donner des informations sur le flux de gènes historique, ayant généré la structure génétique actuelle (Duminil *et al.*, 2016). Ces méthodes sont donc complémentaires. Comparer les estimations contemporaines et les estimations historiques donne un aperçu des processus écologiques et évolutifs qui ont lieu au sein et entre les populations (Oddou-Muratorio et Klein, 2008 ; Duminil *et al.*, 2016). L'estimation directe des distances de dispersion du pollen et des graines demande de fournir un effort important. D'une part, un échantillonnage exhaustif des individus présents au sein de la zone étudiée est nécessaire et, d'autre part, ces méthodes sont coûteuses en marqueurs polymorphes. Les approches indirectes ont donc été développées car, bien que moins précises, elles sont plus aisées à réaliser que les méthodes directes (Ndiade-Bourobou *et al.*, 2010 ;Duminil *et al.*, 2016).

Les méthodes directes donnent des informations sur les flux de gènes actuels. L'estimation directe des flux de gènes via la dispersion du pollen et des graines s'appuie sur des analyses de parenté/paternité réalisées sur les échantillons récoltés sur le terrain. L'échantillonnage doit comprendre des graines dispersées ou des plantules établies ainsi que

tous les adultes reproducteurs compris dans la parcelle d'échantillonnage. Pour ce faire, l'information sur un nombre suffisant de marqueurs polymorphes, partagés par l'ensemble de la population, est nécessaire afin d'obtenir les génotypes exacts des échantillons et de chercher les liens de parenté qui existent entre eux (Oddou-Muratorio et Klein, 2008). Les analyses de parenté/paternité supposent que les marqueurs sont hérités selon les lois de la ségrégation de Mendel (Hardy *et al.*, 2006). Lorsque le génotype et la position géographique des parents et des descendants sont connus, il est possible d'estimer la distance de dispersion des graines et du pollen. La distance de dispersion des graines représente la distance qui sépare une graine (ou une plantule) de l'arbre mère dont elle provient. La distance de dispersion du pollen est représentée par la distance qu'il y a entre les deux parents. Si l'espèce étudiée est hermaphrodite, distinguer le père de la mère n'est pas chose aisée. L'hypothèse que le parent le plus proche du descendant est le pied mère a été émise. Cependant, cette hypothèse, bien que majoritairement vérifiée, ne l'est pas toujours. Les événements de dispersion analysés dans le cas d'analyse de parenté sont des événements de dispersion efficaces. En effet, lorsque l'analyse de parenté traite des plantules établies comme descendants, il est possible d'estimer la distance moyenne de dispersion efficace des graines. Lorsque l'analyse porte sur des graines collectées directement sur ou sous un arbre, ce dernier est reconnu comme étant la mère de ces graines. L'analyse est donc une analyse de paternité et c'est la distance moyenne de dispersion du pollen qui peut être estimée (Oddou-Muratorio et Klein, 2008).

Dans le cas d'un événement d'autofécondation, l'analyse de parenté assigne deux fois le même parent à un même descendant. L'analyse de parenté permet donc aussi d'estimer le taux d'autofécondation.

Les méthodes indirectes extrapolent des mesures du flux de gènes à partir des fréquences alléliques observées au sein de la population étudiée (Whitlock et McCauley, 1999). Les approches indirectes estiment les paramètres de la dispersion actuelle ou historique des gènes à partir de la structure génétique spatiale (SGS, distribution spatiale non aléatoire des allèles) observée et en les ajustant à des modèles de population théoriques. En général, ces modèles supposent que la population est à l'équilibre migration-dérive génique et permettent d'établir un rapprochement entre la distribution des fréquences alléliques avec la SGS de la population. La dérive génique locale, dont l'effet est

contrebalancé par la dispersion des gènes, est la cause principale de la SGS (Oddou-Muratorio *et al.*, 2010).

Un des types de modèles théoriques utilisés pour les méthodes indirectes est celui de l'isolement par la distance (*Isolation By Distance*, IBD). Ces modèles permettent de décrire la SGS en représentant l'apparentement génétique entre paires d'individus en fonction de la distance qui les sépare. En outre, ces modèles d'isolement par la distance estiment que la différenciation génétique entre les individus augmente avec la distance spatiale entre ces mêmes individus. Autrement dit, plus les individus sont proches spatialement, plus il est probable qu'ils soient apparentés. Ce principe traduit les limites de la dispersion des gènes. La différenciation génétique augmente avec la distance à un taux proportionnel à $1/D\sigma^2$, où D représente la densité efficace de la population et σ^2 exprime l'étendue spatiale de la dispersion des gènes (Hardy *et al.*, 2006, Oddou-Muratorio *et al.*, 2010).

1.2.4 Flux de gènes et gestion durable

Le flux de gènes et le système de reproduction influencent fortement la dynamique des populations et l'évolution des espèces. Les capacités de dispersion du pollen et des graines sont des paramètres clés en ce qui concerne la régénération naturelle des espèces d'arbres. L'exploitation forestière sélective induit une réduction de la taille et de la densité de la population ainsi que la connectivité entre les peuplements restants et pourrait dès lors affecter l'état des populations, la reproduction et le potentiel évolutif des arbres forestiers. Les croisements entre individus peuvent alors devenir rares et le flux de gènes sera restreint. Dès lors, en raison de la dérive génétique, les populations risquent de subir une perte de diversité et une augmentation de la structure génétique spatiale (SGS), ainsi qu'une augmentation de la consanguinité. A long terme, ces phénomènes affectent la survie des individus (Duminil *et al.*, 2016 ; Inza *et al.*, 2018).

De plus, l'exploitation sélective du bois dans les forêts tropicales repose souvent sur l'abattage des arbres présentant les plus gros diamètres. Ces modifications sont susceptibles d'avoir d'importantes conséquences sur le flux de pollen et sur la reproduction. D'une part, retirer les arbres dont le diamètre est important pourrait correspondre à éliminer la majorité des individus reproducteurs. D'autre part, si la densité locale d'arbres diminue, le nombre de partenaires locaux disponibles pour se reproduire risque lui aussi de diminuer. Dès lors, la proportion de pollen provenant d'arbres plus distants, géographiquement et

génétiqnement, peut augmenter dans le pool de pollen local. En outre, l'exploitation modifie le paysage en le rendant plus ouvert. Les paysages ouverts présentent moins d'obstacles et offrent donc des conditions favorables aux événements de dispersion à longue distance, aussi bien pour le pollen que pour les graines (Nathan *et al.*, 2008 ; Vranckx *et al.*, 2014). Ces événements de dispersion à longue distance sont plutôt rares mais sont responsables de la persistance de certaines espèces dans les paysages fragmentés. En effet, d'une part, ils jouent un rôle important en permettant la colonisation d'habitats inoccupés, via la dispersion des graines. Ce phénomène permet d'éviter la compétition entre individus apparentés et d'augmenter l'aire de répartition de l'espèce en colonisant de nouveaux sites. D'autre part, les échanges de pollen à longue distance pourraient atténuer les effets négatifs d'une faible densité d'arbres reproducteurs en diversifiant les sources de pollen. Cependant, si le nombre d'arbres adultes susceptibles de se reproduire diminue trop fortement au sein du peuplement forestier, les distances moyennes de pollinisation efficace ne peuvent pas totalement compenser la réduction de taille de la population. En effet, lorsque la distance entre individus conspécifiques reproducteurs est plus importante que la distance de dispersion du pollen, les échanges de pollen sont réduits. Dès lors, les arbres isolés risquent de subir une limitation d'allopollen et de produire des graines de faible qualité issues d'autofécondation, engendrant des cohortes de descendants fortement apparentés. De plus, la diversité du pool de pollen local diminue et la consanguinité risque d'être plus importante. La consanguinité augmente le risque que des allèles récessifs délétères se retrouvent à l'état homozygote, ce qui diminue la fitness des individus (Vranckx *et al.*, 2014; Carneiro *et al.*, 2011). Les arbres sont des espèces végétales à longue durée de vie. En général, de telles espèces sont caractérisées par un important fardeau génétique et possèdent donc un taux élevé d'allèles récessifs ou partiellement récessifs (Duminil *et al.*, 2016). A long terme, la consanguinité peut entraîner une perte de diversité génétique. Ce phénomène est susceptible de rendre la population moins résistante aux pathogènes et de limiter sa reproduction. Les graines et les plantules obtenues par autofécondation manifestent souvent une forte dépression de consanguinité et sont éliminés à un stade précoce. Par conséquent, un taux d'autofécondation plus élevé entraîne une diminution de l'intensité de la régénération (Duminil *et al.*, 2016b).

En sachant que l'exploitation forestière entraîne une diminution de la densité des arbres et donc celle des partenaires sexuels potentiels d'une même espèce, il est important

de bien analyser la connectivité entre individus due à la pollinisation (Duminil *et al.*, 2016). La mise en évidence des distances de dispersion du pollen et des graines permet donc de vérifier si l'exploitation a un impact sur la reproduction et la régénération de l'espèce considérée. D'une part, une estimation fiable des flux de gènes donne la possibilité d'estimer une densité minimale d'arbres adultes à conserver après exploitation afin d'éviter l'isolement reproductif entre adultes reproducteurs et d'assurer une régénération naturelle suffisante. D'autre part, elle permet d'avoir une idée du potentiel de l'espèce à recoloniser un espace dont elle a été exclue (Ndiade-Bourobou *et al.*, 2010 ; Hardy *et al.*, 2018, unpublished).

Dans un contexte de gestion forestière durable, il est essentiel de comprendre les processus impliqués dans la reproduction des arbres des forêts tropicales. D'une part, les capacités de dispersion du pollen et des graines sont des paramètres clés pour la régénération naturelle des arbres forestiers. D'autre part, il est judicieux d'évaluer si certaines caractéristiques des arbres, tel que le diamètre à hauteur de poitrine ou le statut de dominance au sein de la canopée, influencent leur succès reproducteur. En effet, la mise en évidence d'une telle influence permettrait de sélectionner les arbres à préserver de l'exploitation afin d'assurer la régénération efficace de l'espèce et de garantir une gestion durable de la ressource forestière.

2. Objectifs de l'étude

Le but ultime de cette étude est de définir de nouvelles recommandations en termes de gestion forestière afin de préserver, après exploitation du bois, des potentiels de régénération et d'adaptation suffisants pour les différentes espèces d'arbres étudiées. Les espèces considérées ici sont *Distemonanthus benthamianus* (Baillon, 1870) et *Afzelia bipindensis* (Harms, 1913). Dès lors, il est essentiel de comprendre leur biologie de reproduction et leur paramètre de régénération.

Afin d'atteindre les différents objectifs, il est nécessaire de répondre à plusieurs questions :

- Caractériser le système de reproduction
 - L'autofécondation est-elle pratiquée ?
 - Le cas échéant, quel est le taux moyen d'autofécondation rencontré ?
 - Les arbres plus apparentés s'accouplent-ils entre eux de façon préférentielle ?
- Estimer les capacités de dispersion des graines et du pollen
 - Quelles sont les distances moyennes de dispersion des graines et du pollen ?
 - Comment sont distribuées les probabilités de dispersion des graines et du pollen en fonction de la distance de dispersion ?
- Vérifier l'influence de certains caractères sur le succès reproducteur
 - Le diamètre à hauteur de poitrine influence-t-il le succès reproducteur ?
 - Le cas échéant, autour de quel diamètre se situe l'optimum reproducteur ?
 - La position au sein de la canopée, décrite par le statut de dominance, influence-t-elle le succès reproducteur ?
 - Le cas échéant, quel statut de dominance est lié à l'optimum reproducteur ?
- Déterminer l'impact de l'exploitation au niveau de la reproduction et de la régénération
 - Les différents paramètres étudiés (capacités de dispersion des graines et du pollen, coefficient de consanguinité,...) à partir de l'échantillonnage de 2009-2010 et à partir de celui de 2017, sont-ils significativement différents ?

3. Matériel et méthodes

3.1 Contexte de l'étude

Ce travail s'insère au sein d'études antérieures ayant pour modèles *Distemonanthus benthamianus* et *Afzelia bipindensis* et pour lesquelles des marqueurs microsatellites ont déjà été développés.

D'une part, dans le cadre de son mémoire de fin d'études, Boris Delaide avait étudié la dispersion des graines et du pollen de *D. benthamianus* au cours de l'année académique 2009-2010. En 2011, ce peuplement forestier a subi une exploitation de faible importance (24 individus de cette espèce ont été abattus dans la parcelle considérée de 3,45 km²). Le travail actuel tente d'apporter des réponses en ce qui concerne l'impact de l'exploitation sur la reproduction et le potentiel de régénération naturelle de *D. benthamianus*, en comparant les résultats obtenus par Boris Delaide avant 2011 et ceux obtenus aujourd'hui, en condition post-exploitation, pour la même population d'arbres. Les données de génotypage pour l'échantillonnage de 2017 ont été acquises dans le cadre de l'étude actuelle. A titre de comparaison, les résultats obtenus à partir de l'échantillonnage de 2009-2010 seront aussi présentés.

D'autre part, Armel Donkpegan a réalisé une thèse portant sur l'histoire évolutive du complexe *Afzelia* Smith en Afrique tropicale, défendue en 2017. Un de ses objectifs était d'identifier et de décrire les facteurs susceptibles d'influencer les flux de gènes à l'échelle des populations d'*A. bipindensis* constituant à priori l'espèce du genre *Afzelia* la plus exploitée. Dans le cadre de ce mémoire, le but était de caractériser les paramètres de régénération du doussié à l'aide de marqueurs génétiques. Finalement, il aurait été intéressant de pouvoir faire des hypothèses sur l'impact potentiel que l'exploitation aurait pu avoir sur la régénération naturelle de la population d'*A. bipindensis* étudiée.

Cependant, aucun résultat n'a pu être obtenu pour cette espèce. Premièrement, l'échantillonnage a été réalisé lors d'une mauvaise année de fructification du doussié. Dès lors, les graines récoltées ne proviennent que de trois pieds mère différents et la majorité ne provient que d'un seul pied mère.



Figure 2: *Distemonanthus benthamianus* (Baillon, 1870) : fleurs (A) et fruits (B) (A : X. M. van der Burgt ©RBG Kew ; B : Meunier et al., 2015).

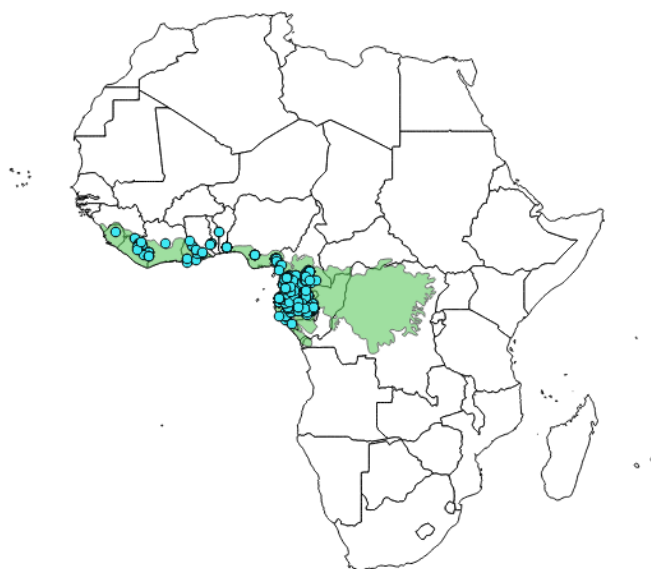


Figure 3 : Répartition de *Distemonanthus benthamianus* (Dauby et al., 2016). Chaque cercle représente un arbre (à cette résolution, tous les points ne sont pas représentés).

Ensuite, la tétraploïdie de l'espèce rend son étude génétique complexe. Dès lors, ce mémoire se concentre plutôt sur l'étude de *D. benthamianus*.

3.2 Espèces étudiées

3.2.1 *Distemonanthus benthamianus* : modèle d'étude diploïde

a. Caractères botaniques

Distemonanthus benthamianus (Baillon, 1870) (Fabaceae, Caesalpinioideae) est un arbre des forêts denses humides essentiellement sempervirentes. Son nom vernaculaire est le movingui. Il peut atteindre 40 m de hauteur et 130 cm de diamètre. Son tronc croît environ de 3 à 4 mm de diamètre par an. L'espèce, indicatrice des forêts secondaires, est pionnière, longévive et non grégaire. Son écorce est rougeâtre vers le haut et blanchâtre vers le bas. Les fleurs du movingui sont hermaphrodites, légèrement zygomorphes. Les fruits sont des gousses elliptiques aplaties, parcheminées et lisses, indéhiscentes et contenant de 2 à 5 graines (fig. 2). Ces dernières, de couleur brune, sont également elliptiques aplaties (Meunier *et al.*, 2015; Owusu et Louppe, 2012). La fructification se produit chez les individus ayant un DBH (*Diameter at Breast Height*, c'est-à-dire Diamètre à hauteur de Poitrine), supérieur à 20 cm mais seuls les arbres dont le DBH est supérieur à 40 cm fructifient régulièrement (Demenou *et al.*, 2016 ; Debout *et al.*, 2010).

b. Distribution géographique

D. benthamianus est un arbre distribué sur une grande étendue, de la Côte d'Ivoire jusqu'au Gabon et au Congo, mais de façon éparse (fig. 3). Il est commun au Cameroun et au Gabon (Debout *et al.*, 2010 ; Demenou *et al.*, 2016).

c. Système de reproduction et régénération naturelle

Il n'existe pas de documentation concernant les pollinisateurs de *D. benthamianus*. Cependant, les fleurs zygomorphes du movingui (fig.2A) pourraient être pollinisées par *Apis mellifera scutellata*, l'abeille africaine (Demenou *et al.*, 2016).

Les graines sont dispersées par le vent, on parle donc d'anémochorie. Des événements de dispersion à longue distance pourraient être causés par des phénomènes météorologiques extrêmes tels que des tempêtes (Nathan *et al.*, 2008 ; Hardy *et al.*, 2018, non publié). De plus, au moins trois espèces de singes s'en nourrissent. Il s'agit de *Lophocebus albigena*, *Cercopithecus nictitans* et *Cercopithecus pogonias*. Cependant, ils ne consomment que les fruits immatures et sont donc peu susceptibles de contribuer à la dispersion des graines (Debout *et al.*, 2010). Toutefois, certains perroquets se nourrissent des gousses mûres et pourraient donc jouer le rôle de vecteur de dispersion. Il s'agit de l'espèce *Psittacus erithacus*, également appelé perroquet Jaco ou gris du Gabon (Demenou *et al.*, 2016).

D. benthamianus est une espèce pionnière et héliophile, ce qui signifie qu'elle a besoin d'un ensoleillement fort pour se développer. Sa régénération naturelle en forêt mature est donc très limitée alors qu'elle se régénère bien au niveau des trouées de lumière. En effet, une canopée ouverte permet à la lumière d'atteindre le sol de la forêt (Debout *et al.*, 2010; Demenou *et al.*, 2016; Meunier *et al.*, 2015; Doucet, 2003).

a. Le movingui, une essence ligneuse commerciale utile

Au Gabon, la Compagnie Equatoriale des Bois a exploité un volume de 4791,3 m³ de movingui, pour une intensité de 0,25 m³/ha, en 2014. Ce volume représente 2,1% du volume total exploité par la compagnie en 2014, toutes espèces confondues (CFAD CEB, 2014). Cette valeur est relativement faible.

Il est utilisé en ébénisterie et en menuiserie d'intérieur. Il sert notamment à la création de planchers et d'escaliers. Au Gabon, le diamètre minimum d'exploitation (DME) du movingui est de 70cm (Meunier *et al.*, 2015). En général, il est suggéré comme alternative au chêne. En outre, il semblerait que son écorce soit utilisée en médecine traditionnelle africaine afin de traiter les infections bactériennes, fongiques et virales (Meunier *et al.*, 2015 ;Debout *et al.*, 2010).

3.2.2 Afzelia bipindensis : modèle d'étude tétraploïde

a. Caractères botaniques

Afzelia bipindensis (Harms, 1913) (Fabaceae, Caesalpinioideae) est un grand arbre africain semi-héliophile et non grégaire de forêts denses humides sempervirentes et semi-décidues.



Figure 4: *Afzelia bipindensis* (Harms, 1913) : Fleurs (A) et gousses avec graines (B). (A : Meunier et al., 2015 ; B : N. Vankerckhove, 2017).

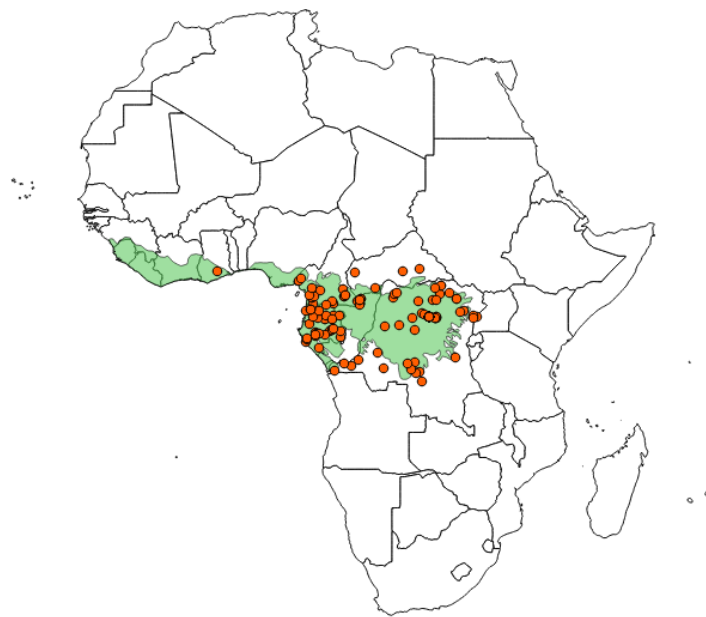


Figure 5 : Répartition d'*Afzelia bipindensis* (Dauby et al., 2016). Chaque cercle représente un arbre (à cette résolution, tous les points ne sont pas représentés).

Son nom vernaculaire est le doussié ou doussié rouge. C'est un arbre assez large dont le DBH peut égaier 180 cm et qui peut atteindre 40 m de hauteur. Son accroissement diamétrique est de 0.4 cm/an. Les fleurs d'*A. bipindensis*, sont hermaphrodites et zygomorphes. Le fruit est une grosse gousse ligneuse réniforme plus ou moins bosselée contenant jusqu'à 15 graines. Ces dernières, de forme ovoïde-ellipsoïde, sont noires et partiellement recouvertes d'un arille orange-rouge (Gérard et Louppe, 2011, Meunier *et al.*, 2015) (fig.4).

b. Distribution géographique

Le doussié rouge, subendémique de la forêt dense humide guinéo-congolaise, est présent de la Côte d'Ivoire jusqu'en Angola et en Zambie (Gérard et Louppe, 2011 ; Donkpegan *et al.*, 2014 ; Evrard, 2015) (fig.5).

c. Système de reproduction et régénération naturelle

A. bipindensis est une espèce hermaphrodite. Peu d'informations en ce qui concerne la dispersion de son pollen et de ses graines ont été recensées pour le moment. Néanmoins, il semblerait que les principaux pollinisateurs soient des Sphingidae (Donkpegan, 2017) et que les graines soient surtout dispersées par des rongeurs (Evrard, 2015).

d. Le doussié, une essence ligneuse commerciale utile

Le doussié est exploité pour son bois de qualité, très stable et durable (Donkpegan *et al.*, 2015). En 2013, la concession forestière Pallisco au Cameroun a exploité un volume de 1215,3 m³ de doussié, ce qui représente 1,11% du volume total de bois exploité, toute espèce confondue (PALLISCO et Nature+, 2015). En plus de sa valeur économique, le doussié rouge a une importance socio-médicale. En effet, l'exsudat de son écorce peut traiter les maux d'estomac et son arille est utilisé pour soigner les lèvres gercées (Gérard et Louppe, 2011).

L'espèce est classée comme vulnérable (VU) par l'IUCN (International Union for Conservation of Nature) (Donkpegan *et al.*, 2015) et est fortement dispersée. En effet, on retrouve moins de deux individus par hectare dont le DBH est supérieur ou égal à 20 cm (Donkpegan *et al.*, 2014). D'après Evrard (2015), cet arbre est fertile dès qu'il a atteint cette

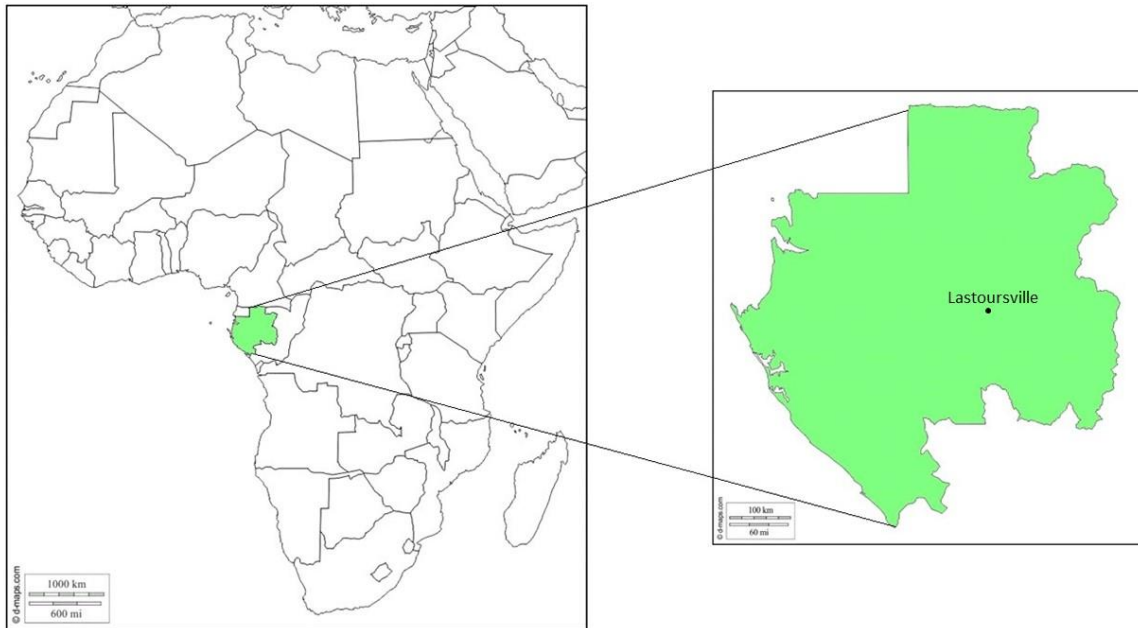


Figure 6 : Carte d'Afrique avec mise en évidence de la position du Gabon ainsi que de Lastoursville.

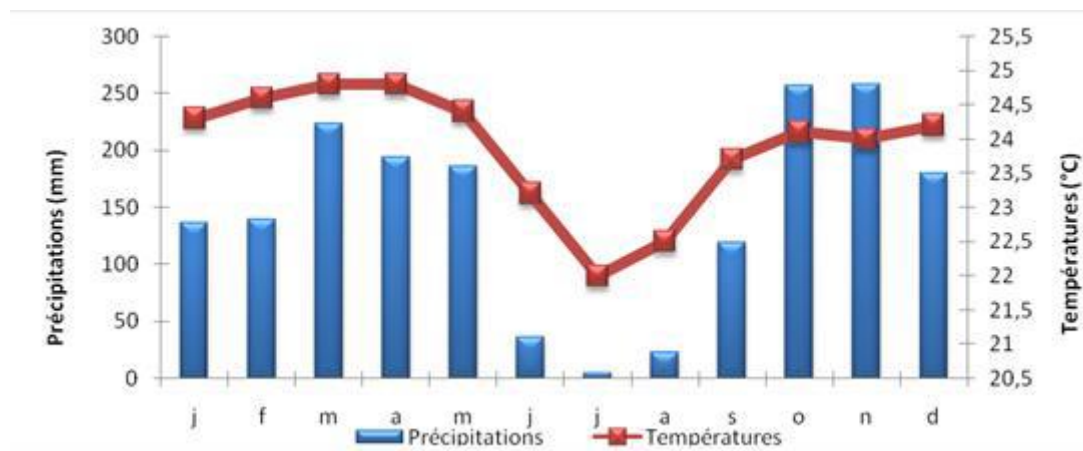


Figure 7 : Diagramme ombrothermique de Lastoursville (Precious Woods, 2015).

valeur de DBH. Au Cameroun, le DME (ainsi que le DMA) du doussié est de 80 cm (Pallisco et CIFM, 2018).

3.3 Sites d'étude

3.3.1 Concession Forestière sous Aménagement Durable (CFAD) de la CEB (Compagnie Equatoriale des Bois) (Bambidie, Gabon)

Les échantillons de *Distemonanthus benthamianus* ont été récoltés au Gabon par Olivier Hardy en 2009 ainsi que par Boris Delaide en 2010. En 2017, Jean-François Gillet a collecté 300 plantules au sein de la même parcelle. Créée en 1946 à Doussala, la Compagnie Equatoriale des Bois (CEB), s'est ensuite déplacée en 1987 à Bambidie, dans la région de Lastoursville (fig.6). Dès 2000, la CEB a pu mettre en œuvre le premier plan d'aménagement durable au Gabon grâce à la gestion durable de ses concessions. Aujourd'hui, le plan d'aménagement de la Concession Forestière sous Aménagement Durable (CFAD) de la CEB représente une surface de 596 800 ha. Depuis 2007, la CEB fait partie du groupe suisse Precious Wood. Suite à l'alliance entre PW et la CEB, leurs efforts ont été récompensés par la certification FSC de l'ensemble de leurs activités, témoin de la qualité de leur gestion forestière (Precious Woods, 2018).

a. Climat

A Lastoursville, région située non loin de la concession, les températures moyennes varient de 21 à 28 °C (fig.7). Les précipitations annuelles moyennent sont d'environ 1700 mm dans la zone Sud-Ouest de la concession et 1500 mm dans la zone Nord-Est. C'est lors de la grande saison sèche, de juin à août, que les températures moyennes mensuelles sont les moins élevées et c'est aux mois de mars et avril qu'elles sont les plus élevées (Precious Woods, 2015).

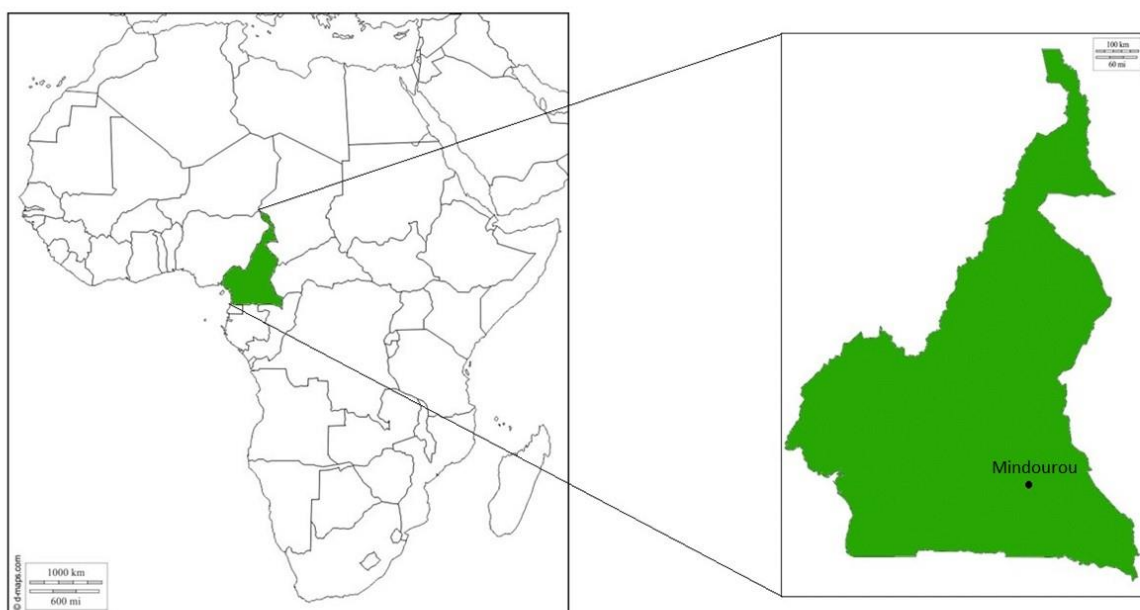


Figure 8: Carte d'Afrique avec mise en évidence de la position du Cameroun ainsi que de Mindourou.

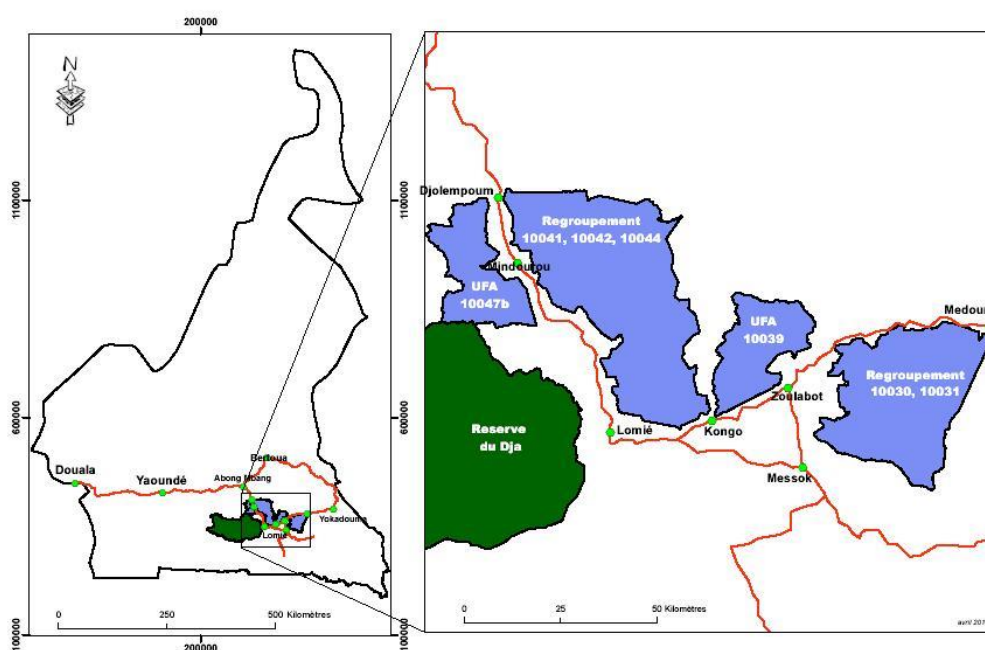


Figure 9 : Localisation des sites forestiers (organisés en UFA) des sociétés Pallisco et CIFM au Cameroun
 (<http://www.pallisco-cifm.com/index.php/fr/localisation>, consulté le 24/03/2018).

b. Végétation

La forêt gabonaise abrite environ 8000 espèces végétales. Elle est pourvue d'une biodiversité unique. L'échantillonnage a eu lieu dans une forêt de type ombrophile sempervirente côtière hygrophile, présente en majorité sur le territoire gabonais (Delaide, 2010).

3.3.2 Concession forestière la Pallisco (Mindourou, Cameroun)

La mission de terrain avait pour but de récolter des graines et plantules d'*Afzelia bipindensis* au Cameroun, au sein de la concession forestière la Pallisco. La population étudiée se trouve dans l'UFA 10.030 (fig.9). L'échantillonnage a eu lieu du 10 août 2017 au 13 septembre 2017, pendant la période de fructification du doussié.

C'est en 1972 que l'entreprise Pallisco (SARL) fut établie au Cameroun afin d'approvisionner en grumes et sciages de qualité les menuiseries PASQUET en France. Le site d'exploitation actuel, proche des ressources forestières, a été créé en 1996 à Mindourou (fig.8), à l'Est du pays. Simultanément, une unité de transformation CIFM (Centre Industriel et Forestier de Mindourou) a également été fondée (Pallisco et CIFM, 2018).

En ce qui concerne les titres forestiers de la Pallisco, la société dispose actuellement de sept Unités Forestières d'Aménagement (UFA) (fig. 9), représentant une surface forestière de 388 949 ha (Pallisco et CIFM, 2018).

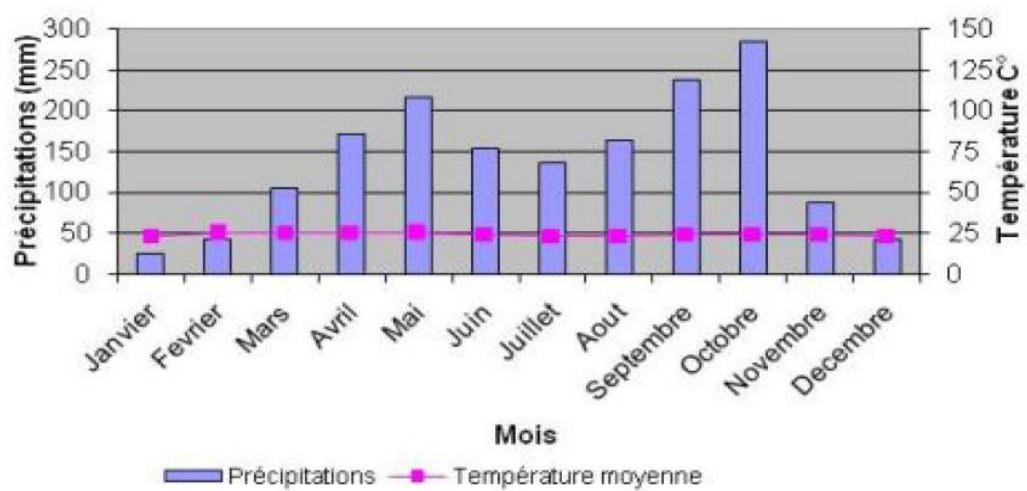


Figure 10: Diagramme ombrothermique d'Abong-Mbang (Pallisco & Nature+, 2017)

a. Climat

Le climat de la région dans laquelle se trouve la concession la Pallisco est un climat de type équatorial, chaud et humide, de type guinéen classique. Les précipitations moyennes annuelles sont de 1670 mm et la température moyenne annuelle est de 24,2 °C (fig. 10) (Pallisco et Nature+, 2017).

b. Végétation

La végétation présente dans la zone de la concession forestière est celle d'une forêt dense humide semi-sempervirente, on parle de forêt ombrophile guinéo-congolaise semi-sempervirente (White, 1986 ; Pallisco et Nature+, 2008).

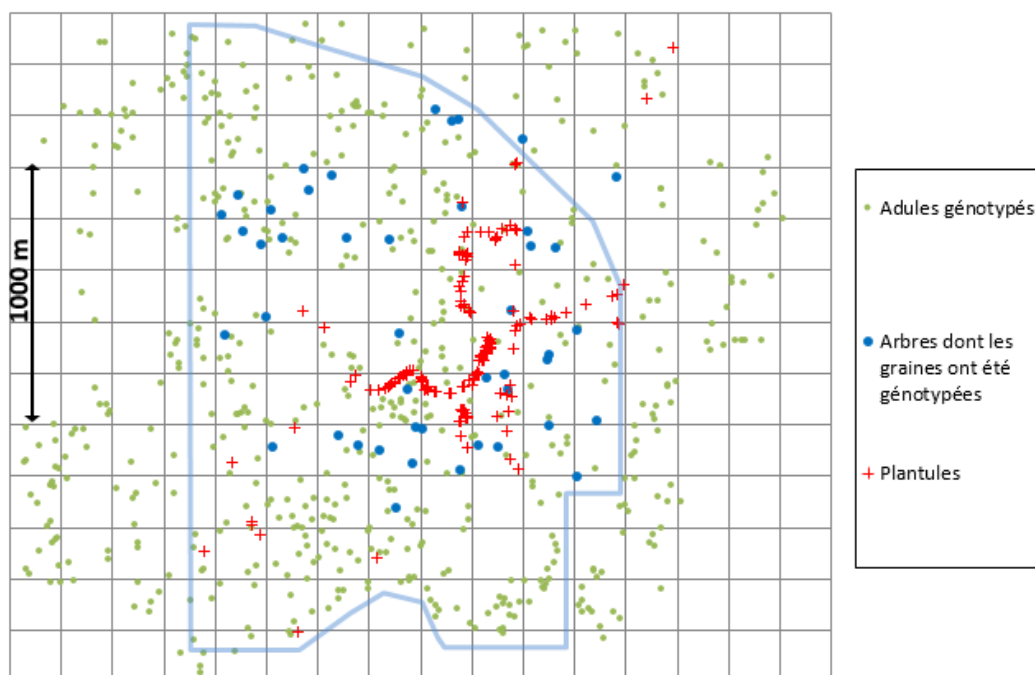


Figure 11: Carte d'échantillonnage de *Distemonanthus benthamianus* (2009-2010). La zone entourée d'un liseré bleu représente la zone d'inventaire exhaustif, comprenant 397 adultes génotypés. Le nombre total d'adultes génotypés (zones d'inventaires exhaustif et non-exhaustif) est de 611.

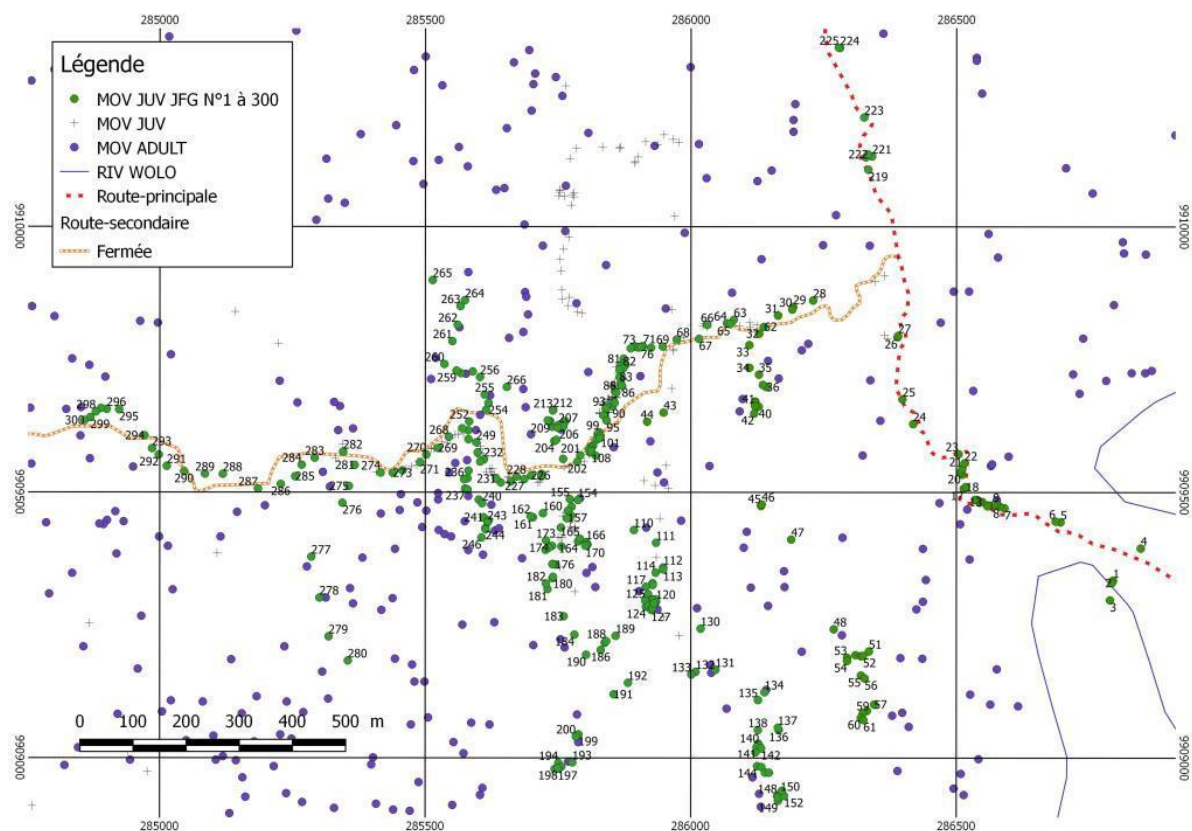


Figure 12: Localisation des 300 plantules de movingui collectées après l'exploitation, et des adultes (n=611) et juvéniles (n=190) collectés en 2009 avant l'exploitation (Gillet, 2017).

3.4 Mission de terrain

3.4.1 Concession Forestière sous Aménagement Durable (CFAD) de la CEB (Compagnie Equatoriale des Bois) (Bambidie, Gabon) ; échantillonnage de *Distemonanthus benthamianus*

a. Localisation de la zone d'échantillonnage

Au sein d'une parcelle située dans l'UFA1-UFG3-AAC2010 de Bambidie, ayant pour limite sud la rivière Wolo, tous les adultes (N=611) et toutes les plantules retrouvées (N=190) avaient été collectés avant la phase d'exploitation (fig.11).

b. Protocole d'échantillonnage et échantillons récoltés

L'échantillonnage avait été réalisé en deux fois. En octobre 2009, Olivier Hardy a réalisé un échantillonnage quasi exhaustif sur une surface d'1,2 km². Entre 90 et 95% d'arbres en état de se reproduire (dont le DBH était supérieur à 20cm) ont été échantillonnés. En mars 2010, Boris Delaide a réalisé un second échantillonnage. Dans un premier temps, il a agrandi la surface de la zone quasi exhaustive. Elle est alors passée d'une surface d'1,2km² à une surface de 3,45km². Ainsi, les chances de retrouver les pieds mères et pères des plantules et graines échantillonnées augmentent. Ensuite, un inventaire non-exhaustif a été réalisé, en n'échantillonnant que les arbres répertoriés sur les cartes d'inventaires, correspondant aux « movinguis exploitables et d'avenir ». Cet inventaire non-exhaustif a été réalisé dans le but d'accroître les chances d'échantillonner les pères responsables d'événements de pollinisation à longue distance. La zone d'échantillonnage non-exhaustif, d'une surface de 3,11 km², entoure la zone d'échantillonnage exhaustif, d'une surface de 3,45 km². Au total, la zone échantillonnée a donc une surface de 6,56 km² (Delaide, 2010).

En 2017, au sein de de la même parcelle, 300 plantules de movingui ont été récoltées par Jean-François Gillet (fig.12).

3.4.2 Concession forestière la Pallisco (Mindourou, Cameroun) ; échantillonnage d'*Afzelia bipindensis*

a. Localisation de la zone d'échantillonnage

La parcelle forestière dans laquelle l'échantillonnage d'*A. bipindensis* a eu lieu a été mise en place dans le cadre du projet DynAfFor, dont l'objectif est de rendre plus durable l'aménagement des forêts denses humides du Bassin du Congo. De forme carrée, elle se situe dans l'AAC 11 de l'UFA 10.030 (fig.9). Sa surface est de 4 km². Cette parcelle n'a jamais été exploitée. En effet, l'AAC 11 sera exploitée pour la première fois en 2019. L'ensemble des arbres de quelques espèces (dont *A. bipindensis*) y ont été inventoriés. Tous les adultes de la parcelle ont été génotypés par Armel Donkpegan.

b. Protocole d'échantillonnage et échantillons récoltés

En août 2017, un échantillonnage a été réalisé au sein de cette parcelle. L'objectif principal était de récolter des graines et des plantules, situées sous les pieds mères. Une majorité de graines ont été directement prélevées sur l'arbre, par Quentin Evrard et Salim Annebi. Les autres graines et les plantules ont été récoltées au sol, sous les pieds mères.

Les graines provenant d'une même gousse ont été rassemblées dans une même enveloppe sur laquelle étaient indiqués la date d'échantillonnage, les coordonnées GPS de l'arbre mère, le code de terrain de l'arbre mère, le diamètre ainsi que le statut de dominance de ce dernier et le nombre de graines se trouvant dans l'enveloppe. Les graines trouvées au sol sous un même arbre ont été rassemblées dans une même enveloppe, avec les mêmes indications. La même procédure a été réalisée pour les plantules, sauf que celles-ci ont été mises individuellement dans les enveloppes. Par la suite, chaque enveloppe a été placée dans un sachet en plastique avec fermeture étanche contenant du silicagel afin que les échantillons sèchent assez rapidement.

Au total, 349 graines ont été récoltées, dont 335 ne provenant que d'un seul pied mère. Les plantules, trouvées sous 10 pieds différents, sont au nombre de 18.

3.5 Travail de laboratoire

3.5.1 Développement des marqueurs microsatellites

Pour *Distemonanthus benthamianus*, 17 marqueurs microsatellites ont été développés par Gabriel Debout (Debout *et al.*, 2010). Parmi les 17 marqueurs, testés sur différentes populations de movinguis, les 12 marqueurs les plus polymorphes ont été utilisés dans le cadre de cette étude (annexe 1).

Pour *Afzelia bipindensis* 11 marqueurs microsatellites ont été développés par Armel Donkpegan (Donkpegan *et al.*, 2015).

3.5.2 Extraction d'ADN

Les extractions d'ADN ont été réalisées à l'aide du kit NucleoSpin® 96 Plant II (Macherey-Nagel, 2014) en suivant le protocole « centrifuge processing » décrit dans le manuel joint au matériel.

Avant de réaliser une extraction d'ADN, il est nécessaire de s'assurer d'obtenir une quantité suffisante d'ADN à partir des différents échantillons. Dès lors, la première manipulation consiste à effectuer des pesées à l'aide d'une balance analytique. Pour les feuilles d'adultes ou de plantules, entre 15 et 25 mg de tissu ont été prélevés alors que pour les graines il est préférable de prendre entre 25 et 35 mg de tissu. En raison de leur solidité, le tissu des graines d'*A. bipindensis* a été prélevé à l'aide d'une perceuse Powerplus Dual Power POWDP9010 pourvue d'une mèche à bois de 6 mm de diamètre.

Une fois que le tissu des feuilles ou des graines a été prélevé, le matériel génétique de chaque échantillon est mis séparément dans un tube individuel sur une plaque de 96 tubes. Ces tubes font partie du kit cité plus haut. Sur chaque plaque d'extraction, le dernier puit fut laissé vide. Ce puit dénué de matériel génétique constitue le « blanc » et joue le rôle de témoin négatif. Il permet de vérifier la qualité de la manipulation en détectant une éventuelle contamination. Pour chaque plaque d'extraction, on extrait donc l'ADN de 95 individus.

Pour *D. benthamianus*, l'ADN à extraire était celui de plantules récoltées en 2017. Jean-François Gillet et Esra Kaymak ont extrait et génotypé l'ADN de 96 échantillons. Par la

suite, l'ADN de 182 échantillons a encore été extrait et génotypé. En tout, 278 plantules ont été génotypées.

En ce qui concerne *A. bipindensis*, l'ADN de 11 arbres adultes, de 11 plantules et de 73 graines a été extrait puis génotypé.

3.5.3 Amplification d'ADN (PCR)

Une fois l'ADN extrait, il est nécessaire de l'amplifier. Dès lors, les fragments contenant les loci microsatellites d'intérêt ont été amplifiés par PCR, « *Polymerase Chain Reaction* ». Les PCR ont été réalisées à l'aide d'un thermocycleur Mastercycler X50S. Pour *Disthemonanthus benthamianus*, le programme a été déterminé par Gabriel Debout (Debout *et al.*, 2010) et par Armel Donkpegan pour *Afzelia bipindensis* (programmes détaillés : annexes 3 et 5).

3.5.4 Génotypage

Ensuite, un séquenceur automatique (3730 DNA Analyzer, Applied Biosystems Hitachi) a été utilisé afin de faire migrer par électrophorèse les produits PCR dans des capillaires contenant un gel, constitué d'une matrice de polymère plongée dans une solution tampon, à travers lequel les brins d'ADN peuvent migrer par électrophorèse. Cette migration permet de mettre en évidence la variation de taille des différents microsatellites. C'est grâce aux différents fluorochromes (6-FAM : bleu, VIC : vert, PET : rouge, NED : noir/jaune) utilisés pour marquer les amorces qu'il est possible de visualiser les fragments amplifiés par PCR. Une nouvelle plaque doit être préparée avant de mettre les produits PCR dans le séquenceur. En effet, dans chaque puit, on retrouve du formamide -un agent dénaturant l'ADN-, un marqueur de taille (Gene Scan-500 LIZ® Size Standard pour *D. benthamianus* et Gene Scan-500 Radian Dye® Size Standard pour *A. bipindensis*) -permettant la calibration de l'échelle de taille des allèles lors de la lecture de l'électrophérogramme- et le produit de la PCR, contenant l'ADN amplifié, objet du génotypage. Le fluorochrome utilisé pour le marqueur de taille (LIZ) est de couleur orange, inutilisée pour la visualisation des fragments d'ADN.

3.5.5 Lecture et encodage des données obtenues

Le séquenceur automatique utilisé est relié à un ordinateur à partir duquel il est possible d'obtenir les fichiers output. Chaque fichier output correspond au résultat du génotypage pour un puit. Plusieurs logiciels permettent de lire les résultats, dont Geneious, utilisé dans

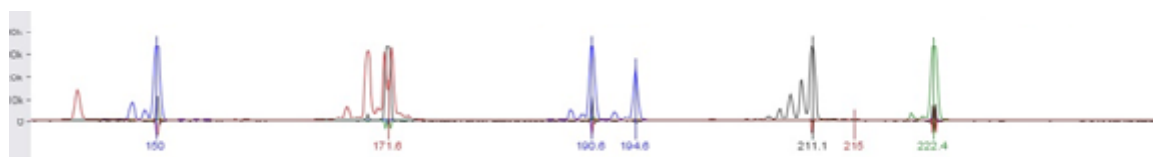


Figure 13: Exemple de deux électrophérogrammes obtenus lors de la lecture du mixBC de *Distemonanthus benthamianus*, lus à l'aide du logiciel Geneious Trial 7.1.3. L'axe Y représente l'intensité du signal et l'axe X représente la distance de migration de l'ADN dans les capillaires du séquenceur, donnant ainsi une information sur la taille des fragments d'ADN (**Unités axes : horizontal = bp ; vertical = une unité d'intensité de fluorescence**). Les différents pics marqués représentent les différents allèles. Les quatre couleurs présentes correspondent aux quatre fluorochromes utilisés pour marquer les différents marqueurs, de façon à ce qu'ils soient distinguables.

le cadre de ce travail. Une fois les fichiers importés dans le programme, un électrophérogramme s'affiche sous la forme d'un graphique donnant l'intensité du signal en fonction de la taille de la séquence (pb), pour chaque échantillon (fig.13).

Ensuite, il faut interpréter les pics pour chaque individu. Les différents pics correspondent à différents allèles. Cependant tous les pics ne sont pas à prendre en compte. Il est donc nécessaire d'estimer quels pics représentent réellement un allèle ou non. La lecture des pics permet d'affirmer que *D. benthamianus* est bien une espèce diploïde car il n'y a jamais eu plus de deux allèles par locus par individu. De même, il n'y a jamais eu plus de quatre allèles par locus par individu pour *A. bipindensis*, qui est donc bien tétraploïde. La position des pics sur l'électrophérogramme dépend de la taille des séquences microsatellites. Plus la séquence d'ADN est courte plus sa vitesse de migration lors de l'électrophorèse sera rapide. Par conséquent, pour une distance de migration donnée (longueur du capillaire), les séquences plus courtes auront fini de migrer plus tôt que les séquences plus longues. L'axe X est donc proportionnel au temps de migration de la séquence.

Cependant, pour différents loci, certains microsatellites contiennent un nombre de paires de bases similaire, ce qui peut entraîner la superposition ou le chevauchement de pics appartenant à différents loci. Les différents marqueurs présents dans un même mix sont marqués avec des fluorochromes de couleurs différentes en fonction de leur taille, de façon à ce qu'ils soient distinguables. Afin de faciliter la lecture, les marqueurs microsatellites marqués avec le même fluorochrome et dont la taille est trop proche sont séparés dans différents mix. Ils sont donc manipulés séparément lors de la PCR et du génotypage (préparation des mix : annexes 2 et 4).

3.6 Analyse des données

3.6.1 *Disthemonanthus benthamianus* : modèle d'étude diploïde

a. Estimation des fréquences alléliques, des allèles nuls et de la consanguinité

Dans un contexte de gestion durable et de conservation, il est important de mesurer la diversité génétique des espèces concernées. En effet, c'est un paramètre essentiel qui donne la possibilité aux populations de s'adapter à des environnements changeants. Estimer le taux de consanguinité présent au sein de la population étudiée est également important.

En effet, à long terme, celle-ci est susceptible d'entraîner une perte de diversité génétique, ce qui risque d'affecter la survie des individus.

Le logiciel INEst 2.2 (Chybicki et Burczyk, 2009) a donc été utilisé car il permet d'estimer simultanément, et pour chaque locus, les fréquences alléliques, l'hétérozygotie attendue (H_e), l'hétérozygotie observée (H_o), le taux d'allèles nuls et le coefficient de consanguinité au sein de la population (F_{is}).

Si la population étudiée est à l'équilibre de Hardy-Weinberg, $H_o = H_e$. H_e ne dépend que des fréquences alléliques de la population. La diversité génétique peut être quantifiée grâce à H_e . Le coefficient de consanguinité, F_{is} , est une mesure du déficit en hétérozygotes au sein de la population et représente donc le taux de réduction de l'hétérozygotie par rapport à l'hétérozygotie attendue sous le principe d'Hardy-Weinberg (H_e). Plus la valeur de H_o diffère de celle de H_e , plus la valeur du F_{is} sera différente de 0 et plus l'écart par rapport à l'équilibre sera important.

Un allèle nul est un allèle invisible suite à l'amplification par PCR. Ce phénomène est dû à un polymorphisme provoqué par mutation au niveau de la région flanquante du locus, ce qui empêche l'hybridation entre l'amorce et le fragment d'ADN considéré. Certains allèles sont donc dépourvus de site d'amorçage fonctionnel pour la PCR. Ces allèles sont appelés «allèles nuls». Dans le cadre d'une analyse de parenté, il est extrêmement important de tenir compte de ce type d'allèles car ils peuvent être la cause de fausses exclusions. De plus, les allèles nuls sont susceptibles d'entraîner une surestimation du taux d'homozygotes puisqu'un hétérozygote incluant un allèle nul sera perçu comme un homozygote. Dès lors, des conclusions hâtives pourraient en être tirées. Prenons par exemple un génotype B/nul pour un descendant. Si ce génotype est interprété comme B/B, son lien de parenté avec un père A/nul (lu A/A) sera exclu alors que ces deux individus sont compatibles (Jones et Ardren, 2003). En outre, le coefficient de consanguinité de Wright (F) pourrait être surestimé et la diversité génétique sous-estimée.

Le logiciel INEst 2.2 permet de calculer un coefficient de consanguinité F corrigé en tenant compte du taux d'allèles nuls estimé pour chaque locus microsatellites. Les différents paramètres sont estimés suivant le modèle PIM (*Population Inbreeding Model*). Les estimations des différents paramètres sont réalisées par ce modèle en s'appuyant sur le maximum de vraisemblance. Le logiciel permet d'effectuer un rééchantillonnage jackknife, ce qui correspond au calcul d'un paramètre (ici, le F_{is}) en retirant une observation à la fois du

jeu de données. Dès lors, si l'échantillon est de taille N, le paramètre sera calculé N-1 fois. Lorsque toutes ces estimations ont été faites, la moyenne de celles-ci est réalisée, ce qui constitue l'estimation finale.

L'autofécondation représente la forme la plus extrême d'accouplement consanguin. Ce phénomène entraîne l'apparition d'un déficit en hétérozygotes ($F > 0$). Selon Hartl et Clark (2007), lorsque les fréquences génotypiques sont disponibles et que le déficit en hétérozygotes n'est dû qu'à l'autogamie, il est possible d'estimer le taux d'autofécondation (s) dans les populations naturelles. La valeur de s (*selfing*) est estimée à partir de la valeur du coefficient de consanguinité à l'équilibre :

$$s = 2F / (1+F)$$

La valeur du coefficient de consanguinité utilisé ici est celle du coefficient de consanguinité corrigé.

Dans le cadre de ce travail, les fréquences alléliques, les taux d'allèles nuls et le coefficient de consanguinité, corrigé et non corrigé, seront estimés pour l'ensemble de la population à l'aide du logiciel INEst 2.2. Ensuite, toujours avec ce même logiciel, la population sera divisée en plusieurs groupes, selon les différents stades échantillonnés (adultes, juvéniles et graines). Les mêmes paramètres seront à nouveau estimés mais séparément en fonction des différents stades. Il sera donc possible de comparer les coefficients de consanguinité obtenus pour chaque groupe. Ainsi, un éventuel phénomène de dépression de consanguinité pourra être détecté. En effet, certains allèles récessifs délétères peuvent être éliminés en entraînant une purge par sélection. Dès lors, si le coefficient de consanguinité décroît avec l'âge des individus, on peut en déduire qu'une dépression de consanguinité est présente au sein de la population étudiée car les individus présentant certains allèles récessifs délétères sont éliminés par la sélection naturelle.

b. Croisements préférentiels

Les croisements préférentiels, ou *assortative mating* en Anglais, ont lieu lorsque l'accouplement entre adultes présentant plus de similitudes sur le plan phénotypique est plus probable que l'accouplement entre adultes pris au hasard dans la population. Cette similitude au niveau des traits phénotypiques peut être associée à une similitude génétique. En ce qui concerne les arbres, les croisements préférentiels sont directement influencés par la phénologie de floraison. En effet, les individus qui fleurissent à la même période ont plus

Tableau 1: Paramètres estimés par le Neighbourhood Model dans le logiciel NM π et description de ces paramètres.

Paramètre	Description
ms/mp	Taux d'immigration des graines / du pollen
ds/dp	Distance moyenne de dispersion des graines / du pollen [m]
bs/bp	Paramètre définissant la forme de la fonction de dispersion des graines / du pollen
ks/kp	Paramètre définissant l'anisotropie de la fonction de dispersion des graines / du pollen
as/ap	Azimuth (angle entre la direction de la dispersion dominante des graines / du pollen et le Nord repris ici comme direction de référence; paramètre définissant la direction dominante de la dispersion des graines / du pollen
s	Taux d'autofécondation
sg1, sg2,...	Valeur du gradient de sélection pour la variable phénotypique 1, 2,...
Typing Error	Erreur de génotypage pour chaque locus; comprenant les allèles nuls

de chance de se reproduire entre eux que les individus qui ne fleurissent pas en même temps. Si l'origine de la variation phénologique au sein d'une population est génétique, les individus génétiquement apparentés ont une probabilité plus élevée de s'accoupler ensemble (Monthe *et al.*, 2017).

L'existence de tels croisements préférentiels au sein d'une population peut être étudiée en combinant les résultats obtenus, d'une part, pour les analyses de parenté et, d'autre part, pour la structure génétique spatiale à petite échelle (Monthe *et al.*, 2017 ; Hardy *et al.*, unpublished). Le coefficient de parenté, F_{ij} , a été calculé pour chaque paire d'adultes en utilisant l'estimateur de J. Nason (Loiselle *et al.*, 1995). Une valeur moyenne de F_{ij} a été calculée en fonction des intervalles de distance. En effet, comme précisé dans le point précédent, 13 intervalles ont été définis, compris entre 50m et 2000m. Par la suite, le F_{ij} a été calculé pour les couples de parents assignés par l'analyse de parenté. Les valeurs obtenues ont été classées en fonction des intervalles de distance. Les valeurs moyennes de F_{ij} calculées par intervalle de distance et les valeurs de F_{ij} calculées pour les couples de parentés ont été comparées, par intervalle de distance. La comparaison a été réalisée à l'aide d'un test t de Student.

c. Modélisation de la dispersion des gènes, analyses de parenté et modèles d'accouplement

Le logiciel NM π estime divers paramètres (tableau 1) liés au système d'accouplement des plantes et permet de déduire l'allure la plus vraisemblable de la fonction de dispersion des gènes. Une des approches possibles repose sur l'utilisation du *Neighbourhood Model* (Adams et Birkes, 1991; cités par Chybicki, 2017). Ce modèle probabiliste modélise des événements de reproduction et repose sur un algorithme qui tient compte de la position spatiale des individus échantillonnés.

Les génotypes des échantillons ainsi que leurs coordonnées spatiales sont nécessaires pour l'utilisation de ce logiciel. Certains caractères phénotypiques peuvent également être pris en compte afin d'estimer le succès reproducteur des individus parents. Ici, l'influence du diamètre à hauteur de poitrine (DBH) ainsi que celle du statut de dominance dans la canopée sur la capacité de reproduction seront testées.

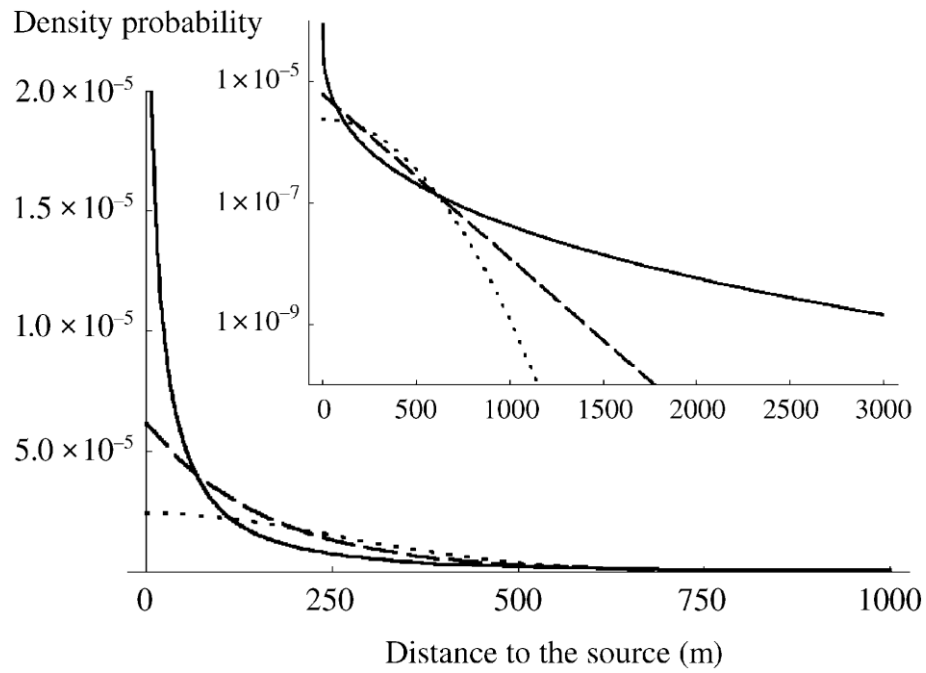


Figure 14: Courbes de dispersion estimées sous différents modèles. Distribution normale (pointillés), distribution exponentielle (traits discontinus) et distribution leptokurtique (trait continu). Le graphique représenté en-haut à droite décrit les mêmes courbes, après modification logarithmique, fournissant une meilleure représentation des queues (Oddou-Muratorio et al., 2005).

La fonction de dispersion des gènes dont la forme la plus probable est recherchée correspond à une Fonction de Densité de Probabilité des événements de Dispersion, également appelée «noyau de dispersion», aussi bien pour le pollen que pour les graines.

Le logiciel donne la possibilité d'utiliser quatre types de fonctions de dispersion de gènes. Dans le cadre de cette étude la fonction de puissance exponentielle est la seule à avoir été utilisée. Cette fonction décrit la probabilité qu'un grain de pollen émis à la position (0,0) disperse jusqu'au point (x,y). Cette probabilité est définie par :

$$p(a, b; x, y) = \frac{b}{2\pi a^2 \Gamma\left(\frac{2}{b}\right)} \exp\left[-\left(\frac{\sqrt{x^2 + y^2}}{a}\right)^b\right]$$

Où Γ est la fonction gamma (décrite par Abramowitz et Stegun, 1964; cités par Austerlitz *et al.*, 2004), a est un paramètre d'échelle et b est le paramètre de forme de la fonction.

Le paramètre b procure à la fonction sa forme et détermine les probabilités d'événements de dispersion à longue distance par rapport à la dispersion médiane. En effet, plusieurs cas de figure se présentent en fonction de la valeur de b (fig.14). Si $b = 2$, la distribution des probabilités est normale. Lorsque $b = 1$, la fonction de puissance exponentielle dégénère en une fonction exponentielle. Si $b < 1$, on parle de courbe leptokurtique ou de «*fat tailed*». Dans ce cas, la fonction de dispersion décroît plus lentement que dans un cas de distribution normale, ce qui entraîne l'apparition de «*longues queues*», correspondant à des événements de dispersion rares mais à longue distance. Au contraire, si $b > 2$, la distribution est dite platykurtique accompagnée de «*thin tail*». La fonction de dispersion décroît alors plus rapidement que dans le cas d'une loi gaussienne (Austerlitz *et al.*, 2004; Oddou-Muratorio *et al.*, 2005).

Il est également possible d'estimer s'il existe une corrélation entre certaines variables phénotypiques et le succès reproducteurs des différents individus. Ces estimations sont faites via des gradients de sélection, calculés par le logiciel.

Une fois tous les paramètres estimés, NM π effectue une analyse de parenté en utilisant le *Neighbourhood Model*. Ce modèle probabiliste reconstruit le processus d'accouplement des plantes en tenant compte simultanément des données spatiales et génotypiques de tous les individus échantillonnés ainsi que des données phénologiques des parents candidats si elles sont disponibles. Il fournit la mère et le père les plus probables pour chaque descendant, en assignant une probabilité à chaque relation estimée. Il peut

également indiquer que la mère et/ou le père du descendant ne fait pas partie des adultes échantillonnés. Dans ce cas-ci, les relations présentant une probabilité ≥ 0.8 ont été prises en considération.

Le logiciel implémente un algorithme pour reconstruire les généalogies de chaque progéniture à partir d'un échantillon de parents candidats. Cet algorithme repose entièrement sur le *Neighbourhood Model*. Pour chaque généalogie possible du nième descendant, la probabilité peut être estimée a posteriori en appliquant le théorème de Bayes. A la fin d'une série, NM π calcule, pour chaque descendant, un vecteur de probabilités pour toutes les généalogies possibles et crée un fichier de sortie reprenant les deux généalogies les plus probables associées à leurs probabilités estimées a posteriori (Chybicki, 2017). Les taux de migration des graines et du pollen estimés par le logiciel NM π correspondent à la contribution de parents situés en dehors de la zone d'inventaire ou à l'intérieur de celle-ci mais manqués lors du recensement. En considérant les noyaux de dispersion estimés par NM π , un script R a donc été utilisé afin d'estimer les taux de migration attendu en tenant compte des éventuels adultes manqués lors de l'inventaire et de la migration des graines ou du pollen issu des arbres qui entourent la parcelle. L'algorithme simule le nombre et la position des adultes manquant au sein et en dehors de la zone d'échantillonnage (la valeur des différentes surfaces doit être fournie par l'utilisateur), en respectant la densité observée lors de l'échantillonnage. La position est assignée à l'aide de coordonnées X et Y aléatoires (Hardy *et al.*, non publié). La simulation a été répliquée cinq fois.

d. Structure génétique spatiale

La dispersion des graines affecte la structure des communautés végétales. Avoir une idée de la structure génétique spatiale de la population étudiée donne des informations supplémentaires sur les capacités de dispersion des gènes.

Le logiciel SPAGeDi 1.5 permet de caractériser la structure génétique spatiale d'une population. Le logiciel se base sur des données génétiques obtenues à partir de marqueurs co-dominants et sur les coordonnées géographiques des individus de la population étudiée. La significativité des différents paramètres calculés est testée grâce à différents types de permutations (Hardy et Vekemans, 2002).

SPAGeDi calcule des statistiques décrivant la parenté ou la différenciation génétique entre les individus ou populations en les prenant par paires. Le logiciel caractérise comment ces valeurs sont associées aux distances spatiales qui séparent chaque paire d'individus ou de populations. Pour ce faire, le logiciel calcule d'abord les valeurs moyennes des statistiques par paire pour un ensemble d'intervalles de distances prédéfinis par l'utilisateur. Pour calculer ces valeurs moyennes, le logiciel se base sur un modèle théorique d'isolation par la distance ainsi que sur une densité efficace donnée par l'utilisateur. Ensuite, des régressions linéaires sur la distance spatiale de statistiques calculées par paires sont réalisées. Si les coordonnées géographiques sont fournies, les pentes de ces régressions peuvent être utilisées afin d'obtenir des estimations indirectes des paramètres de distances de dispersion des gènes, sans distinguer la dispersion des graines et du pollen. De plus, elles peuvent fournir des informations concernant l'intensité de la structure génétique spatiale. Ces estimations indirectes se basent sur la structure génétique observée. Elles reflètent la dispersion historique des gènes sur plusieurs générations en supposant que la population est à l'équilibre migration-dérive.

Les intervalles de distances sont fixés par l'utilisateur. Ceux-ci doivent être délimités de façon à ce que chaque intervalle comprenne une part suffisante de la population. Ici, 13 intervalles ont été définis, compris entre 50m et 2000m. Le coefficient de parenté, F_{ij} , a été calculé pour chaque paire d'adultes en utilisant l'estimateur de J. Nason (Loiselle *et al.*, 1995). L'allure générale de la décroissance du coefficient de parenté en fonction de la distance entre les individus (fig. 25) a été réalisée sur base de la moyenne des valeurs de F_{ij} pour l'ensemble des intervalles de distance sans chevauchement. Les positions spatiales des adultes ont été permutées 999 fois afin d'obtenir un intervalle de confiance à 95% sous l'hypothèse nulle estimant qu'il n'y a pas de structure génétique spatiale. Le taux d'autofécondation a également été calculé avant et après exploitation, séparément pour les adultes, les plantules et les graines.

Tableau 2 : Paramètres calculés par le logiciel INEst sur l'ensemble de la population, par locus, à partir de l'échantillonnage de 2017. Un tableau semblable reprenant les mêmes paramètres calculés à partir de l'échantillonnage de 2009-2010 est repris en annexes (annexe 6). A= nombre d'allèles par locus ou richesse allélique; Ho= hétérozygotie observée; He= hétérozygotie attendue sous l'hypothèse d'Hardy-Weinberg; F= coefficient de consanguinité de Wright ($=1-H_o/H_e$) et A_0 = taux d'allèles nuls.

Locus	A	H _o	H _e	F	A ₀
dis125	7	0.056	0.072	0.229	0.0562
dis069	12	0.086	0.1	0.142	0.0647
dis138	8	0.672	0.722	0.07	0.0375
dis092	5	0.619	0.636	0.026	0.0073
dis028	12	0.707	0.787	0.102	0.0489
dis103	19	0.788	0.827	0.047	0.0123
dis127	11	0.432	0.475	0.091	0.0509
dis054	7	0.304	0.348	0.124	0.0636
dis140	10	0.562	0.603	0.068	0.0241
dis112	4	0.614	0.599	-0.025	0
dis130	18	0.306	0.729	0.581	0.3669
dis116	18	0.701	0.76	0.077	0.0353
Moyenne	/	0.487	0.555	0.128	/

Tableau 3: Valeurs du taux d'autofécondation (s =selfing) de *Distemonanthus benthamianus*, calculé pour les juvéniles à l'aide du logiciel NM π et pour les adultes à l'aide des logiciels INEst et SPAGeDi, à partir de l'échantillonnage de 2009-2010 et à partir de l'échantillonnage de 2017.

Taux d'autofécondation	2009-2010	2017
S (juvéniles; NM π)	0.065 $\pm$ 0.013	0.004 $\pm$ 0.005
S (adultes; INEst)	0.041	0.044
S (adultes; SPAGeDi)	0.092 $\pm$ 0.039	0.099 $\pm$ 0.039

4. Résultats

4.1 *Distemonanthus benthamianus* : modèle d'étude diploïde

4.1.1 Allèles nuls et consanguinité

Les fréquences alléliques ainsi que les taux d'allèles nuls pour chacun des 12 locus étudiés ont été estimés par le logiciel INEst. De plus, le logiciel a également estimé de façon conjointe le coefficient de consanguinité corrigé au sein de la population (F_{is}).

Une analyse réalisée sur l'ensemble des échantillons (adultes et plantules) a permis d'obtenir la structure génétique de la population avant correction du coefficient de consanguinité (tableau 2).

Le coefficient de consanguinité corrigé pour l'ensemble de la population vaut $F_{is} = 0,0095 \pm 0$. En prenant en compte les allèles nuls, le F_{is} passe donc d'une valeur de 0,128 à une valeur corrigée de 0,0095. Le coefficient de consanguinité corrigé pour l'ensemble des adultes dont les individus exploités ont été retirés vaut $F_{is} = 0,0023 \pm 0$. Pour l'ensemble des plantules échantillonnées en 2017, il vaut $F_{is} = 0 \pm 0$.

4.1.2 Autofécondation

Le taux d'autofécondation a été estimé de trois façons différentes (tableau 3).

- Initialement, le taux d'autofécondation a pu être estimé lors de la modélisation de la dispersion du pollen, via le logiciel NMπ. Il s'agit en fait d'une estimation du pourcentage de plantules issues d'événements d'autofécondation. D'après ce logiciel, le taux d'autofécondation pour l'échantillonnage de graines et plantules réalisé au cours de 2009-2010 ($s = 6.5\% \pm 1.3\%$) était plus élevé que pour l'échantillonnage de plantules réalisé en 2017, après une phase d'exploitation en 2011 ($s = 0.4\% \pm 0.5\%$).
- Ensuite, le taux d'autofécondation a également été calculé à partir du F_{is} corrigé donné par le logiciel INEst. En effet, la valeur de s (*selfing*) peut être estimée à partir de la valeur du coefficient de consanguinité à l'équilibre :

$$\langle s \rangle = 2F / (1+F)$$

Selon cette approche, le taux d'autofécondation au sein des adultes vaut $s = 4.1\%$ à partir de l'échantillonnage de 2009-2010 et $s = 4.4\%$ à partir de l'échantillonnage de 2017 (c'est-à-dire, après avoir retiré les adultes exploités du jeu de données).

- Finalement, le logiciel SPAGeDi fournit aussi une estimation du taux d'autofécondation retrouvé au sein de la population d'arbres adultes. Le logiciel estime que $s = 9.2\% \pm 3.9\%$ pour 2009-2010 et $s = 9.9\% \pm 3.9\%$ pour 2017.

Le taux d'autofécondation calculé pour les juvéniles a diminué entre l'échantillonnage de 2009-2010 et celui de 2017 alors que pour les adultes, le taux d'autofécondation a augmenté entre 2010 et 2017, peu importe le logiciel utilisé pour réaliser le calcul. Bien que les valeurs des estimations du taux d'autofécondation soient différentes en fonction des différents logiciels utilisés, elles sont relativement proches.

4.1.3 Croisements préférentiels

Pour une distance de dispersion pollinique moyenne de 316m, la valeur du Fij moyen attendu est de 0,0146 et la valeur du Fij moyen observé est de 0,0135. Afin de vérifier la présence de croisements préférentiels au sein de la population de *D. benthamianus*, un test t de Student a été effectué. La valeur obtenue pour la statistique t indique qu'il n'y a pas de différence significative entre le coefficient de parenté calculé pour les couples de parents identifiés par le logiciel NM π et celui calculé pour d'autres adultes pris au hasard dans la population ($p = 0,96$). Il n'y a donc pas de preuve significative indiquant la présence de croisements préférentiels au sein de la population étudiée.

4.1.4 Dispersion des gènes

a. Analyse de parenté

L'analyse de parenté a été effectuée en prenant en compte l'ensemble des adultes recensés au sein de la zone d'inventaire non exhaustif ($N = 611$) ainsi que l'ensemble des plantules génotypées ayant été échantillonnées au sein de la parcelle en 2017 ($N = 278$).

Les relations estimées par le logiciel NM π présentant une probabilité supérieure ou égale à 80% ont été prises en considération. La maternité et la paternité ont été assignées à 44 et 34 adultes, respectivement. Le nombre de plantules auxquelles une mère a été attribuée est de 170 et le nombre de plantules auxquelles un père a été attribué est de 47.

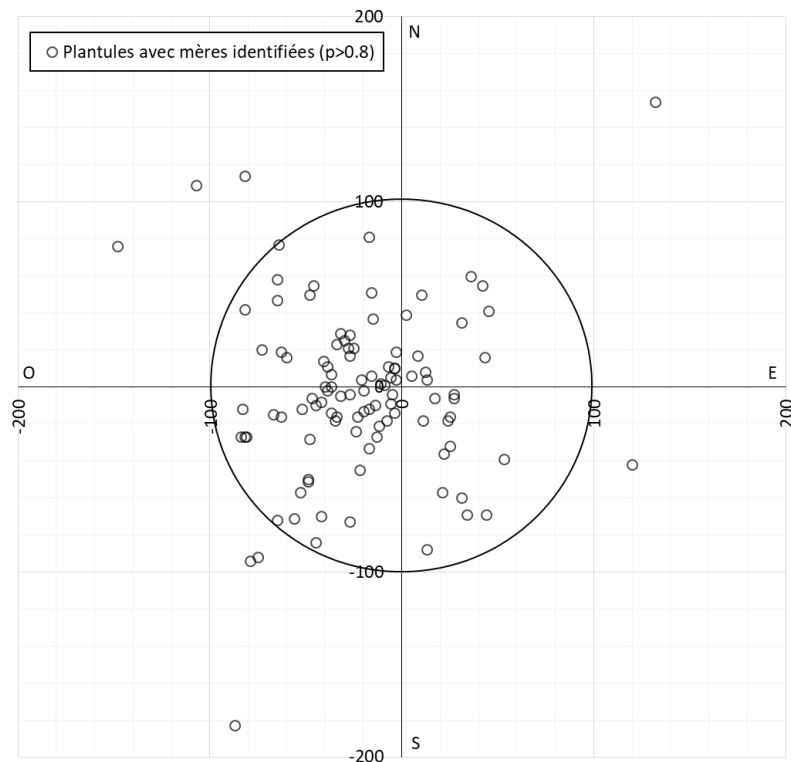


Figure 15 : Distribution spatiale en deux dimensions des événements de dispersion des graines de *Distemonanthus benthamianus*, réalisée à partir de l'échantillonnage de 2017, autour du pied mère (N=Nord, E=Est, S=Sud, O=Ouest). Les distances indiquées sont en mètres. Le grand cercle a un rayon de 100m. Les mères potentielles ($p>0.8$) ont été identifiées sur base des analyses réalisées avec le logiciel NM π . Les petits cercles illustrent chaque événement de dispersion efficace (N=170), qui correspondent à la germination des graines devenues plantules. Les coordonnées spatiales (longitude et latitude) de chaque mère ont été centrées à (0,0).

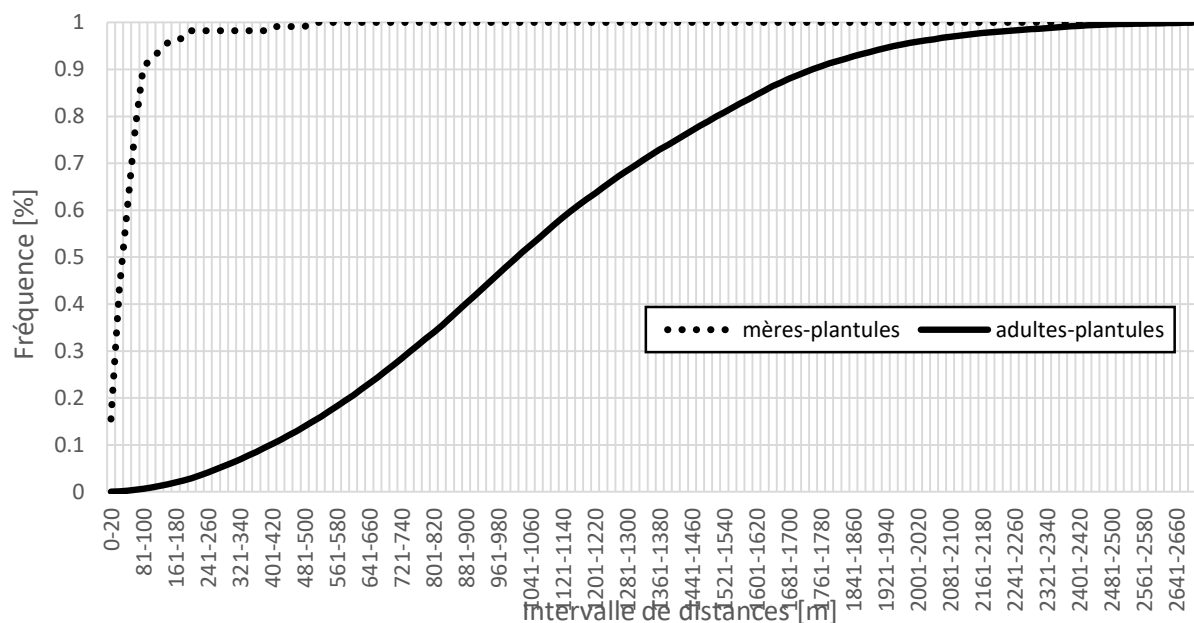


Figure 16 : Représentation de la dispersion des graines de *Distemonanthus benthamianus* réalisée à partir de l'échantillonnage de 2017. La dispersion des graines est représentée sous forme de fréquences cumulées des distances entre les mères potentielles ($p>0.8$) identifiées à l'aide du logiciel NM π et les plantules échantillonnées pour lesquelles une mère a été retrouvée (courbe discontinue). La distribution théorique, si la dispersion des graines était aléatoire au sein de la parcelle, est représentée par les fréquences cumulées des distances entre tous les adultes échantillonnés et toutes les plantules échantillonnées (courbe continue).

Deux individus exploités en 2011 ($N = 24$) ont été désignés comme mères, pour deux plantules différentes. Une de ces deux plantules a un diamètre au niveau du collet de 5 mm et une hauteur de 70 cm (plantule A). L'autre plantule a un diamètre de 13 mm au niveau du collet et mesure 128 cm de hauteur (plantule B). Au vu de sa taille et de son diamètre, la plantule B pourrait être âgée de 7 ans, provenant d'une graine qui aurait germé peu de temps avant la phase d'exploitation. En revanche, la plantule A ne semble pas si âgée, à moins qu'elle ait grandi à l'ombre, ce qui peut réduire de façon importante la croissance de plantules héliophiles. D'autre part, les graines de *Distemonanthus benthamianus* sont capables de dormance. Il serait alors aussi possible que la plantule A provienne d'une graine ayant germé après 2011 mais ayant été formée suite à une fécondation qui a eu lieu avant la phase d'exploitation.

b. Dispersion des graines

Les analyses réalisées à l'aide du logiciel NM π indiquent que le taux de migration des graines a fortement diminué entre l'échantillonnage de 2009-2010 et celui de 2017 ($ms=30\%\pm 4\%$; $ms=17\%\pm 4\%$). D'après les simulations réalisées par le script R, le taux de migration des graines varie de 5 à 8 %. En ce qui concerne la distance moyenne de dispersion des graines, elle était de 71 m pour l'échantillonnage de 2009-2010 (IC 95% : 56m-94m), suivant une distribution exponentielle ($bs=0.96\pm 0.15$). Pour l'échantillonnage de 2017, la distance moyenne de dispersion des graines n'est plus que de 56m (IC 95% : 36m-119m) et suit une distribution de type leptokurtique ($bs=0.25\pm 0.09$). On pourrait en conclure que la distance de dispersion a diminué entre 2009-2010 et 2017 mais, cependant, les intervalles de confiance se recouvrent, il n'y a donc pas de différence significative entre les deux échantillonnages. La dispersion des graines, peu importe l'année d'échantillonnage, présente une anisotropie forte. Elle est légèrement plus marquée pour 2009-2010 ($ks=1.57\pm 0.24$), avec une direction de dispersion dominante vers l'Ouest ($as=258^\circ\pm 7^\circ$). Pour l'échantillonnage de 2017, ($ks=0.95\pm 0.16$), la direction dominante de dispersion est toujours l'Ouest ($as=253^\circ\pm 9^\circ$) (fig. 15).

Parmi les événements de dispersion identifiés au sein de la parcelle, la distance maximale de dispersion des graines serait de 500 m (fig.16). Cependant, une partie des graines ($ms=17\%\pm 4\%$) se disperse encore plus loin, hors de la parcelle étudiée. La moitié des

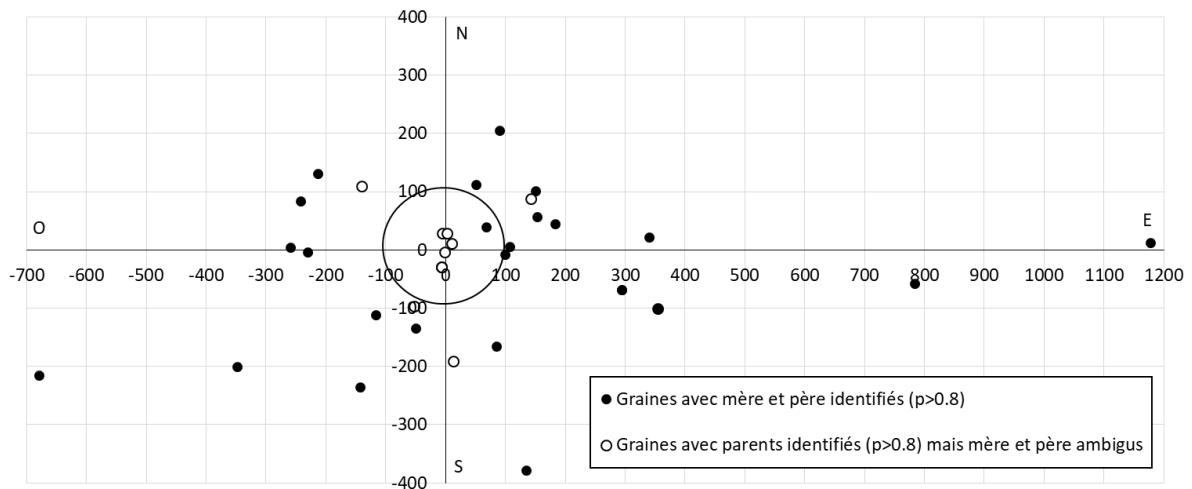


Figure 17: Distribution spatiale en deux dimensions des événements de dispersion du pollen de *Distemonanthus benthamianus*, réalisée à partir de l'échantillonnage de 2017, autour du pied mère (N=Nord, E=Est, S=Sud, O=Ouest). Les distances indiquées sont en mètres. Le grand cercle a un rayon de 100m. Les mères et pères potentiels ($p>0.8$) ont été identifiés sur base des analyses réalisées avec le logiciel NM π . Les petits cercles illustrent chaque événement de dispersion efficace (N=228,), qui correspondent aux fécondations des ovules par le pollen. Lorsque la mère et le père sont identifiés, les coordonnées spatiales (longitude et latitude) de chaque père ont été centrées à (0,0). La position des cercles noirs correspond à la position des mères potentielles ($p>0.8$) identifiées sur base des analyses réalisées avec le logiciel NM π . Dans le cas où les deux parents sont identifiés mais que la mère et le père sont ambigus, les coordonnées spatiales de chaque parent le plus éloigné de la graine ont été centrées à (0,0). La position des cercles blancs correspond donc à la position des parents potentiels ($p>0.8$) les plus **proches des graines et identifiés sur base des analyses réalisées avec le logiciel NM π .**

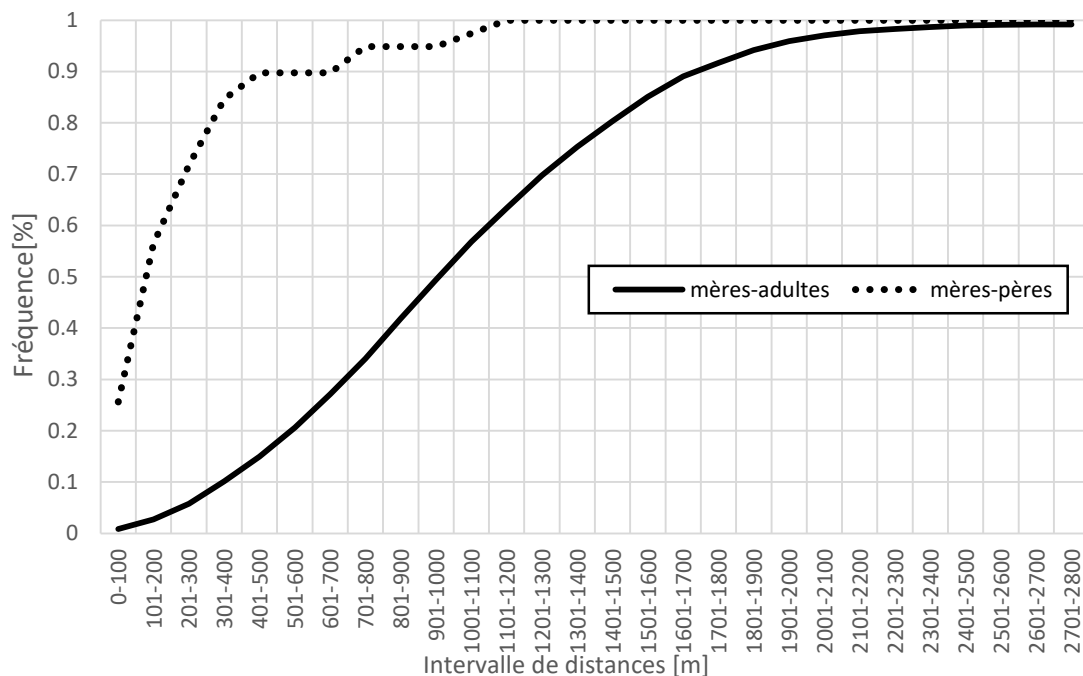


Figure 18: Représentation de la dispersion du pollen de *Distemonanthus benthamianus* à partir de l'échantillonnage de 2017. La dispersion du pollen est représentée sous forme de fréquences cumulées des distances entre les mères potentielles ($p>0.8$) identifiées à l'aide du logiciel NM π et les pères potentiels ($p>0.8$) identifiés à l'aide de ce même logiciel (courbe discontinue). La dispersion théorique est représentée par les fréquences cumulées des distances entre tous les adultes échantillonnés et toutes les mères potentielles ($p>0.8$) identifiées (courbe continue).

événements de dispersion ne dépasse pas 60 m. Les deux courbes ne se confondent pas, ce qui atteste que la dispersion des graines de movingui ne se fait pas de façon aléatoire (fig.16).

c. Dispersion du pollen

En ce qui concerne le taux d'immigration du pollen, on n'observe pas de différence significative entre la valeur obtenue pour l'échantillonnage de 2009-2010 et pour celui de 2017. En effet, même s'il semble avoir légèrement augmenté, les IC se chevauchent ($mp=52\%\pm4\%$; $mp=55\%\pm6\%$). D'après les simulations réalisées par le script R, le taux de migration du pollen varie de 30 à 32 %. A propos de la distance de dispersion du pollen lors de l'échantillonnage 2009-2010, elle était de 699m [intervalle de confiance de 95% : 409m-2412m] et suivait une distribution leptokurtique, avec des queues importantes ($bp=0.40\pm0.12$). Lors de l'échantillonnage de 2017, la distance de dispersion du pollen a l'air d'être bien plus importante ($dp=1458m$; IC 95% : 299m-infini) mais les IC se chevauchent. Il n'y a donc pas de différence significative entre les valeurs obtenues pour 2009-2010 et celles obtenues pour 2017. Par contre, la distribution présente des queues plus grandes pour l'échantillonnage de 2017 ($bp=0.21\pm0.16$). Peu importe l'échantillonnage, il n'y a pas d'anisotropie au niveau de la dispersion du pollen ($kp=0.15\pm0.15$; $kp=0\pm0$) (fig. 17).

Parmi les événements de dispersion identifiés au sein de la parcelle, la distance maximale de dispersion du pollen serait de 1177 m (fig.18). Cependant, une partie relativement importante du pollen ($mp=55\%\pm6\%$) se disperse encore plus loin, hors de la parcelle étudiée. La moitié des événements de dispersion ne dépasse pas 200 m. Les deux courbes ne se confondent pas, ce qui atteste que la dispersion du pollen de movingui ne se fait pas de façon aléatoire (fig.18).

4.1.5 Succès reproducteur

a. Succès reproducteur en fonction du DBH

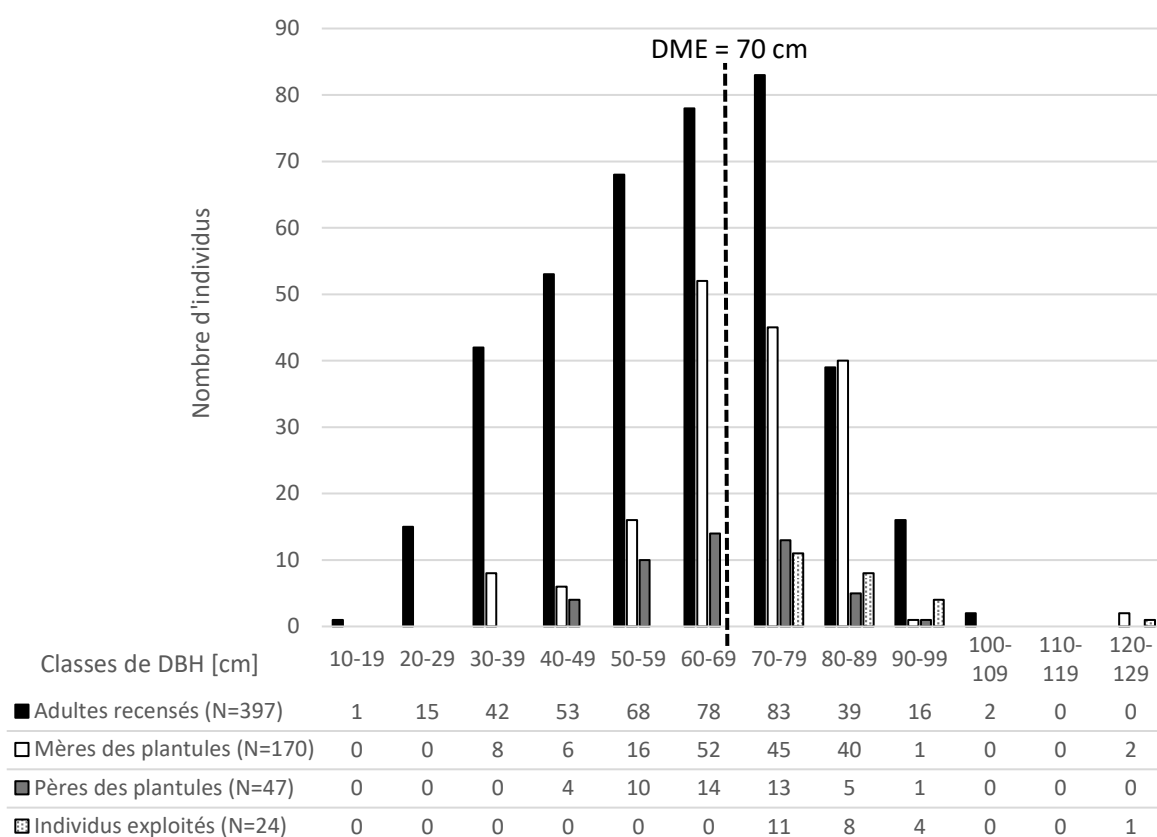


Figure 19: Répartition par classes de DBH (Diamètre à Hauteur de Poitrine ; cm) du nombre d'adultes recensés, de mères potentielles ($p > 0.8$) et de pères potentiels ($p > 0.8$) identifiés à l'aide du logiciel NM π ainsi que le nombre d'individus ayant été exploités. Le DME (Diamètre Minimum d'Exploitation) de *Distemonanthus benthamianus* est de 70 cm au Gabon. Les nombres de mères et de pères ont été obtenus en sommant le nombre d'événements de parenté ($p > 0.8$) assignés par le logiciel NM π et non en sommant le nombre d'individus ayant été estimés comme mère ou père potentiels ($p > 0.8$) par le logiciel NM π , ce qui signifie qu'un même parent a été compté plusieurs fois s'il a été reconnu comme parent de plusieurs plantules.

Les adultes recensés présentent une distribution diamétrique en forme de cloche (fig. 19). Ce type de distribution suggère la présence d'un déficit de régénération.

Le succès reproducteur maternel est le plus élevé pour les mères dont le DBH se situe entre 60 et 70 cm (fig. 20).

Le succès reproducteur paternel est le plus élevé pour les pères dont le DBH se situe entre 60 et 70 cm (fig. 21).

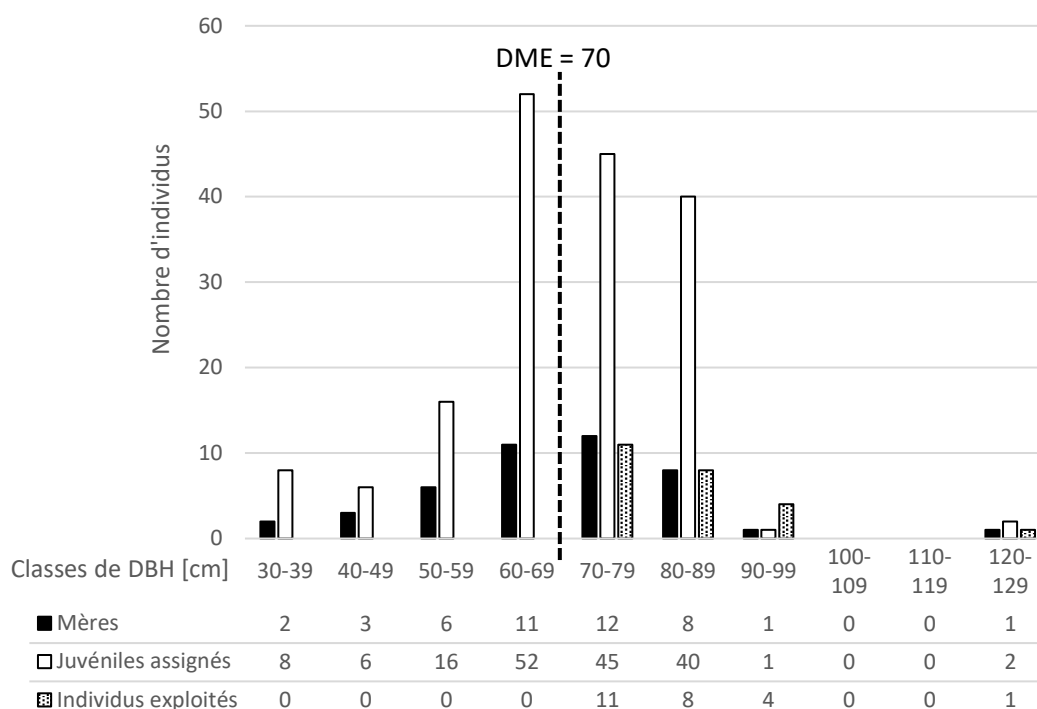


Figure 20: Succès reproducteur maternel en fonction du DBH (Diamètre à Hauteur de Poitrine ; cm). Le nombre de mère correspond au nombre d'individus ayant été identifiés comme mère potentielle ($p > 0.8$) d'au moins une plantule, identifiée par le logiciel NM π . Les juvéniles présents dans chaque classe de DBH sont les juvéniles dont la maternité a été assignée à une des mères potentielles appartenant à cette classe de DBH. Ce graphique reprend également le nombre d'individus exploités dans les différentes classes de DBH.

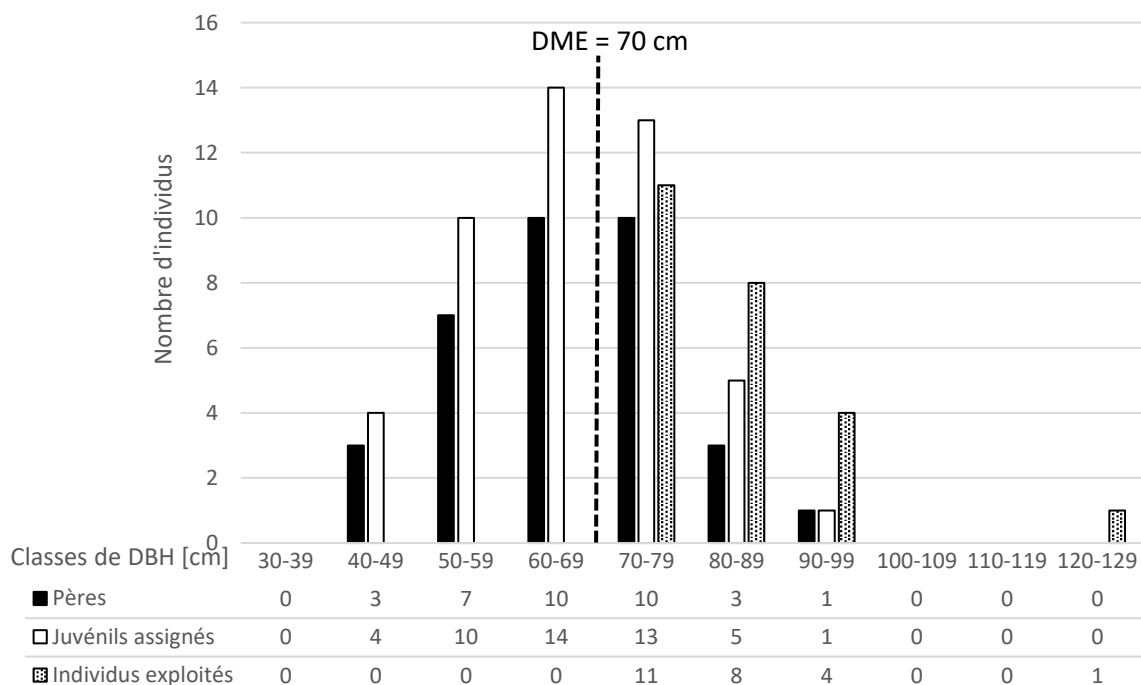


Figure 21: Succès reproducteur paternel en fonction du DBH (Diamètre à Hauteur de Poitrine ; cm). Le nombre de père correspond au nombre d'individus ayant été identifiés comme père potentiel ($p > 0.8$) d'au moins une plantule par le logiciel NM π . Les juvéniles présents dans chaque classe de DBH sont les juvéniles dont la paternité a été assignée à une des pères potentiels appartenant à cette classe de DBH. Ce graphique reprend également le nombre d'individus exploités dans les différentes classes de DBH.

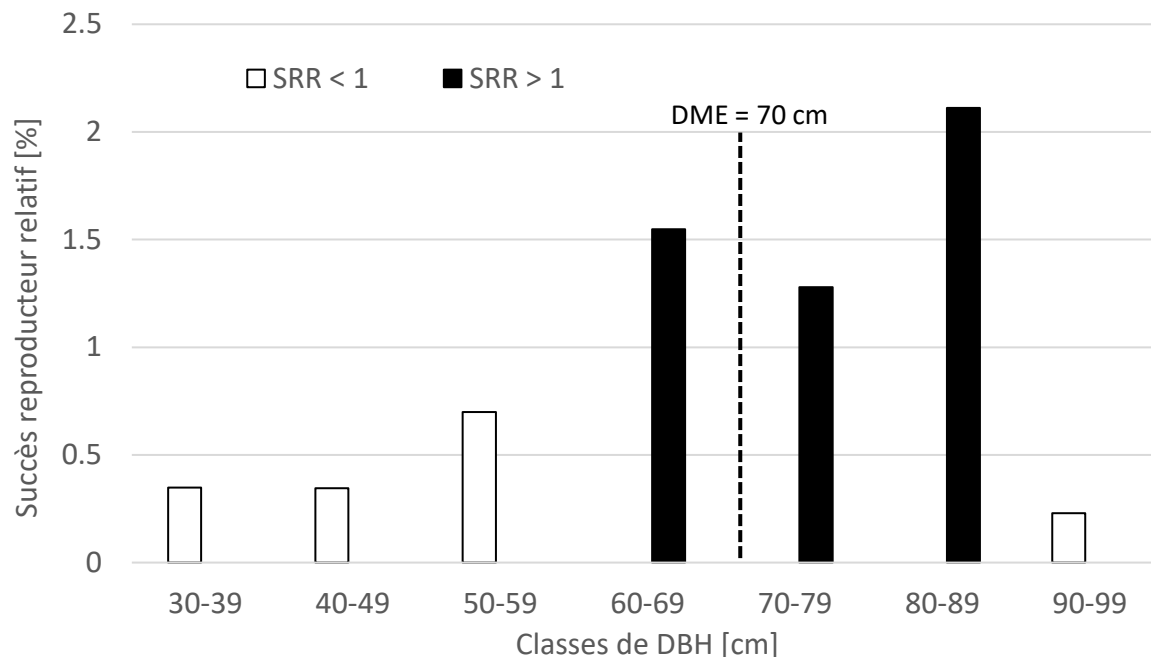


Figure 22: Répartition du succès reproducteur relatif [%] en fonction du DBH (Diamètre à Hauteur de Poitrine ; cm). Afin d'obtenir le succès reproducteur relatif (SRR) en fonction du DBH, la proportion de plantules dont les parents potentiels ($p > 0.8$) (#mères + #pères) sont présents dans une classe de DBH a été divisé par la proportion d'adultes recensés dans cette même classe de DBH. Si la valeur du SRR > 1 , les adultes présents dans cette classe de DBH participent plus à la reproduction que la moyenne des adultes, toutes classes de DBH confondues. Inversement, si la valeur du SRR < 1 , les adultes présents dans cette classe de DBH participent moins à la reproduction que la moyenne des adultes, toutes classes de DBH confondues. Les parents potentiels ($p > 0.8$) (#mères + #pères) sont situés dans la zone d'échantillonnage non exhaustive (6,56 km²) alors que les adultes recensés sont situés dans la zone d'échantillonnage exhaustive (3,45 km²).

Les arbres adultes dont le DBH est compris entre 80 et 90 cm, avec un Succès Reproducteur Relatif (SRR) d'une valeur de 2.11, participent le plus à la reproduction que les autres arbres adultes (fig. 22). Le SRR des arbres adultes dont le DBH est compris entre 60 et 90 cm est supérieur à 1, ce qui signifie qu'ils participent plus à la reproduction que la moyenne d'arbres adultes, toutes classes de DBH confondues. Les arbres adultes dont le DBH est compris entre 30 et 60 cm et entre 90 et 100 cm participent moins à la reproduction que la moyenne d'arbres adultes, toutes classes de DBH confondues car leur SRR est inférieur à 1.

Tableau 4 : : Pour une classe de DBH donnée, proportion de plantules produites, nombre d'adultes et succès reproducteur relatif (SRR) (SRR = % de plantules produites / % d'adultes).

DBH [cm]	% de plantules produites	% d'adultes recensés	SRR
60-69	0.30	0.20	1.55
70-79	0.27	0.21	1.28
80-89	0.21	0.10	2.11

Bien que les arbres dont le DBH est compris entre 60 et 70 cm ont produit plus de plantules, ce sont les arbres dont le DBH est compris entre 80 et 90 cm qui présentent le SRR le plus élevé. En effet, ils ne représentent que 10% du nombre total d'adultes recensés et ont produits 21% des plantules échantillonnées en 2017 (tableau 4). Proportionnellement, ce sont donc eux qui produisent le plus de plantules.

Tableau 5: Pour les classes de DBH comprises avant et après le DME de 70 cm, proportion de plantules produites, nombre d'adultes recensés et succès reproducteur relatif (SRR) ($SRR = \% \text{ de plantules produites} / \% \text{ d'adultes}$).

DBH [cm]	% de plantules produites	% d'adultes recensés	SRR
30-70	0.51	0.65	0.78
70-100	0.49	0.35	1.40

Etant donné que le DME de *D. benthamianus* est de 70 cm au Gabon, le SRR des arbres dont le DBH est inférieur à 70 cm a été comparé à celui des arbres dont le DBH est supérieur à 70 cm (tableau 5). Bien que le SRR des individus dont le DBH est supérieur à 70 cm est plus important que celui des individus dont le DBH est inférieur à 70cm, les individus dont le DBH est inférieur à 70cm ont assuré 51% de la production des plantules échantillonnées en 2017.

b. Succès reproducteur en fonction du statut de dominance

Le statut de dominance des arbres au sein de la canopée, également appelé « *crown class* » dans la littérature, est un paramètre forestier important. Ce concept permet de décrire la position d'un arbre au sein de la canopée (De Young, 2016). En fonction de leur position au sein de la canopée, les arbres peuvent être considérés comme dominants, co-dominants ou dominés. Les arbres dominants dépassent le niveau moyen de la canopée, les arbres co-dominants constituent le niveau moyen de la canopée et les arbres dominés se situent sous le niveau moyen de la canopée (Helms, 1998 cité par De Young, 2016).

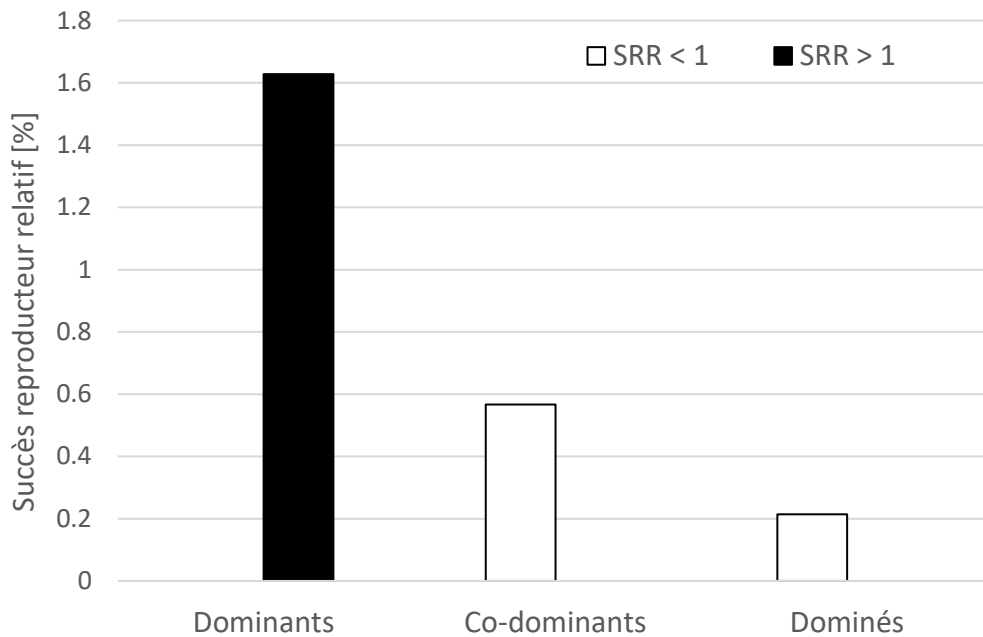


Figure 23: Répartition du succès reproducteur relatif [%] en fonction du statut de dominance. Afin d'obtenir le succès reproducteur relatif (SRR) en fonction du statut de dominance, la proportion de plantules dont les parents potentiels ($p > 0.8$) (#mères + #pères) présentent un certain statut de dominance (dominants, co-dominants ou dominés) a été divisé par la proportion d'adultes recensés présentant le même statut de dominance. Si la valeur du SRR > 1 , les adultes présentant ce statut de dominance participent plus à la reproduction que la moyenne des adultes, tous statuts de dominance confondus. Inversement, si la valeur du SRR < 1 , les adultes présentant ce statut de dominance participent moins à la reproduction que la moyenne des adultes, tous statuts de dominance confondus. Les parents potentiels ($p > 0.8$) (#mères + #pères) sont situés dans la zone d'échantillonnage non exhaustive (6,56 km²) alors que les adultes recensés sont situés dans la zone d'échantillonnage exhaustive (3,45 km²).

Les arbres adultes dominants, avec un SRR de 1.63, participent le plus à la reproduction que les autres arbres (voir figure 23). Le SRR des arbres adultes dominants (SRR = 1.63) est supérieur à 1, ce qui signifie qu'ils participent plus à la reproduction que la moyenne d'arbres adultes, tous statuts de dominance confondus. Les arbres adultes co-dominants (SRR = 0.57) et dominés (SRR = 0.21) participent moins à la reproduction que la moyenne d'arbres adultes, tous statuts de dominance confondus car leur SRR est inférieur à 1.

c. Succès reproducteur en fonction du DBH et du statut de dominance

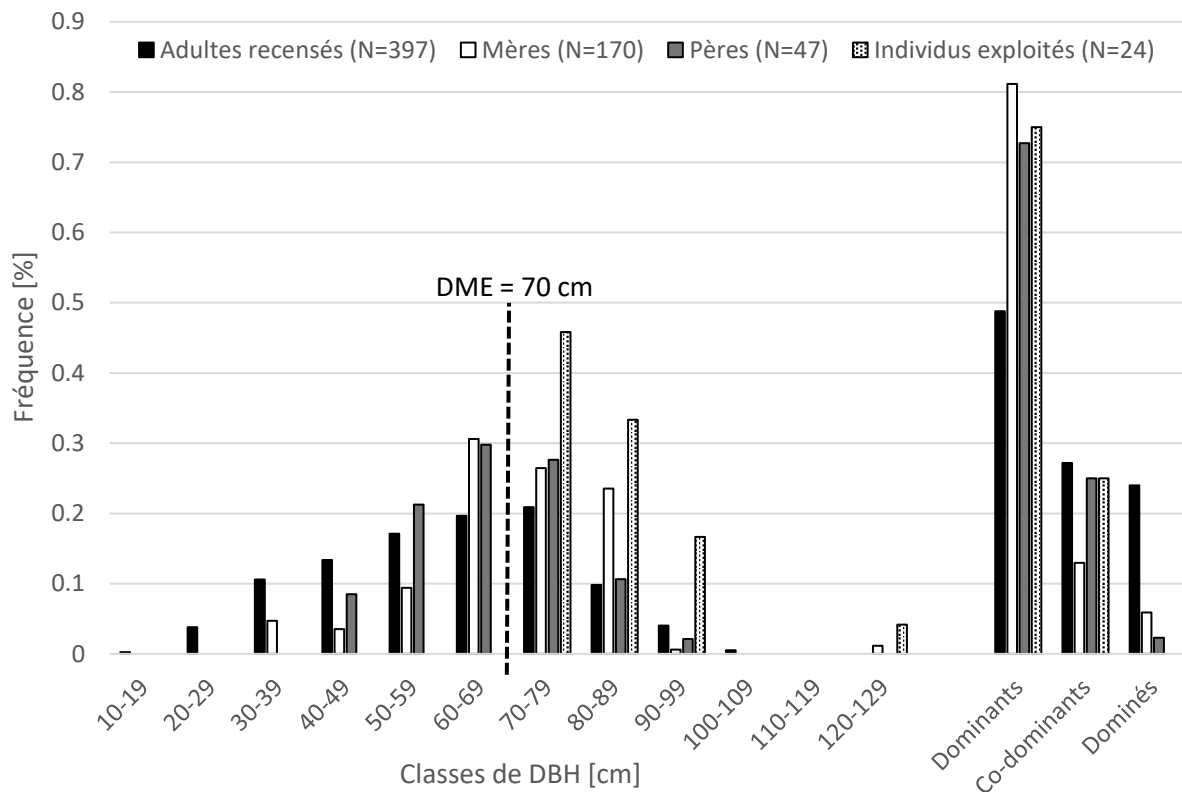


Figure 24: Répartition de la fréquence d'adultes recensés, de mères et de pères potentiels ($p>0.8$) ainsi que d'individus exploités; en fonction du DBH (Diamètre à Hauteur de Poitrine ; cm) et du statut de dominance au sein de la canopée (dominants, co-dominants et dominés). Le DME (Diamètre Minimum d'Exploitation) de *Distemonanthus benthamianus* est de 70cm au Gabon. Les nombres de mères et de pères ont été obtenus en sommant le nombre d'événements de parenté ($p>0.8$) assignés par le logiciel NM π et non en sommant le nombre d'individus ayant été estimés comme mère ou père potentiels ($p>0.8$) par le logiciel NM π .

Les fréquences des mères et des pères liées aux différents statuts de dominance sont bien plus contrastées que celles liées aux différentes classes de DBH (fig. 24). En ce qui concerne le DBH, les fréquences des mères (31%) et des pères (30%) sont les plus élevées entre 60 et 70 cm. D'un point de vue du statut de dominance au sein de la canopée, les mères (81%) et les pères (0.73) sont majoritairement dominants. Les individus exploités en 2011 au sein de la parcelle étudiée étaient majoritairement dominants (75%).

4.1.6 Structure génétique spatiale

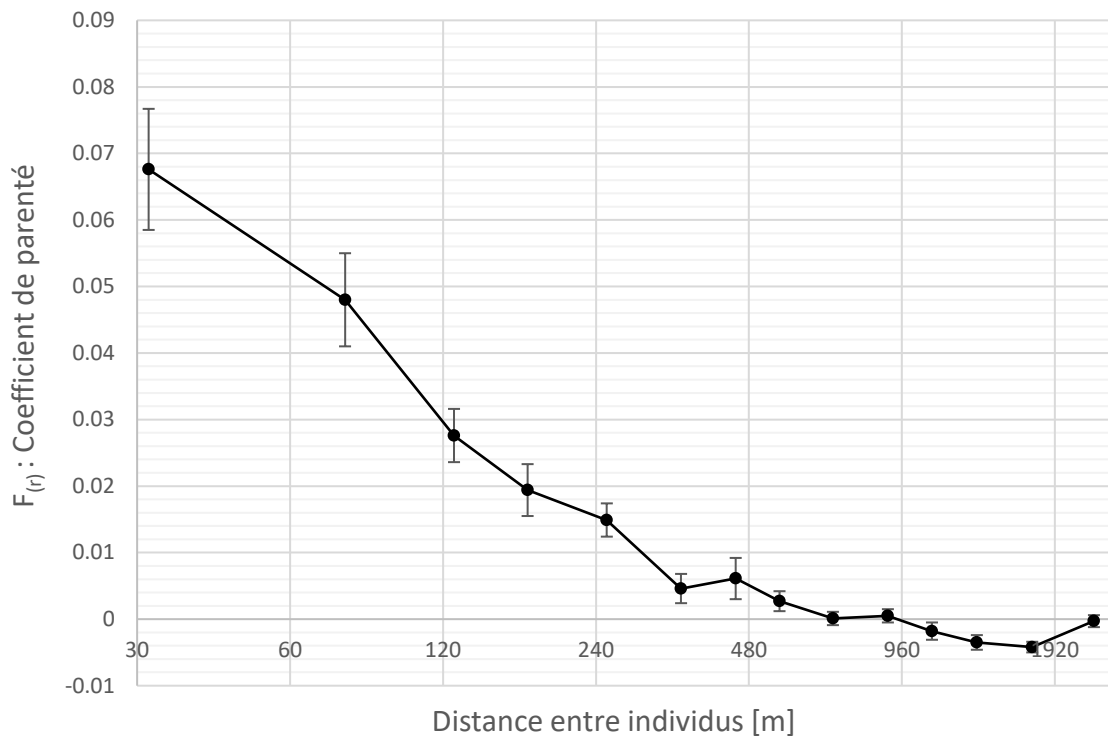


Figure 25: Structure génétique spatiale à fine échelle de *Distemonanthus benthamianus* évaluée par la décroissance de coefficient de parenté par classes de distances entre individus [m]. L'axe des abscisses est en échelle logarithmique ($\log_2$). Cette figure a été réalisée à partir de la population d'arbres adultes dont les arbres exploités ($N=24$) en 2011 ont été retirés.

La structure génétique spatiale chute considérablement jusqu'à 353 m et la valeur du coefficient de parenté retrouvée entre les individus séparés de moins de 100m est relativement élevée (fig. 25).

5. Discussion et perspectives de recherches

5.1 Système de reproduction

5.1.1 Taux d'autofécondation et croisements préférentiels

Distemonanthus benthamianus est une espèce majoritairement allogame. En effet, à partir de l'échantillonnage de 2017, le taux d'autofécondation calculé en ne prenant en compte que les échantillons adultes varie de 4,4 à 9,9%. Le taux d'autofécondation calculé en considérant seulement les juvéniles est de 0,4%. L'autofécondation semble donc très faible au sein de cette espèce.

Au sein des forêts tropicales, la densité des populations naturelles d'arbres est souvent faible en raison de la richesse spécifique qu'elles renferment. De plus, la plupart des espèces d'arbres tropicales dépendent des animaux pour la pollinisation (Bawa, 1990). Dès lors, afin de compenser la faible densité de leur peuplement, la plupart des arbres tropicaux devraient fréquemment pratiquer l'autofécondation (Dick *et al.*, 2008). De plus, la réduction de densité d'arbres provoquée par l'exploitation sélective risque d'entraîner une augmentation du taux d'autofécondation (Carneiro *et al.*, 2011). Cependant, bien qu'hermaphrodites, de nombreux arbres tropicaux présentent un système d'auto-incompatibilité, ce qui limite ou empêche l'autofécondation (Dick *et al.*, 2008).

Sachant que l'exploitation sélective entraîne une diminution de la densité, celle-ci est susceptible de provoquer une augmentation du taux d'autofécondation au sein de la population affectée. Suite à la phase d'exploitation de 2011 réalisée au sein de la parcelle étudiée, 24 individus adultes de *D. benthamianus* ont été abattus. La densité est passée de 115 à 108 individus adultes par km², ce qui signifie que 6% des reproducteurs potentiels ont été retirés de la parcelle. Dans le cadre de cette étude, le taux d'autofécondation ne prenant en compte que les adultes, peu importe la méthode utilisée pour l'estimer, ne diffère pas significativement avant et après la phase d'exploitation. L'absence d'effet suite à la phase d'exploitation n'est pas surprenant vu le très faible taux de prélèvement effectué en 2011, ce qui reflète que *D. benthamianus* est une espèce relativement peu exploitée actuellement.

L'estimation du taux d'autofécondation réalisée à partir de la modélisation de la dispersion du pollen ne prend pas les adultes en compte. Le résultat obtenu à partir du jeu

de données de 2009-2010 est significativement différent de celui obtenu à partir du jeu de données de 2017 ($0,065 \pm 0,013$; $0,004 \pm 0,005$). Le taux d'autofécondation estimé pour le jeu de données de 2009-2010 est plus élevé que celui estimé pour le jeu de données de 2017. Il est probable que cette dissemblance soit due à une différence au niveau de l'échantillonnage. En effet, le premier jeu de données contient des graines en plus des plantules alors que le second jeu de données ne contient que des plantules. Dès lors, si certaines graines ne s'établissent jamais en tant que plantules en raison d'une consanguinité trop élevée, le taux d'autofécondation au stade de plantule devrait être plus faible. Une autre hypothèse probable serait que l'ouverture de la canopée après exploitation, notamment celle d'autres espèces probablement bien plus exploitées que *D. benthamianus*, a favorisé l'allopollinisation chez cette espèce. En effet, en raison d'une réduction du nombre d'obstacles, un paysage plus ouvert favorise la dispersion à longue distance.

Au sein de la population étudiée de *D. benthamianus*, il n'y a pas de preuve indiquant la présence de croisements préférentiels. Ce phénomène a déjà été observé pour plusieurs espèces d'arbres tropicaux, tels que *Erythrophleum suaveolens* (Hardy *et al.*, unpublished) et *Entandrophragma cylindricum* (Monthe *et al.*, 2017).

L'autofécondation et les croisements préférentiels sont responsables de la consanguinité (Monthe *et al.*, 2017), entraînant une perte de diversité génétique à long terme.

5.1.2 Consanguinité

La consanguinité présente au sein des individus de la population de *D. benthamianus*, aussi bien pour 2009-2010 que pour 2017, a pu être estimée à l'aide du coefficient de consanguinité de Wright, corrigé par le logiciel INEst en prenant en compte l'existence d'allèles nuls. Aussi bien avant la phase d'exploitation de 2011 qu'après celle-ci, la valeur du coefficient de consanguinité est plus élevée pour le stade adulte que pour les autres stades de croissance.

Il y a environ 200 ans, avant l'établissement des plantules ayant donné les arbres adultes actuels, la culture sur brûlis était une pratique courante dans la région du Bassin du Congo. Si la plupart des adultes restants ont subi un isolement reproductif, la consanguinité a dû être très forte en raison d'un taux très élevé d'autofécondation.

Cette hypothèse pourrait expliquer le fait que le coefficient de consanguinité soit encore si élevé au sein des adultes aujourd'hui (Olivier Hardy, comm. pers.).

5.2 Dispersion des graines

La dispersion des graines de *D. benthamianus* a été estimée par le logiciel NM π à partir de la modélisation de la dispersion. En effet, à partir des données obtenues pour l'échantillonnage de 2017, la distance moyenne est de 56m (IC 95% : 36m-119m). Les données obtenues pour l'échantillonnage de 2009-2010 ont été obtenues via la même approche. La valeur de la distance moyenne de dispersion des graines qui en résulte est de 71m (IC 95% : 56m-94m). Cette valeur ne diffère pas significativement de la valeur obtenue pour les données de 2017. Il semble donc que la phase d'exploitation de 2011 n'a pas d'impact sur la capacité de dispersion des graines de *D. benthamianus*.

Des estimations fiables des distances de dispersion sont requises afin de comprendre certains processus, telle que la dynamique des populations au sein de paysages fragmentés. Dès lors, le programme de conservation d'une espèce est souvent compromis compte tenu de la connaissance limitée concernant la dispersion de ses gènes (Bullock *et al.*, 2017). La dispersion des graines est un processus biologique essentiel encore mal documenté à cause de la difficulté que demande la réalisation d'un échantillonnage exhaustif. La dispersion des graines affecte la dynamique de la population de telle sorte que les graines qui se dispersent sur de relativement courtes distances présentent un taux de survie inférieur à celui des graines qui se dispersent plus loin par rapport à leurs congénères. Par conséquent, il est important d'étudier les événements de dispersion à longue distance afin de prédire les réponses de certaines espèces face au changement d'habitat. Cependant, les approches directes permettant de mesurer la dispersion des graines fournissent souvent des bases de données incomplètes ne tenant pas compte des événements de dispersion à longue distance. Certaines études se sont penchées sur la dispersion des graines d'espèces anémochores en échantillonnant les graines dispersées autour d'arbres isolées (Augspurger *et al.*, 2017; Hirsch *et al.*, 2012). Les graines dispersées, en raison de leur petite taille, sont très difficiles à suivre et les graines dispersées à relativement longue distance sont les plus difficiles à retrouver. Dès lors, ce genre d'étude ne permet pas de mettre en évidence l'occurrence d'événements de dispersion à longue distance, ce qui démontre l'intérêt de

réaliser des études génétiques afin de caractériser la dispersion des graines (Hirsch *et al.*, 2012). Des modèles mécanistiques représentant le mouvement des gènes ont alors été développés. Ces modèles permettent, entre autre, de prédire la dispersion des graines en évitant les efforts nécessaires lors d'une mesure directe de la dispersion. De manière générale, des fonctions statistiques sont ajustées aux données de dispersion, ce qui fournit des « *dispersal kernels* ». Un « *dispersal kernel* », ou noyau de dispersion, est défini comme une fonction décrivant la probabilité de dispersion en fonction de la distance par rapport à la source. Dans le cadre de cette étude, une fonction exponentielle a été utilisée afin de représenter la dispersion. Ce type de fonction résulte du mouvement aléatoire des graines. Cependant, de nombreuses études suggèrent que les fonctions exponentielles ne représentent pas bien les fonctions de dispersion réelles. En effet, elles ne décrivent pas idéalement les queues lourdes, résultant des événements de dispersion à longue distance (Bullock *et al.*, 2017 ; Nathan *et al.*, 2008). Il est donc difficile de caractériser ces événements de dispersion à longue distance de façon empirique ainsi que de les modéliser de manière réaliste (Jordano, 2017).

Les distances maximales sont difficiles à mesurer et les valeurs obtenues sont donc souvent aberrantes. Les valeurs de distance de dispersion maximale des graines, d'après la littérature, vont de 15 cm à 400 km, ce qui prouve que la dispersion de graines varie très fortement d'une espèce à l'autre (Thomson *et al.*, 2011).

La distance maximale de dispersion des graines observée au sein de la parcelle est de 500 m. Cependant, d'après la modélisation de la dispersion des graines, les mères de 17% des plantules n'auraient pas été échantillonnées et sont probablement hors de la parcelle, ce qui implique probablement des distances de dispersion supérieures à 500m.

En ce qui concerne la structure génétique spatiale (SGS) à fine échelle de la population d'arbres adultes chez *D.benthamianus*, la valeur du coefficient de parenté retrouvée entre les individus séparés de moins de 100m est relativement élevée (fig. 25). Cette observation résulte sûrement de la dispersion à relativement courte distance de la majorité des graines chez cette espèce, engendrant une proportion importante de couples mère-descendant et de demi-frères parmi les arbres voisins (Hardy *et al.*, non publié; Hardy *et al.*, 2006; Dick *et al.*, 2008). La limitation de la dispersion des graines et la spécialisation de l'habitat peuvent entraîner l'agrégation d'individus apparentés. Lorsque les individus apparentés sont fortement agrégés, la consanguinité est susceptible d'être plus importante et la dépression

de consanguinité devrait engendrer une réduction de la fécondité. Ce phénomène provoque l'apparition d'une SGS forte au sein de la population (Kettle *et al.*, 2011). La dispersion de la majorité des graines de *D. benthamianus* se fait à relativement courte distance, ce qui suggère que les événements de dispersion du pollen à longue distance sont les principaux facteurs capables d'affaiblir la SGS. Au sein de la population étudiée, la SGS est assez forte mais on n'observe pas de dépression de consanguinité. La dispersion du pollen se fait probablement à une distance suffisamment longue que pour contrer les conséquences que pourraient engendrer la dispersion des graines à relativement courte distance.

La dispersion des graines de *D. benthamianus*, aussi bien avant qu'après la phase d'exploitation, est asymétrique. On parle d'anisotropie. La direction dominante de dispersion des graines de *D. benthamianus* est l'Ouest. Il aurait été intéressant de tester si cette anisotropie est due aux vents dominants ou plutôt aux vents de tempêtes (**chercher biblio**).

Les paramètres liés à la migration des graines ont été estimés d'une part, via le logiciel NM π et, d'autre part, via un script R codé par Olivier Hardy. Le logiciel NM π estime que le taux de migration des graines est de 17% alors que le script R estime que le taux de migration des graines se situe entre 5 et 8%. Les valeurs obtenues diffèrent assez fortement. Le taux de migration de NM π est plus élevé, ce qui signifie que le pourcentage d'arbres non inventoriés a été sous-estimé, ou alors que le noyau de dispersion sous-estime les événements de dispersion à longue distance. La façon dont les graines se dispersent dans la nature est trop complexe et ne peut être expliquée en utilisant seulement un type de fonction. En effet, la majorité des graines tombent sous la canopée et se dispersent non loin du pied mère alors qu'une certaine proportion de graines, probablement suite à des vents violents, s'envolent au-dessus de la canopée, ce qui cause des événements de dispersion à longue distance (Nathan *et al.*, 2008 ; Hardy *et al.*, 2018, non publié). En outre, *Psittacus erithacus*, le perroquet Jaco, se nourrit des gousses mûres et pourrait donc jouer le rôle de vecteur de dispersion des graines de *D. benthamianus* (Demenou *et al.*, 2016).

5.3 Dispersion du pollen

Tout comme la dispersion des graines, la dispersion du pollen de *D. benthamianus* a été estimée par le logiciel NM π suite à la modélisation de la dispersion. La distance moyenne de dispersion du pollen est estimée à 1458m (IC 95% : 299m - infini). Les données obtenues pour l'échantillonnage de 2009-2010 ont été estimées via la même approche. La valeur de la distance moyenne de dispersion du pollen qui en résulte est de 699 m (IC 95% : 409m-2412m). Cette valeur ne diffère pas significativement de la valeur obtenue pour les données de 2017. De même que pour la capacité de dispersion des graines, il semble donc que la phase d'exploitation de 2011 n'a pas d'impact sur la capacité de dispersion du pollen de *D. benthamianus*.

Avant que l'utilisation des marqueurs génétiques ne s'étende, la dispersion du pollen était étudiée en suivant le pollen et les pollinisateurs à l'aide de marqueurs visuels tels que des colorants. Ces méthodes peuvent sous-estimer les distances de dispersion du pollen car ces observations sont limitées aux échelles spatiales locales. En outre, plus la hauteur des plantes étudiées est importante, plus ces observations sont difficiles à effectuer. Ensuite, les marqueurs microsatellites ont permis d'assigner la paternité de façon précise. Finalement, les méthodes indirectes sont utiles pour étudier le flux de pollen au sein des peuplements d'arbres de forêt tropicale pour lesquels il est difficile de localiser tous les adultes reproducteurs potentiels (Dick *et al.*, 2008).

La distance maximale de dispersion du pollen observée au sein de la parcelle est de 1177m. Cependant, d'après la modélisation de la dispersion du pollen, les pères de 55% des plantules échantillonnées au sein de la parcelle n'auraient pas été inventoriés et sont probablement hors de la parcelle, ce qui implique probablement des distances de dispersion supérieures à 1000m.

De nombreuses études se penchant sur la distance de dispersion du pollen en forêt tropicale ont été réalisées. La plupart de ces études mentionnent des valeurs de distance de dispersion du pollen supérieures à plusieurs centaines de mètres (Dick *et al.*, 2008).

Les paramètres liés à la migration des grains de pollen ont été estimés d'une part, via le logiciel NM π et, d'autre part, via un script R codé par Olivier Hardy. Le logiciel NM π estime que le taux de migration du pollen est de 55% alors que le script R estime que le taux de migration du pollen, attendu d'après le degré d'exhaustivité de l'échantillonnage et le noyau

de dispersion et en supposant que la densité d'adultes autour de la parcelle est constante, se situe entre 30 et 32%. La dispersion du pollen de *D. benthamianus* ne peut donc pas s'expliquer en étant uniquement représentée à l'aide d'une seule famille de fonction en raison des événements de dispersion à longue distance.

Suite à des événements d'exploitation forestière, certaines études considérant des populations d'arbres isolés spatialement ont mis en évidence des événements de dispersion à longue distance. Au Brésil, pour une population impactée de *Dinizia excelsa* (Fabaceae), des distances de pollinisation allant jusqu'à 3,2 km ont été reportées. De plus, pour cette même population, la majorité des pollinisateurs ont été remplacés par l'abeille africaine, *Apis mellifera scutellata*. Suite à la réduction de densité d'arbres reproducteurs, la distance entre ceux-ci a tendance à augmenter. Dès lors, les pollinisateurs sont forcés de parcourir de plus longues distances afin de trouver suffisamment de ressources, tels du nectar et du pollen. Le comportement des pollinisateurs est donc susceptible de changer suite à la réduction de la densité d'arbres (Carneiro *et al.*, 2011). Les pollinisateurs de *D. benthamianus* ne sont pas documentés (Demenou *et al.*, 2016). Cependant, ses fleurs visibles de par leur taille et leur structure, elles aussi, sont susceptibles d'être pollinisées par l'abeille africaine, capable de transporter du pollen sur quelques kilomètres dans les paysages ouverts (Demenou *et al.*, 2016 ; Dick, 2003 ; Dick *et al.*, 2008). Plus le pollinisateur est de grande taille, plus la quantité de pollen qu'il transporte est importante et plus il disperse le pollen sur de grandes distances. Par conséquent, les espèces pollinisées par des pollinisateurs de relativement grande taille reçoivent proportionnellement plus de pollen et le pollen reçu est de meilleure qualité génétique car il provient d'individus plus éloignés, aussi bien génétiquement que spatialement. Les pollinisateurs de grande taille seraient donc des agents de dispersion plus efficaces que les pollinisateurs de petite taille (Kettle *et al.*, 2011). Il semblerait également que certains papillons ainsi que de petits passereaux de la famille des Nectariniidae, appelés Souimangas, puissent se nourrir du nectar de *D. benthamianus* (Olivier Hardy, comm. pers.). Ces différents vecteurs de pollinisation, de relativement grande taille, pourraient être à l'origine des événements de dispersion à longue distance du pollen pour *D. benthamianus*. Dès lors, cette espèce pourrait être moins vulnérable à la fragmentation de l'habitat car la capacité de ses pollinisateurs potentiels à parcourir de longues distances permet de transporter du pollen jusqu'aux congénères restants (Kettle *et al.*, 2011).

5.4 Succès reproducteur et impact de l'exploitation

Les adultes de *Distemonanthus benthamianus* recensés au sein de la parcelle exhaustive présentent une distribution diamétrique en forme de cloche (fig. 19). En effet, au sein des forêts anciennes et peu perturbées, les espèces héliophiles, telle que *D. benthamianus*, présentent généralement une structure de population « en cloche », avec des jeunes individus peu abondants. Une telle structure est le reflet d'un déficit de régénération (Doucet *et al.*, 2007 ; Obiang *et al.*, 2011).

De manière générale, la récolte de bois dans les forêts tropicales dans le cadre d'une exploitation sélective se concentre sur l'abattage des arbres présentant les plus gros diamètres. Afin d'évaluer l'impact de telles pratiques sur les espèces exploitées, il est nécessaire d'estimer si les arbres les plus larges sont les principaux contributeurs à la reproduction (Carneiro *et al.*, 2011).

Au Gabon, la valeur du DME de *D. benthamianus* est aujourd'hui de 70 cm. Les adultes recensés dont le DBH est inférieur à 70cm ont produit 51% des plantules échantillonnées en 2017 (tableau 5). D'après les résultats obtenus dans le cadre de cette étude, ce sont les arbres dont le DBH est compris entre 80 et 90 cm, qui, proportionnellement, produisent le plus de plantules (tableau 4). En outre, le succès reproducteur de *D. benthamianus* semble être plus fortement impacté par le statut de dominance que par le DBH (figure 24). Bien que la valeur du DME soit de 70 cm et que le statut de dominance ne soit pas pris en compte, dans ce cas-ci, l'exploitation ne semble pas avoir d'impact sur la reproduction et la régénération de *D. benthamianus*.

Comprendre comment les traits des espèces sont liés à la distance de dispersion est crucial pour comprendre l'évolution et l'écologie des systèmes de dispersion des plantes. D'après Thomson *et al.* (2011), les espèces végétales dont la hauteur est la plus élevée ont des distances de dispersion moyennes des graines plus importantes que les espèces dont la hauteur est moins élevée. Le parallèle peut être fait avec les individus dominants qui sont les arbres dont la hauteur est plus élevée que celle de leurs congénères. D'une part, la hauteur des plantes est un trait important qui affecte la capacité des espèces à capturer la lumière. D'autre part, les plantes dont la hauteur est plus élevée libèrent leurs graines à une hauteur supérieure, ce qui engendre une augmentation des distances de dispersion pour les espèces qui dispersent leurs graines par le vent, telle que *D. benthamianus* (Thomson *et al.*, 2011).

La relation positive entre la hauteur de l'arbre et la distance moyenne de dispersion des graines, (trouvée par Muller-Landau *et al.* (2008), cités par Thomson *et al.* (2011)) pourrait être le reflet de la pression sélective, exercée sur ces grandes espèces dominant la canopée, qui nécessite d'échapper à la survie réduite associée à la proximité parentale via l'augmentation des distances de dispersion des graines (Thomson *et al.*, 2011).

5.5 Recommandations pour une gestion durable

Dans de nombreuses forêts tropicales non perturbées, le déclin de certaines espèces est observé. Les espèces concernées présentent une distribution diamétrique en forme de cloche, ce qui décrit une accumulation des individus larges associée à une rareté relative des individus plus jeunes (Obiang *et al.*, 2011). Ce type de distribution diamétrique suggère la présence d'un déficit de régénération au sein de l'espèce concernée, telle que *D. benthamianus*. Plusieurs hypothèses tentent d'expliquer ce phénomène. D'une part, l'impact des perturbations naturelles ou la densité-dépendance de la mortalité pourrait être responsable de ce déficit de régénération. D'autre part, la dominance d'espèces héliophiles au sein de la canopée de forêts tropicales matures mais dont le taux de régénération est relativement faible pourrait être la conséquence de perturbations anthropiques anciennes, telles que des cultures sur brûlis (Obiang *et al.*, 2011). Cette hypothèse concorde avec les valeurs obtenues pour les coefficients de consanguinité au sein des différents stades de croissance.

Dans le cadre d'une exploitation durable, il est judicieux de considérer ce déclin de régénération. En effet, si ces espèces sont vouées à disparaître en conditions naturelles, les stratégies liées à leur exploitation devraient être reconsidérées et des mesures assurant leur régénération devraient éventuellement être prises (Obiang *et al.*, 2011).

Idéalement, il faudrait s'assurer que le nombre de plantules produites ne diminue pas plus de 50% suite à l'exploitation. Dans la mesure où les adultes recensés dont le DBH est inférieur à 70cm ont produit 51% des plantules échantillonnées en 2017 (tableau 4) et que les adultes dont le DBH est supérieur à 70cm ne seront pas tous exploités, la production de plantules ne devrait pas diminuer de plus de 50% suite à un événement d'exploitation « classique ». En outre, étant donné que *D. benthamianus* est une espèce héliophile, les trouées d'abattage sont susceptibles de constituer un environnement lumineux favorable à

la survie des plantules de cette espèce (Hall *et al.*, 2003). Dès lors, les événements d'exploitation pourraient compenser la diminution du nombre de plantules produites suite à la réduction du nombre d'arbres reproducteurs en augmentant le taux de survie des plantules établies.

Finalement, la valeur du DME semble correctement ajustée. Il serait éventuellement judicieux de prendre en considération le statut de dominance des arbres dont l'exploitation est prévue, appelés « tiges d'avenir ».

5.6 Perspectives de recherche

D. benthamianus est une espèce héliophile, ce qui signifie que ses plantules ont besoin de lumière afin de s'établir et de croître de façon optimale. En ce qui concerne les espèces héliophiles, il est reconnu qu'une intensité lumineuse accrue favorise la croissance des plantules (Gray et Spies, 1996 ; Lu *et al.*, 2018). Dès lors, les trouées d'abattage fournissent un environnement lumineux favorable à l'établissement de ces plantules (Hall *et al.*, 2003). Par conséquent, afin d'approfondir les connaissances disponibles concernant les effets de l'exploitation au niveau de la régénération de *D. benthamianus*, il serait pertinent de comparer l'établissement des plantules au niveau des trouées d'abattage et sous la canopée. Il serait intéressant de comparer leur densité, leur taille, leur diamètre ainsi que leur taux de survie.

Afin d'élargir l'échelle de l'étude, il serait judicieux que l'échantillonnage des arbres adultes autour de la zone exhaustive soit exhaustif lui aussi. Ainsi, les estimations de la distance moyenne de dispersion des graines et du pollen seraient plus correctes.

5.7 Impacts potentiels d'une exploitation intense et conclusion

L'exploitation forestière sélective entraîne une réduction de la densité d'arbres adultes, ce qui est susceptible d'induire une réduction de la connectivité entre les arbres reproducteurs restants. Dès lors, afin de compenser un éventuel isolement reproductif, les arbres restants devraient fréquemment s'autoféconder. Cependant, comme la majorité des arbres de forêt tropicale (Dick *et al.*, 2008), *D. benthamianus* semble avoir mis au point des stratégies limitant l'autofécondation (tableau 3). En outre, étant donné que seulement 6% d'arbres

reproducteurs potentiels de *D. benthamianus* ont été prélevés en 2011 et que le pollen semble être dispersé sur de relativement longues distances, les distances moyennes de pollinisation efficace compensent la faible réduction de taille de la population et les arbres préservés n'ont pas subi de limitation d'allopollen.

A long terme, l'exploitation est susceptible d'entraîner une diminution du potentiel de régénération. En effet, suite à l'isolement reproductif qu'elle peut provoquer, le taux d'autofécondation risque d'augmenter. La consanguinité qui en résulte peut entraîner une perte de diversité génétique. De même qu'il n'a pas engendré d'augmentation du taux d'autofécondation, l'événement d'exploitation de 2011 n'a pas causé d'augmentation de la consanguinité ni de diminution de la diversité génétique au sein de la population étudiée de *D. benthamianus* (tableau 2).

En fonction de la valeur attribuée au DME d'une espèce, l'exploitation forestière sélective pourrait éliminer la majorité des individus reproducteurs. D'après les résultats obtenus dans le cadre de cette étude (tableau 5), le nombre de plantules produites suite à un événement d'exploitation devrait être suffisant que pour ne pas impacter la régénération de *D. benthamianus*.

D. benthamianus est une espèce héliophile, ce qui suggère que les trouées d'abattage sont susceptibles de favoriser le développement des plantules de cette espèce. A priori, si une graine germe au niveau d'une trouée d'abattage, la plantule qui en résulte devrait présenter un meilleur taux de survie qu'une plantule tombée sous la canopée.

Finalement, l'exploitation pourrait favoriser la régénération de *Distemonanthus benthamianus* et n'aurait pas de conséquence significative sur la reproduction de cet arbre forestier.

6. Bibliographie

AFD (Agence Française de Développement) (2010). Secteur forestier dans les pays du bassin du Congo : 20 ans d'interventions de l'AFD - Rapport final - ANNEXES.

ATIBT (Association Technique Internationale des Bois Tropicaux) (2017). Etude sur le plan pratique d'Aménagement des Forêts Naturelles de Production Tropicales Africaines, Application au cas de l'Afrique Centrale, Volet 1 « Production Forestière ».

Augspurger, C. K., Franson, S. E., & Cushman, K. C. (2017). Wind dispersal is predicted by tree, not diaspore, traits in comparisons of Neotropical species. *Functional Ecology*, 31(4), 808–820.

Austerlitz, F., Dick, C. W., Dutech, C., Klein, E. K., Oddou-Muratorio, S., Smouse, P. E., & Sork, V. L. (2004). Using genetic markers to estimate the pollen dispersal curve. *Molecular Ecology*, 13(4), 937–954.

Bawa, K. S. (1990). Plant-Pollinator Interactions in Tropical Rain Forests. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 21(1), 399–422.

Bullock, J. M., Mallada González, L., Tamme, R., Götzenberger, L., White, S. M., Piñetel, M., & Hooftman, D. A. P. (2017). A synthesis of empirical plant dispersal kernels. *Journal of Ecology*, 105(1), 6–19.

Carneiro, F. S., Lacerda, A. E. B., Lemes, M. R., Gribel, R., Kanashiro, M., Wadt, L. H. O., & Sebbenn, A. M. (2011). Effects of selective logging on the mating system and pollen dispersal of *Hymenaea courbaril* L. (Leguminosae) in the Eastern Brazilian Amazon as revealed by microsatellite analysis. *Forest Ecology and Management*.

CFAD CEB (2014). Bilan de suivi-évaluation des indicateurs de performance.

Chybicki, Igor J. et Jaroslaw Burczyk (2009). Simultaneous estimation of null alleles and inbreeding coefficients. *Journal of Heredity*, 100(1):106-13.

Chybicki IJ. (2017) NMπ—improved reimplement of NM+, a software for estimating gene dispersal and mating patterns. *Mol Ecol Resour.*, 18,159– 168.

CIRAD. (2011). Dynamique des forêts du bassin du Congo.

Dauby G., Zaiss R., Blach-Overgaard A., Catarino L., Damen T., Deblauwe V., Dessin S., Dransfield J., Droissart V., Duarte M.C., Engledow H., Fadeur G., Figueira R., Gereau R.E.,

Hardy O.J., Harris D.J., de Heij J., Janssens S.B., Klomberg Y., Ley A.C., Mackinder B.A., Meerts P., van de Poel J.L., Sonké B., Sosef M.S.M., Stévant T., Stoffelen P., Svenning J.-C., Sepulchre P., van der Burgt X.M., Wieringa J.J., & Couvreur T.L.P. (2016) RAINBIO: A mega-database of tropical African vascular plants distributions. *PhytoKeys*, **74**, 1–18.

Debout GD, Doucet JL, Hardy OJ., 2010. Population history and gene dispersal inferred from spatial genetic structure of a Central African timber tree, *Distemonanthus benthamianus* (Caesalpinioideae). *Heredity*, **106**, 88–99.

Delaide B. (2010). Etude de la dispersion des graines et du pollen d'un arbre des forêts denses africaines à faible régénération : le movingui (*Distemonanthus benthamianus*). Mémoire : Université Libre de Bruxelles. 50 p.

Demenou B. B., Piñeiro R., Hardy O. J., (2016). Origin and history of the Dahomey Gap separating West and Central African rain forests: insights from the phylogeography of the legume tree *Distemonanthus benthamianus*. *Journal of Biogeography*, **43**, 1020-1031.

De Young J. (2016). *Forest Measurements: An Applied Approach*. Open Oregon Pressbooks. 159 p.

Dick, Christopher W., Etchelecu, G., & Austerlitz, F. (2003). Pollen dispersal of Neotropical trees (*Dinizia excelsa* : Fabaceae) by native insects and African honeybees in pristine and fragmented Amazonian rainforest. *Molecular Ecology*, **12**.

Dick, C. W., Hardy, O. J., Jones, F. A., & Petit, R. J. (2008). Spatial Scales of Pollen and Seed-Mediated Gene Flow in Tropical Rain Forest Trees. *Tropical Plant Biology*, **1**(1), 20–33.

Donkpegan, A.S.L., (2017). Histoire évolutive du complexe *Afzelia* Smith (Leguminosae-Caesalpinioideae) en Afrique tropicale. Thèse : Université de Liège/Gembloux Agro-Bio Tech, 178 p, **non publiée**.

Donkpegan, A.S.L., Doucet, J.-L., Dainou, K., Hardy, O.J., (2015). Microsatellite development and flow cytometry in the African tree genus *Afzelia* (Fabaceae, Caesalpinioideae) reveal a polyploid complex. *Applications in Plant Sciences*, **3**, 1400097.

Donkpegan, A.S.L., Hardy, O.J., Lejeune, P., Oumorou, M., Dainou, K., Doucet, J.-L., (2014). Un complexe d'espèces d'*Afzelia* des forêts africaines d'intérêt économique et écologique (synthèse bibliographique). *Biotechnol. Agron. Soc. Environ.* **18** (2), 233-246.

Doucet J-L (2003). L'alliance délicate de la gestion forestière et de la biodiversité dans les forêts du centre du Gabon PhD. Thesis, Faculté universitaire des Sciences agronomiques de Gembloux, 323 pp.

Doucet, J.-L. (2007). Dynamique des peuplements forestiers d'Afrique Centrale. *Formation en Dynamique des peuplements forestiers. Libreville, Gabon*.

Duminil J., Dainou K., Kombi Kaviriri D., Gillet P., Loo J., Doucet J.-L. and Hardy O.H. (2016). Relationships between population density, fine-scale genetic structure, mating system and pollen dispersal in a timber tree from African rainforests. *Heredity*, **116**, 295–303.

Duminil J., Mendene Abessolo D.T., Ndiade Bourobou D., Doucet J.-L., Loo J. and Hardy O.J. (2016b) High selfing rate, limited pollen dispersal and inbreeding depression in the emblematic African rain forest tree *Baillonella toxisperma* – Management implications. *Forest Ecology and Management*, **379**, 20–29.

ESRI France, SIG (2007). Suivi cartographique de l'exploitation forestière : cas des concessions du groupe ALPI CAMEROUN https://www.esrifrance.fr/sig2007/ALPI_Cameroun.htm, consulté le 22/04/2018

Evrard Q. (2015). Ecologie de reproduction du doussié, *Afzelia bipindensis* Harms, en forêt dense humide tropicale gabonaise. Mémoire : Université de Liège/Gembloux Agro-Bio Tech, 22 p.

FAO. (2010). Evaluation des ressources forestières mondiales 2010. Rapport principal.

FAO. (2016). Situation des forêts du monde (résumé). Forêts et agriculture : défis et possibilités concernant l'utilisation des terres.

Fargeot C., Forni E., Nasi R. (2004). Réflexions sur l'aménagement des forêts de production dans le bassin du Congo. Bois et Forêts des Tropiques, 281, pp. 19-34.

FSC. (2018). *FSC Forest Stewardship Standard for the Congo Basin Region*. <https://africa.fsc.org/en-cd/certification/standard-rional-pour-le-bassin-du-congo-01> Accessed 21 July 2018

Gérard, J. et Louppe, D., (2011). *Afzelia bipindensis* Harms. [Internet] Record from PROTA4U. Lemmens, R.H.M.J., Louppe, D. & Oteng-Amoako, A.A. (Editors). PROTA (Plant Resources of Tropical Africa / Ressources végétales de l'Afrique tropicale), Wageningen, Netherlands. <http://www.prota4u.org/search.asp> . Accessed 5 April 2017

Gerber, S.; Latouche-Hallé, C.; Lourmas, M.; Morand-Prieur, M.-E.; Oddou-Muratorio, S.; Schibler, L.; Bandou, E.; Caron, H.; Degen, B.; Frascaria-Lacoste, N.; Kremer, A.; Lefevre, F.; Musch, B. (2004). Flux de gènes par pollen et par graines chez quelques espèces forestières: exemples des chênes, de l'alisier, du cèdre et du frêne. Rendez-vous Techniques – ONF, 16-23.

Gray, A. N., & Spies, T. A. (1996). Gap Size, Within-Gap Position and Canopy Structure Effects on Conifer Seedling Establishment, *84*(5), 635–645.

Hall, Jefferson S., David J. Harris, Vincent Medjibe, et P.Mark S. Ashton. 2003. The effects of selective logging on forest structure and tree species composition in a Central African forest: Implications for management of conservation areas. *Forest Ecology and Management* 183(1-3):249-64.

Hardy, O. J., & Vekemans, X. (2002). SPAGeDi: a versatile computer program to analyse spatial genetic structure at the individual or population levels, *2*, 618–620.

- Hardy, O. J., Maggia, L., Bandou, E., Breyne, P., Caron, H., Chevallier, M. H., Degen, B. (2006). Fine-scale genetic structure and gene dispersal inferences in 10 Neotropical tree species. *Molecular Ecology*, 15(2), 559–571.
- Hartl, Daniel L. et Andrew G. Clark (2007). Principles of Population Genetics. Sinauer. Sunderland, Massachusetts.
- Helms, J. A. (1998). *The dictionary of forestry*. Bethesda, MD: Society of American Foresters.
- Hirsch, B. T., Visser, M. D., Kays, R., & Jansen, P. A. (2012). Quantifying seed dispersal kernels from truncated seed-tracking data. *Methods in Ecology and Evolution*, 3(3), 595–602.
- Hu, J., Herbohn, J., Chazdon, R. L., Baynes, J., Wills, J., Meadows, J., & Soheli, M. S. I. (2018). Recovery of species composition over 46 years in a logged Australian tropical forest following different intensity silvicultural treatments. *Forest Ecology and Management*, 409(August 2017), 660–666.
- Inza, M. V., Aguirre, N. C., Torales, S. L., Pahr, N. M., Fassola, H. E., Fornes, L. F., & Zelener, N. (2018). Genetic variability of *Araucaria angustifolia* in the Argentinean Parana Forest and implications for management and conservation. *Trees*, 32(4), 1135–1146.
- Jones, A. G., & Ardren, W. R. (2003). Methods of parentage analysis in natural populations. *Molecular Ecology*, 12(10), 2511–2523.
- Jordano, P. (2017). What is long-distance dispersal? And a taxonomy of dispersal events. *Journal of Ecology*, 105(1), 75–84.
- Kettle, C. J., Maycock, C. R., Ghazoul, J., Hollingsworth, P. M., Khoo, E., Sukri, R. S. H., & Burslem, D. F. R. P. (2011). Ecological implications of a flower size/number trade-off in tropical forest trees. *PLoS ONE*, 6(2).
- Loiselle, B. A., V. L. Sork, J. Nason and C. Graham, 1995. Spatial genetic structure of a tropical understory shrub, *Psychotria officinalis* (Rubiaceae). *American Journal of Botany* 82: 1420-1425.
- Lu, D., Wang, G. G., Yan, Q., Gao, T., & Zhu, J. (2018). Effects of gap size and within-gap position on seedling growth and biomass allocation: Is the gap partitioning hypothesis applicable to the temperate secondary forest ecosystems in Northeast China ? *Forest Ecology and Management*, 429(April), 351–362.
- Macherey-Nagel. (2014). Genomic DNA from plant. User manual.
- Mensah, S., Houehanou, T.D., Sogbohossou, E.A., Assogbadjo, A.E., Glèlè, R. (2014). Effect of human disturbance and climatic variability on the population structure of *Azadirachta africana* Sm. ex pers. (Fabaceae-Caesalpinioideae) at country broad-scale (Bénin, West Africa). *South African Journal of Botany* 95, 165 – 173
- Meunier, Quentin, Carl Moumougou, et Jean-Louis Doucet. (2015). Les arbres utiles du Gabon. Edité par Q. Meunier, C. Moumougou, et J.-L. Doucet. Gembloux: Presses Agronomiques de Gembloux.

- Monthé, F. K., O. J. Hardy, J. L. Doucet, J. Loo, et J. Duminil. 2017. Extensive seed and pollen dispersal and assortative mating in the rain forest tree *Entandrophragma cylindricum* (Meliaceae) inferred from indirect and direct analyses. *Molecular Ecology* 38(1):42-49.
- Nathan, R., Schurr, F. M., Spiegel, O., Steinitz, O., Trakhtenbrot, A., & Tsoar, A. (2008). Mechanisms of long-distance seed dispersal. *Trends in Ecology and Evolution*.
- Ndiade-Bourobou, D., Hardy, O.J., Favreau, B., Moussavou, H., Nzengue, E., Mignot, A., Bouvet, J.-M. (2010). Long-distance seed and pollen dispersal inferred from spatial genetic structure in the very low-density rainforest tree, *Baillonella toxisperma* Pierre, in Central Africa. *Mol. Ecol.* **19**, 4949–4962.
- Ngatchou Towo, E. (2009). Rapport Public de Certification de Gestion Forestière (Pallisco et Partenaires). *Bureau Veritas de Certification*.
- Obiang L.N., E., Ngomanda, A., Mboma, R., Nzabi, T., Ngoye, A., Picard, N. (2011). Structure des populations des espèces héliophiles au Gabon : cas de l'azobé, 11–16.
- Oddou-Muratorio, S., & Klein, E. K. (2008). Comparing direct vs. indirect estimates of gene flow within a population of a scattered tree species. *Molecular Ecology*, 17(11), 2743–2754.
- Oddou-Muratorio, S., Bontemps, A., Klein, E. K., Chybicki, I., Vendramin, G. G., & Suyama, Y. (2010). Comparison of direct and indirect genetic methods for estimating seed and pollen dispersal in *Fagus sylvatica* and *Fagus crenata*. *Forest Ecology and Management*.
- ONF. (2013). Les forêts du monde. Retrieved July 21, 2018, from http://www.onf.fr/gestion_durable/sommaire/milieu_vivant/patrimoine/forets_monde/
- Owusu, F.W. et Louppe, D., (2012). *Distemonanthus benthamianus* Baill. [Internet] Record from PROTA4U. Lemmens, R.H.M.J., Louppe, D. & Oteng-Amoako, A.A. (Editors). PROTA (Plant Resources of Tropical Africa / Ressources végétales de l'Afrique tropicale), Wageningen, Netherlands. <http://www.prota4u.org/search.asp>. Accessed 21 April 2018
- Pallisco et CIFM. (2018). Historique des entreprises Pallisco et CIFM. Retrieved April 22, 2018, from <http://pallisco-cifm.com/welcome.asp>
- Pallisco et Nature+. (2008). *Résumé des plans d'aménagement et des directives FSC pour les UFA 10-030, 10-031, 10-039, 10-041, 10-042 et 10-044 exploitées par la société PALLISCO et ses partenaires*. Gestion. Mindourou.
- Pallisco et Nature+ (2015). *Résumé des plans d'aménagement et des directives FSC pour les UFA 10-030, 10-031, 10- 039, 10-041, 10-042 et 10-044 exploitées par la société PALLISCO et ses partenaires*. Version 02
- Pallisco & Nature+. (2017). *Résumé du plan d'aménagement et des directives internes pour l'UFA 10 047b de la société PALLISCO*. Gestion. Mindourou.
- Poissonnet, M., & Lescuyer, G. (2005). Aménagement forestier et participation : quelles leçons tirer des forêts communales du Cameroun ? *Vertigo*, 6(2).

Precious Woods (2015). Compagnie Equatoriale des Bois : Résumé public du plan d'aménagement.

Vieira, Maria Lucia Carneiro, Luciane Santini, Augusto Lima Diniz, et Carla de Freitas Munhoz (2016). Microsatellite markers: What they mean and why they are so useful. *Genetics and Molecular Biology* **39**(3):312-28.

Vranckx, G., Mergeay, J., Cox, K., Muys, B., Jacquemyn, H., & Honnay, O. (2014). Tree density and population size affect pollen flow and mating patterns in small fragmented forest stands of pedunculate oak (*Quercus robur* L.). *Forest Ecology and Management*, **328**, 254–261.

Vu, D.-D., Bui, T. T.-X., Nguyen, M.-D., Shah, S. N. M., Vu, D.-G., Zhang, Y., Huang, X.-H. (2018). Genetic diversity and conservation of two threatened dipterocarps (Dipterocarpaceae) in southeast Vietnam. *Journal of Forestry Research*.

White, F. (1986). *La végétation de l'Afrique. Mémoire accompagnant la carte de végétation de l'Afrique. Unesco/AETFAT/UNSO* (Orstom & U.). Paris.

Whitlock, M. C., & McCauley, D. E. (1999). Indirect measures of gene flow and migration: F_{ST} not equal to $1/(4Nm + 1)$. *Heredity*, **82**, 117–25.

7. Annexes

Annexe 1 : Marqueurs microsatellites utilisés pour le génotypage de *Distemonanthus benthamianus* (N=12). Chaque colonne correspond à un marqueur. Les lignes correspondent, dans l'ordre, au nom des différents marqueurs, le fluorochrome utilisé, la séquence correspondant, le nombre d'allèles retrouvés et, pour finir, la taille de chaque allèle retrouvé (B. Delaide, 2010).

LOCUS	dis126	dis140	dis112	dis92	dis127	dis138	dis103	dis125	dis130	dis054	dis069	dis028	dis116
Colorant	FAM	FAM	FAM	FAM	FAM	VIC	VIC	NED	NED	NED	PET	PET	PET
Séquence	3[CT]-T- 3[CA]-A- 3[CT]-T- 2[CA]	9[TG] 2[TA]			13[CA]	4[TA]2[CA]3[CCCA]8[CA] -TA-7[TACA]8[CA]4[TA]	20[TC]	8[TG] 8[AG]		TCTCACTC- 3[TCCC] 7[TC] 8[CA]3[TA]- CATA	ACAA- 11[AC]2[GT]- ATGTAT	12[TC]- AT- 14[AC]	20[CA]
Nb. allèles	2	13	4	4	13	10	20	6	16	7	12	13	16
allele 1	113	134	189	207	241	180	223	148	203	259	165	204	266
allele 2	127	136	191	214	243	182	227	154	205	261	169	206	270
allele 3		137	193	216	245	184	229	156	209	263	171	208	273
allele 4		142	195	218	247	186	231	158	211	265	173	210	275
allele 5		144			249	188	233	160	213	267	175	212	277
allele 6		146			251	190	235	162	215	269	177	214	279
allele 7		148			253	192	237		219	271	179	216	282
allele 8		150			255	194	239		221		181	218	284
allele 9		152			257	196	241		223		183	220	286
allele 10		154			259	198	243		225		185	222	288
allele 11		156			263		245		227		187	225	290
allele 12		158			267		247		229		189	227	294
allele 13		160161			271		253		231			229	296
allele 14							255		233				298
allele 15							257		235				300
allele 16							259		237				304
allele 17							261						
allele 18							265						
allele 19							267						
allele 20							269						

Annexe 2 : Préparation des mix A, B et C pour la PCR (*D. benthamianus*)

Mix A-bis	[i]	Vol (µL)
dis054_F_NED*	10	4
dis054_R	10	4
dis092_F_FAM*	10	4
dis092_R	10	4
dis125_F_NED*	10	4
dis125_R	10	4
dis127_F_FAM*	10	4
dis127_R	10	4
dis138_F_VIC*	10	4
dis138_R	10	4
		40
	+ H2O	20
	VolTot	60

Mix B-bis	[i]	Vol (μL)
dis112_F_FAM*	10	4
dis112_R	10	4
dis130_F_NED*	10	4
dis130_R	10	4
		16
	+ H2O	44
	VolTot	60

Mix C-bis	[i]	Vol (μL)
dis028_F_PET*	10	4
dis028_R	10	4
dis069_F_PET*	10	4
dis069_R	10	4
dis103_F_VIC*	10	4
dis103_R	10	4
dis116_F_PET*	10	4
dis116_R	10	4
dis140_F_FAM*	10	4
dis140_R	10	4
		40
	+ H2O	20
	VolTot	60

Annexe 3 : Programme PCR (*D. benthamianus*)

	° C	Time	
<i>Premelt</i>	95	15 min	
<i>Denature</i>	94	30 sec	29x
<i>Annealing</i>	62-0,3/cycle	90 sec	
<i>Extension</i>	72	30 sec	
<i>Denature</i>	94	30 sec	10x
<i>Annealing</i>	53	90 sec	
<i>Extension</i>	72	30 sec	
<i>Final Extension</i>	72	10 min	

Annexe 4 : Préparation des mix 1 et mix 2 pour la PCR (*A. bipindensis*)

PCR MIX-1	Per sample	Master-Mix	Nr loci
		50	4
H2O	5.15	220	
Type_It	7.5	375	
10x Primer Mix [1.5]			
Primer F (10μM)	0.1	5	20
Primer R (10μM)	0.15	7.5	30
Primer Q1 (10μM)	0.15	7.5	
Primer Q2 (10μM)	0.15	7.5	
Primer Q3 (10μM)	0	0	
Primer Q4 (10μM)	0.15	7.5	
DNA	1.5		
Volume Total	15		
Master mix per well	13.35	13.35	

Mix1	Size
R9-48_Q4	150-171
R9-19_Q2	109-118
R9-61_Q2	196-234
R9-65_Q1	207-214

PCR MIX-2	Per sample	Master-Mix	Nr loci
		50	7
H2O	5.15	182.5	
Type_It	7.5	375	
10x Primer Mix [1.5]			
Primer F (10μM)	0.1	5	35
Primer R (10μM)	0.15	7.5	52.5
Primer Q1 (10μM)	0.15	7.5	
Primer Q2 (10μM)	0.15	7.5	
Primer Q3 (10μM)	0.15	7.5	
Primer Q4 (10μM)	0.15	7.5	
DNA	1.5		
Volume Total	15		
Master mix per well	13.5	13.5	

Mix2	Size
R9-01_Q1	84-120
R9-73_Q1	225-230
R9-07_Q4	107-118
R9-51_Q2	154-172
R9-54_Q4	184-211
R9-60_Q2	185-228
R9-53_Q3	182-225

Annexe 5 : Programmes PCR pour *A. bipindensis* (le programme 1 est celui utilisé pour le mix1 et le programme 2 est utilisé pour le mix2).

PCR PROGRAMME 01			
PCR MIX-1	° C	Temps	
Premelt	95	5 min	
Denature	95	30 sec	20x
Annealing	57	90 sec	
Extension	72	30 sec	
Denature	94	30 sec	8x
Annealing	53	45sec	
Extension	72	45sec	
Final Extension	60	30min	

PCR PROGRAMME 02			
PCR MIX-2	° C	Temps	
Premelt	95	5 min	
Denature	95	30 sec	22x
Annealing	57	90 sec	
Extension	72	30 sec	
Denature	94	30 sec	8x
Annealing	53	45 sec	
Extension	72	45 sec	
Final Extension	60	30 min	

Annexe 6 : Paramètres calculés par le logiciel INEst sur l'ensemble de la population, à partir des données obtenus suite à l'échantillonnage de 2009-2010, par locus. (Le coefficient de consanguinité corrigé pour l'ensemble de la population vaut $F_{is} = 0,0125 \pm 0$. Le coefficient de consanguinité corrigé pour l'ensemble des adultes dont les individus exploités ont été retirés vaut $F_{is} = 0,0021 \pm 0$. Pour l'ensemble des plantules échantillonnées en 2009-2010, il vaut $F_{is} = 0 \pm 0$. Pour l'ensemble des graines échantillonnées, la même valeur est obtenue ($F_{is} = 0 \pm 0$)).

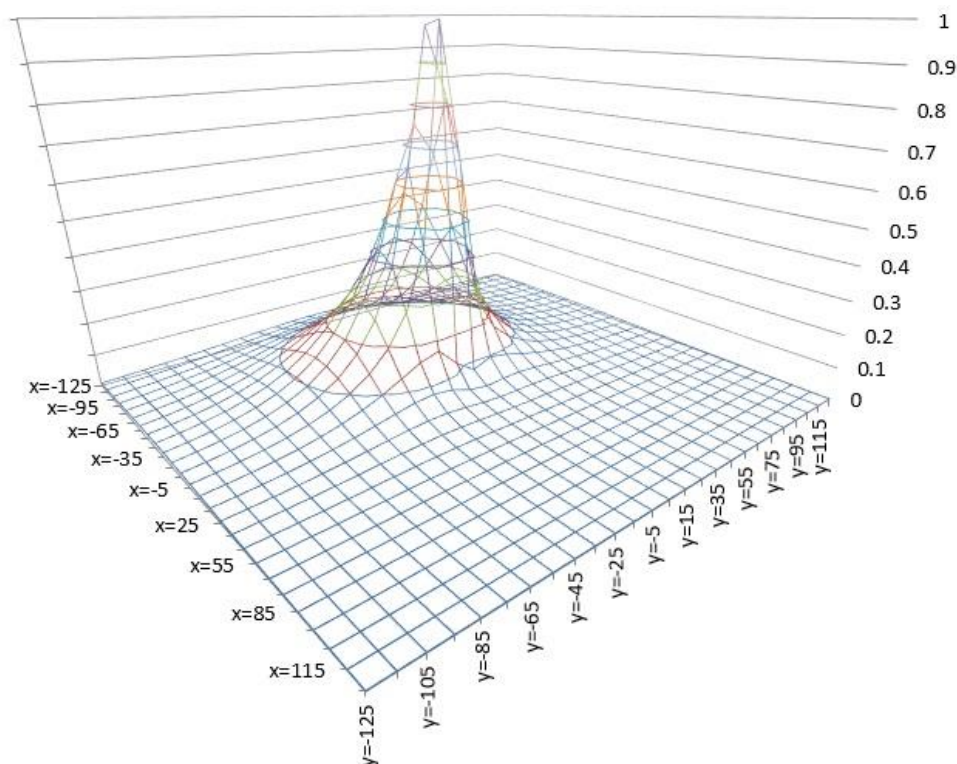
Locus	A	H0	He	Fis	A0	SE
dis125	8	0.051	0.066	0.235	0.0683	0.0143
dis069	10	0.076	0.086	0.113	0.0554	0.026
dis138	9	0.68	0.714	0.047	0.0274	0.0095
dis092	5	0.623	0.635	0.019	0.006	0.0113
dis028	13	0.734	0.793	0.075	0.0315	0.0117
dis103	19	0.773	0.819	0.056	0.0187	0.0098
dis127	11	0.442	0.488	0.094	0.0475	0.0135
dis054	7	0.288	0.34	0.153	0.0786	0.0174
dis140	10	0.542	0.601	0.097	0.0313	0.0129
dis112	4	0.606	0.601	-0.008	0	0
dis130	16	0.297	0.687	0.568	0.3812	0.012
dis116	18	0.677	0.78	0.132	0.0583	0.012
Moyenne	/	0.482	0.551	0.132	/	

Annexe 7 : Paramètres de dispersion des graines et du pollen de *D. benthamianus*, estimés par NM π , à partir des données obtenues suite à l'échantillonnage de 2009-2010 et 2017.

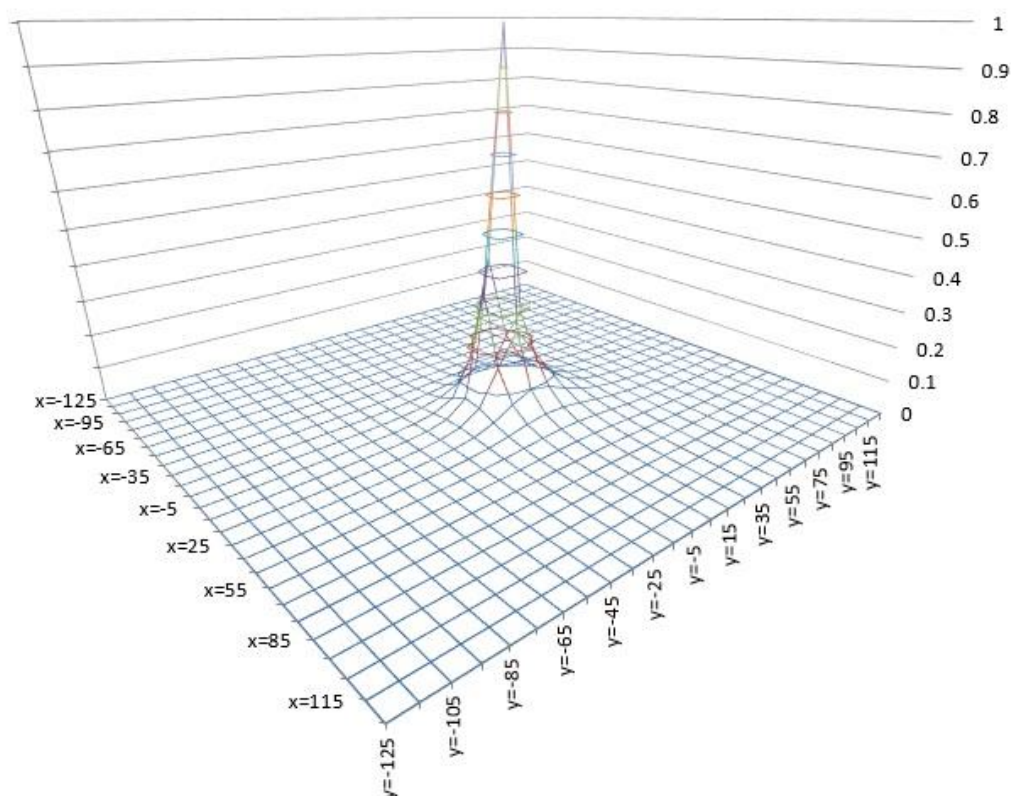
Paramètres	2009-2010		2017	
	Estimation	SE	Estimation	SE
ms	0.29735	0.03722	0.1676	0.03549
s	0.06545	0.01308	0.00432	0.00543
mp	0.51813	0.03658	0.55425	0.05805
ds	0.01418	0.00149	0.01797	0.0047
dp	0.00143	0.00049	0.00069	0.00113
bs	0.96011	0.15484	0.2537	0.08755
bp	0.40472	0.11844	0.20788	0.16097
ks	1.5652	0.23593	0.94592	0.15633
kp	0.14573	0.14496	/	/
as	0.71645	0.01813	0.70152	0.02406
ap	0.20941	0.16719	0.61717	/
g1	0.07606	0.19757	0.27286	0.13201
b1	0.03375	0.10973	0.11352	0.17325
g2	1.01936	0.28106	0.39926	0.15506
b2	0.62583	0.15148	0.56275	0.22929

Annexe 8 : Distances de dispersion des graines et du pollen et paramètres de forme du noyau de dispersion estimés pour *D benthamianus* par NM π , à partir des données obtenues suite à l'échantillonnage de 2009-2010 et 2017.

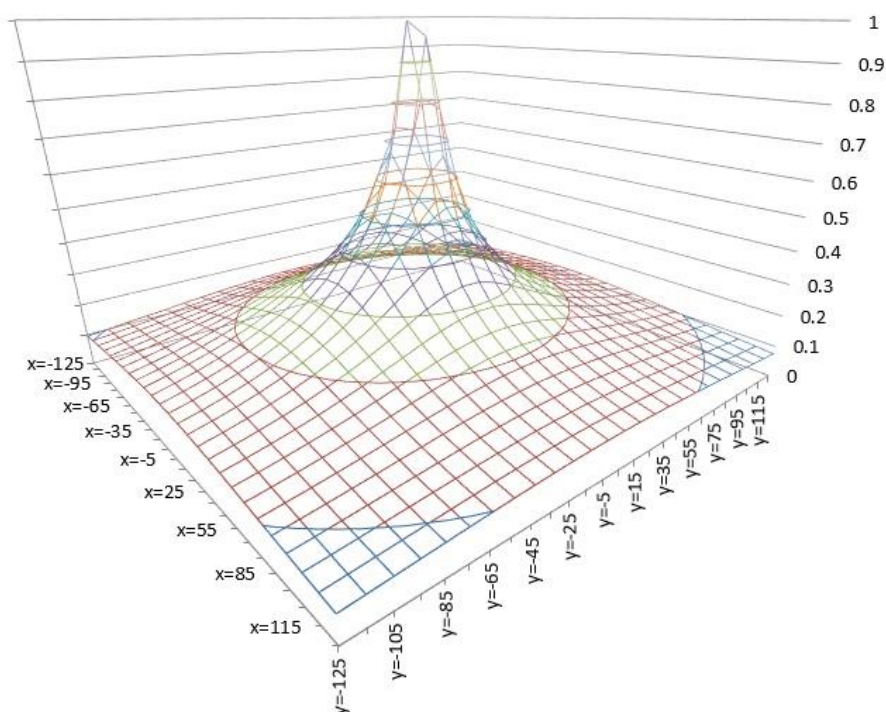
Paramètres	2009-2010			2017		
	Estimation	Q[2.5%]	Q[97.5%]	Estimation	Q[2.5%]	Q[97.5%]
ds	70.506	56.331	94.214	55.636	36.286	119.201
bs	0.96011	0.58109	1.33913	0.2537	0.0394	0.468
dp	698.932	408.67	2412.263	1457.571	298.859	Infinity
bp	0.40472	0.1148	0.69464	0.20788	-0.18613	0.60189



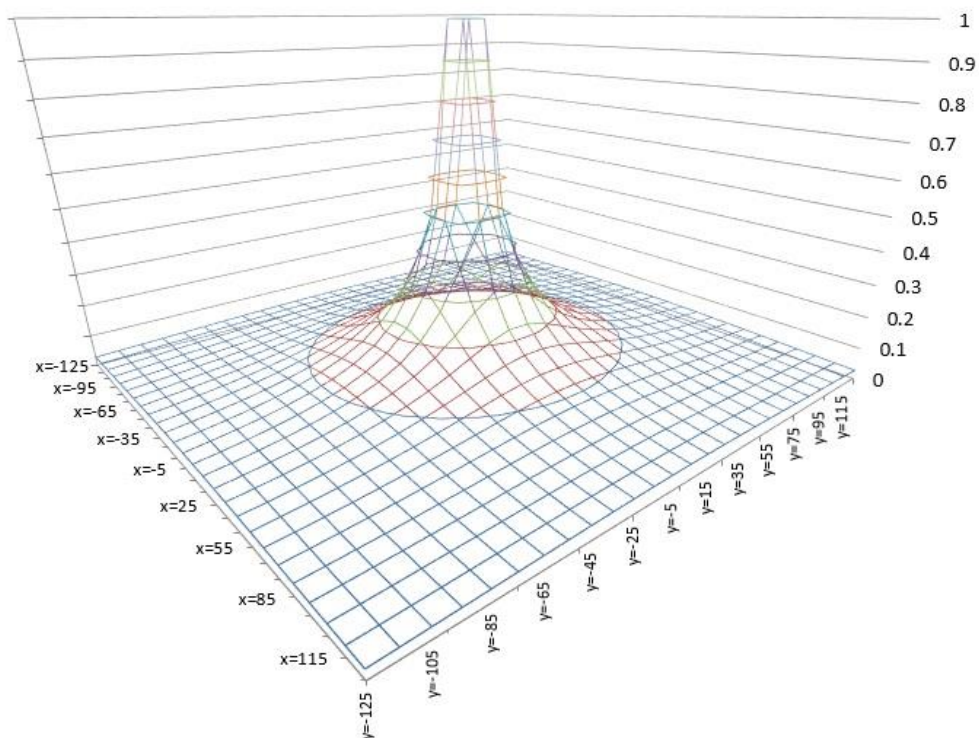
Annexe 9 : Distribution de la probabilité de dispersion des graines de *Distemonanthus benthamianus* à partir de l'échantillonnage de 2009-2010. Les axes X et Y représentent l'étendue de la dispersion du pollen, en mètres. L'axe Z décrit la probabilité de ces événements de dispersion



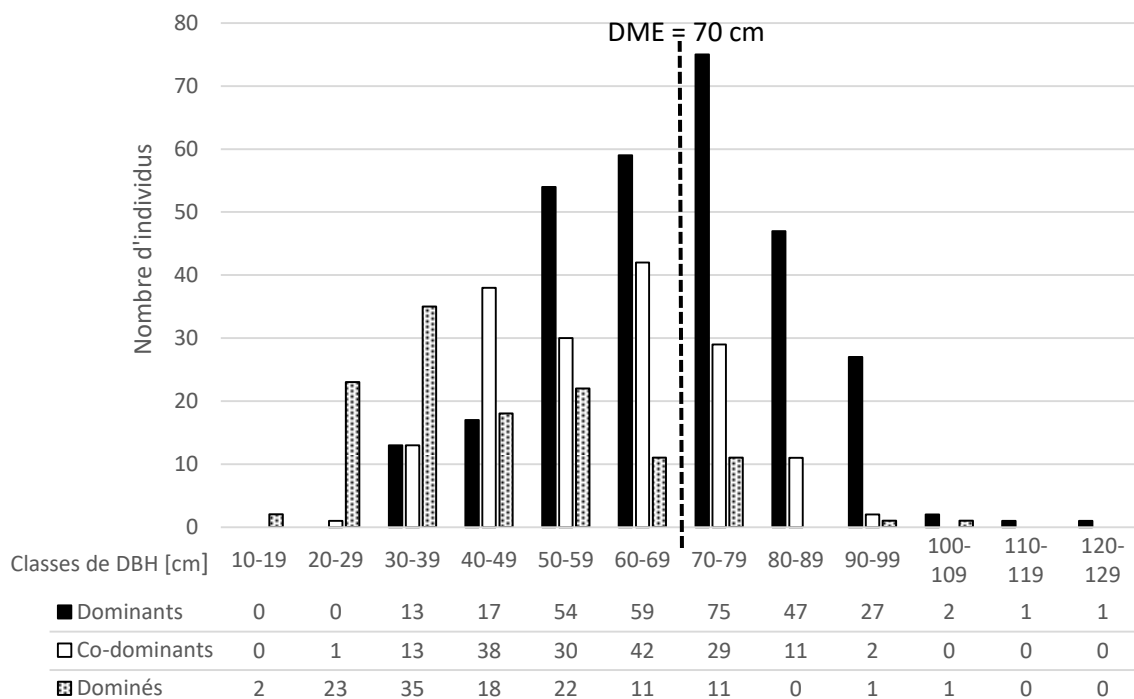
Annexe 10 : Distribution des probabilités de dispersion des graines de *Distemonanthus benthamianus* à partir de l'échantillonnage de 2017. Les axes X et Y représentent l'étendue de la dispersion du pollen, en mètres. L'axe Z décrit la probabilité de ces événements de dispersion.



Annexe 11 : Illustration de la dispersion du pollen avant exploitation. Les axes X et Y représentent l'étendue de la dispersion du pollen, en mètres. L'axe Z décrit la probabilité de ces événements de dispersion.



Annexe 12 : Distribution des probabilités de dispersion du pollen à partir de l'échantillonnage de 2017. Les axes X et Y représentent l'étendue de la dispersion du pollen, en mètres. L'axe Z décrit la probabilité de ces événements de dispersion.



Annexe 13 : Répartition du nombre d'adultes recensés en fonction du DBH (Diamètre à Hauteur de Poitrine ; cm) et classés par statut de dominance au sein de la canopée (dominants, co-dominants et dominés).