



Phytoécologie et résilience du limba (*Terminalia superba* Engl. & Diels) et du tola (*Prioria balsamifera* (Vermoesen) Breteler) dans la Réserve de Biosphère de Luki (Kongo-Central, RDC) : synthèse bibliographique

Polycarpe-Bienvenüe Bazola Mansiantima^{1*}, Michel Mbumba Bandi¹, Alphonse Mabanga Mabanga², Isaac Diansambu Makanua², Papy-Claude Bolaluembe Boliale¹, Michel Opelele¹, Bonaventure Lele Niamy¹, Bhely Angoboy Ilondea¹

⁽¹⁾Université de Kinshasa. Faculté des Sciences Agronomiques et Environnement. Mention Gestion des Ressources Naturelles. BP 117 Kinshasa XI (RDC). E-mail : ba69pb0917@gmail.com

⁽²⁾Université Kasa-Vubu. Faculté des Sciences Agronomiques. Mention Gestion des Ressources Naturelles. BP 314 Boma (RDC)

⁽³⁾Université Pédagogique Nationale. Ecole de Télécommunication et Télédétection Spatiale. Département des Eux et Forêts. BP 8815 Kinshasa (RDC)

Reçu le 13 juillet 2026, accepté le 08 septembre 2026, publié en ligne le 29 septembre 2026

DOI : <https://dx.doi.org/10.4314/rafea.v9i3.48>

RESUME

Introduction. La Réserve de Biosphère de Luki, dans le massif du Mayombe (RDC) dans la Province du Kongo Central, abrite un écosystème d'une grande richesse biologique. *Terminalia superba* (limba) et *Prioria balsamifera* (tola) y jouent un rôle majeur pour la biodiversité et le stockage du carbone. Face aux pressions anthropiques et climatiques, cette synthèse examine leur phytoécologie et leurs mécanismes de résilience pour orienter la gestion durable de ces forêts.

Littérature. L'analyse révèle une forte complémentarité écologique entre les deux essences. Le limba est une espèce pionnière héliophile à croissance rapide, efficace pour la recolonisation des milieux perturbés par dispersion anémochore. À l'inverse, le tola est une espèce sciaphile à croissance lente, caractéristique des forêts matures dont elle assure la stabilité structurelle. La distribution, la phénologie et la régénération de ces populations restent fortement influencées par les facteurs climatiques, édaphiques et topographiques.

Conclusion. La résilience du massif de Luki repose sur l'équilibre entre la restauration rapide post-perturbation portée par le limba et la stabilité à long terme maintenue par le tola. Sauvegarder ce binôme est indispensable pour pérenniser les services écosystémiques du Mayombe. Un suivi écologique strict, des programmes de restauration ciblés et l'implication active des communautés locales sont indispensables.

Mots-clés : Phytoécologie, résilience, *Terminalia superba*, *Prioria balsamifera*, Réserve de Biosphère de Luki/RDC.

ABSTRACT

Phytoecology and resilience of limba (*Terminalia superba* Engl. & Diels) and tola (*Prioria balsamifera* (Vermoesen) Breteler) in the Luki Biosphere Reserve (Kongo-Central, DRC) : A review

Introduction. The Luki Biosphere Reserve, located in the Mayombe forest massif (DRC) in Kongo Central area, hosts a biologically rich ecosystem. *Terminalia superba* (limba) and *Prioria balsamifera* (tola) play a major role in biodiversity conservation and carbon storage. Faced with anthropogenic and climate pressures, this review examines their phytoecology and resilience mechanisms to guide the sustainable management of these forests.

Literature. The analysis reveals a strong ecological complementarity between both species. limba is an heliophilous pioneer species with rapid growth, highly effective for the recolonization of disturbed environments through wind dispersal (anemochory). Conversely, tola is a shade-tolerant (sciaphilous), slow-growing species characteristic of mature forests, where it ensures structural stability. The distribution, phenology, and regeneration of these populations remain heavily influenced by climatic, edaphic, and topographic factors.

Conclusion. The resilience of the Luki massif relies on the balance between rapid post-disturbance restoration driven by limba and long-term stability maintained by tola. Safeguarding this species pair is essential to sustain the ecosystem services of the Mayombe forest. Strict ecological monitoring, targeted restoration programs, and the active involvement of local communities are indispensable.

Keywords : Phytoecology, resilience, *Terminalia superba*, *Prioria balsamifera*, Luki Biospher Reserve/DRC.

1. INTRODUCTION

La phytoécologie ou écologie végétale étudie les relations réciproques entre les communautés végétales et les facteurs de leur environnement, qu'ils soient climatiques, édaphiques, topographiques ou biologiques (Lebrun, 1947; Whittaker, 1975). À l'échelle locale, elle permet de caractériser les niches écologiques des espèces et de comprendre comment ces gradients d'environnement (humidité, minéraux, lumière...) affectent la distribution spatiale et la composition des espèces végétales qui composent les formations forestières (Gauch, 1982 ; Keddy, 1992). L'approche phytoécologique est particulièrement essentielle dans le contexte des écosystèmes forestiers tropicaux sous forte pression; elle permet la détermination des seuils de tolérance des espèces commerciales ainsi que l'identification de l'état de conservation des forêts (Lubini, 1997).

La résilience écologique, formalisée par Holling (1973), désigne la capacité d'un écosystème ou d'une communauté végétale à absorber diverses perturbations (qu'elles soient anthropiques, telles que l'exploitation forestière ou l'agriculture sur brûlis, ou naturelles, telles que le Chablis, les tempêtes, la sécheresse, etc.) et à se réorganiser tout en maintenant ses fonctions essentielles, sa structure et ses processus dynamiques. Pour les espèces d'arbres forestiers, ce concept se traduit par la présence de certains traits fonctionnels, tels que leurs systèmes reproducteurs, leurs types de dispersion des graines, leurs exigences lumineuses, leur croissance en diamètre, etc. (Walker *et al.*, 2004 ; Diaz *et al.*, 2006).

La Réserve de Biosphère de Luki (RBL), située au sein du massif montagneux du Mayombe dans la Province du Kongo Central, est l'un des rares vestiges de la forêt dense humide guinéo-congolaise en République Démocratique du Congo. Elle est riche en diversité florale et écologique, particulièrement en espèces de grande valeur écologique et économique telles que *Terminalia superba* Engl. & Diels (limba) et *Prioria balsamifera* (Vermoesen) Breteler (tola). Ces deux espèces jouent un rôle essentiel dans la structure et le fonctionnement des écosystèmes forestiers de Luki, et contribuent à la conservation de la biodiversité, au stockage du carbone et à l'approvisionnement en ressources ligneuses et non ligneuses des populations vivant autour de la réserve de Luki (De Ridder *et al.*, 2010 ; UNESCO, 2025).

Face à l'augmentation de la pression exercée par des activités telles que l'exploitation forestière, la

fragmentation des habitats naturels et le changement climatique, il est nécessaire d'avoir une connaissance approfondie de la phytoécologie et de la résilience de ces deux espèces. L'étude de leur relation avec les facteurs écologiques et de leur dynamique, leur capacité de régénération permet de comprendre comment elles réagissent face aux perturbations (De Ridder *et al.*, 2010). La présente synthèse présente les résultats obtenus sur les connaissances que nous avons aujourd'hui sur la phytoécologie et la résilience de *Terminalia superba* et de *Prioria balsamifera* dans la Réserve de Biosphère de Luki afin de contribuer à la gestion durable et à la conservation des écosystèmes de la forêt du Mayombe (De Ridder *et al.*, 2010; Lubalega *et al.*, 2022; BBidjo *et al.*, 2024).

Cet article fournit un aperçu global des connaissances sur la phytoécologie et la résilience de ces deux espèces aux stades secondaire et mature de l'écosystème forestier du Mayombe afin de: (i) décrire et comparer les caractéristiques phytoécologiques, la structure des populations et les modes de régénération naturelle de *Terminalia superba* et de *Prioria balsamifera* dans la Réserve de Biosphère de Luki; (ii) analyser l'effet des facteurs écologiques et des perturbations d'origine naturelle ou anthropique sur la dynamique, les stratégies adaptatives, la résilience et l'écologie des deux espèces; (iii) évaluer le rôle joué par *Terminalia superba* et *Prioria balsamifera* dans le maintien des fonctions écologiques des forêts du Mayombe en vue de proposer des mesures de gestion durable, la mise en place d'une stratégie de conservation des ressources naturelles dans une perspective de recherche.

La recherche a été bibliographique, et réalisée à l'aide des bases de données et des moteurs de recherche Google Scholar ainsi que des ressources disponibles dans la bibliothèque INERA-LUKI. Elle nous a permis de consulter plusieurs articles et livres pertinents. Les critères ont été basés sur le nombre de citations des articles, la reconnaissance des auteurs, la rigueur de la méthodologie employée et la pertinence des résultats présentés.

2. PHYTOECOLOGIE ET RESILIENCE DE *TERMINALIA SUPERBA* ET DE *PRIORIA BALSAMIFERA*

2.1. Description botanique et considérations taxonomiques des espèces

***Terminalia superba* Engl. & Diels**

Terminalia superba est un arbre géant, caractérisé par un tronc droit et cylindrique avec des contreforts minces, bien développés et feuillés à la base, qui s'étend souvent sur plusieurs mètres (Aubreville, 1959). L'architecture est typiquement celle d'une ramification en plateau (tabulaire) chez les spécimens adultes. Les feuilles sont simples, entières, obovales, brusquement acuminées à l'extrémité, et longuement atténuées à la base en un pétiole avec deux glandes à l'extrémité. Elles sont disposées en fausses rosettes ou verticilles au bout des rameaux. Les feuilles sont caduques, de sorte que l'arbre est complètement défolié pendant la période sèche. L'écorce est grise, fissurée longitudinalement, s'exfoliant en bandes fibreuses rectangulaires. L'inflorescence est constituée d'épis axillaires allongés, situés à l'aisselle des feuilles terminales. Les fleurs sont petites, verdâtres, sessiles et régulières (Aubréville, 1959). Le réceptacle a une partie tubulaire inférieure fusionnée à l'ovaire et une partie supérieure en forme de coupe portant cinq lobes calicinaux (sépalés) valvaires et tomenteux. La corolle est absente. Les dix étamines sont insérées en deux rangées et dépassent largement le calice. L'ovaire est infère et monocarpellatologue. Le fruit est une samare (gousse modifiée), oblongue transversalement, avec deux ailes latérales membraneuses contiguës et symétriques, adaptées à l'anémochorie (dispersion par le vent). La graine est unique, allongée et sans endosperme (Aubréville, 1959 ; Keay, 1989).

***Prioria balsamifera* (Vermoesen) Bretteler**

Prioria balsamifera est un grand arbre à feuilles composées paripennées alternes avec généralement deux à quatre paires alternes à subopposées, à folioles courtement pétiolulées, entières, elliptiques à oblongues, asymétriques à la base et acuminées à l'apex, et de texture coriace (Bbidjo et al., 2024). L'écorce externe est gris-vert et l'écorce interne, fibreuse, donne abondamment une résine liquide transparente et parfumée ou baume lorsqu'elle est incisée. L'inflorescence est une panicule terminale ou axillaire de racèmes denses. Les fleurs sont petites, hermaphrodites et régulières. Le calice est campanulé, avec cinq lobes imbriqués. La corolle est absente ou réduite à des pétales rudimentaires. Dix étamines à filaments libres et glabres. L'ovaire est stipité, uniloculaire et contient un seul ovule (Meunier et al., 2015, pp. 134–135). Le fruit est une gousse monosperme, oblongo-obovale, aplatie, fortement ligneuse, déhiscente à maturité. La graine est grande, aplatie, non aréolée, sans endosperme, et occupe presque toute la cavité de la gousse (Vermoesen, 1923 ; Bretteler, 1999).

2.2. Distribution géographique de *Terminalia superba* et *Prioria balsamifera*

Aire de répartition

***Terminalia superba* Engl. & Diels**

Terminalia superba Engl. & Diels est réparti de la Guinée-Bissau à la République Démocratique du Congo jusqu'à l'enclave angolaise du Cabinda ((Lemmens et al., 2012).. La distribution de cette espèce se situe essentiellement au sein du centre régional d'endémisme guinéo-congolais défini par White (1983). Cette espèce pionnière héliophile est une espèce très résiliente particulièrement associée à la forêt secondaire semi-décidue et aux formations forestières perturbées en régénération. Elle est largement favorisée par les ouvertures anthropiques passées et présentes de la canopée dans la RBL et montre une dominance très importante dans la strate arborée (Pendje, 1993; Lubini, 1997). Le climat est principalement de type Am et Aw avec une pluviométrie moyenne annuelle de $1\,450 \pm 350$ mm sur son aire de distribution en Afrique (Kottek et al., 2006). Au niveau de la RBL, cette espèce s'adapte à un climat de type Aw4 caractérisé par une saison sèche de quatre à cinq mois avec une pluviométrie moyenne de 1150 ± 20 mm (Pendje et Baya, 1992; Couralet et al., 2010).

***Prioria balsamifera* (Vermoesen) Bretteler**

Prioria balsamifera se trouve de l'est du Nigeria et du Cameroun à la République Démocratique du Congo et au nord de l'Angola (Cabinda) en passant par le Gabon et la République du Congo. L'aire de distribution de cette espèce est limitée uniquement au centre régional d'endémisme guinéo-congolais (White, 1983). Contrairement au *Terminalia superba*, *Prioria balsamifera* montre un tempérament sciaphile à semi-sciaphile et requiert un microclimat ombragé et stable dans le sous-bois pour sa régénération naturelle en forêt dense humide semi-décidue et sempervirente terra firme et est préférée sur les pentes et les crêtes (Evrard, 1968 ; Bretteler, 1999). Dans la RBL, elle caractérise des peuplements forestiers matures ou une vieille parcelle en maturité et est très sensible à la fragmentation de l'écosystème et à la dégradation du couvert forestier par la déforestation (Donis, 1948; Toirambe, 2002). Le climat est principalement de type Af et Am avec une pluviométrie annuelle de 1750 ± 250 mm en moyenne sur son aire de distribution à l'échelle globale (Kottek et al., 2006). Bien que la pluviométrie annuelle moyenne soit plus faible à Luki (1150 mm), elle supporte des populations en raison de la résilience thermo-hydrigue par la couverture permanente des blocs protégés dans la RBL (Lubini, 1997 ; Trefon, 2007).

Habitat

Dans l'espace continental et régional, *Terminalia superba* et *Prioria balsamifera* sont distribués en sympatrie dans les massifs forestiers guinéo-congolais. Cependant, ils ont des habitats très contrastés à l'échelle locale avec une spécialisation de la niche écologique pour ces deux espèces (Bbidjo *et al.*, 2026). Dans le centre d'endémisme guinéo-congolais et dans la LBR plus particulièrement, l'espèce *Terminalia superba* est majoritairement distribuée dans les habitats perturbés, les zones écotonales et les forêts secondaires semi-décidues dues aux perturbations humaines passées ou naturelles (Lebrun et Gilbert, 1954; Pendje, 1993). Cette espèce pionnière héliophile a son habitat dans la matrice forestière ouverte et se développe bien avec un niveau de lumière élevé dans la strate supérieure (Taylor, 1960). En revanche, l'habitat du *Prioria balsamifera* est restreint aux forêts matures, ombragées et non perturbées qui représentent des habitats primaires ou secondaires anciens de forêts denses et humides (Donis, 1948; Toirambe, 2002). Ces deux espèces ont ainsi une distribution parapatricienne ou en mosaïque à l'échelle locale corrélée au gradient de maturité et d'ouverture du couvert forestier dans la réserve (Lubini, 1997; Couralet *et al.*, 2010).

La distribution et l'habitat de ces deux espèces sont également structurés par des facteurs topographiques et édaphiques. *Prioria balsamifera* préfère strictement les sites de terra firme profonds et bien drainés et se développe principalement dans les collines et les crêtes (Evrard, 1968; Kimbansa, 2008). Elle dépend pour sa régénération d'un microclimat dans le sous-bois relativement frais et humide; cela implique que son habitat dans la réserve ne peut tolérer une forte exposition au vent et au rayonnement solaire (Brettel, 1999; Trefon, 2007). *Terminalia superba* est une espèce avec une plasticité édaphique plus large, colonise les plateaux et les pentes, les zones de transition colluviales, tant qu'elle reçoit suffisamment de lumière (Aubréville, 1959). Sa capacité de survie sur des sols compactés ou dégradés par l'agriculture sur brûlis atteste sa capacité de résilience à la dégradation des sites (Lubini, 1997).

Ainsi, les deux espèces coexistent dans la RBL montrant une complémentarité dans les traits de réponse fonctionnelle aux perturbations. Alors que l'habitat du *Prioria balsamifera* se contracte en raison des pressions humaines dans la RBL, celui de *Terminalia superba* s'étend dans les mêmes zones pour modifier la structure forestière au Kongo-Central (Pendje, 1993 ; Toirambe, 2002). Ces dynamiques spatiales montrent que la stabilité structurelle des peuplements matures dans la forêt de Luki est maintenue grâce à l'existence d'un

habitat ombragé pour *Prioria balsamifera*, la persistance et la reconstitution du tissu périphérique de la forêt étant assurées par la colonisation et l'invasion par *Terminalia superba* (Lubini, 1997 ; Couralet *et al.*, 2010).

Phylogéographie

Bien que *Terminalia superba* et *Prioria balsamifera* occupent des clades taxonomiques différents parmi les angiospermes, les deux espèces ont fait l'objet d'études phylogéographiques approfondies visant à clarifier le rôle joué par les oscillations climatiques quaternaires sur la flore du bassin du Congo. Chez *Prioria balsamifera*, la récente attribution de l'espèce à un genre monospécifique, *Prioria* (Brettel, 1999), révèle une affinité très étroite avec des espèces néotropicales, impliquant ainsi une divergence intercontinentale à une époque ancienne. Pour *Terminalia superba*, en revanche, un complexe d'espèces africaines héliophiles est identifié dans lequel la plupart des événements de diversification et d'expansion sont étroitement liés aux pulsations de régression de la forêt dense sur des formations secondaires (Demenou *et al.*, 2016; Smith *et al.*, 2019).

Une structuration génétique spatiale de très haute signification a été mise en évidence chez *Terminalia superba* sur une large aire d'étude couvrant l'Afrique de l'Ouest et Centrale (Demenou *et al.*, 2018). L'analyse de la diversité génétique basée sur des marqueurs microsatellites SSR et des polymorphismes nucléaires identifie l'existence de trois pools génétiques (souvent regroupés en deux grands pools Ouest/Central). La structure génétique est cohérente avec une barrière majeure au flux génique correspondant au Dahomey Gap, ainsi qu'avec une différenciation nette entre les populations d'Afrique Centrale (Cameroun, Gabon, RDC) et d'Afrique de l'Ouest (Demenou *et al.*, 2016), soulignant la survie de l'espèce dans des refuges forestiers isolés pendant les maxima glaciaires.

La diversité génétique intraspécifique et l'histoire démographique ont été clarifiées par l'utilisation de marqueurs chloroplastiques et nucléaires à haut débit (Bourland *et al.*, 2012; Demenou *et al.*, 2018). Cette méthodologie permet de dater la divergence des pools génétiques ainsi que les dynamiques passées des populations. Chez *Terminalia superba*, la divergence entre les principaux pools génétiques est estimée s'être produite au Pléistocène moyen à supérieur, l'occurrence de phases arides ayant entraîné la fragmentation du bloc forestier guinéo-congolais. Chez le *Prioria balsamifera*, les analyses utilisant des marqueurs SSR et des séquences montrent également une différenciation nette entre l'Afrique Centrale et l'Afrique de l'Ouest, mais avec une diversité intrapopulationnelle plus faible dans

les zones marginales, comme le Mayombe (RBL), suggérant des goulots d'étranglement démographiques passés (Toirambe, 2002; Duminil *et al.*, 2020). Les deux auteurs avancent deux hypothèses possibles pour expliquer les variations de résolution entre les marqueurs au sein de ces espèces ligneuses: (i) un taux de mutation plus rapide des SSR, qui aurait conduit à l'accumulation plus aisée de nouveaux allèles et de signatures de recolonisation récente (Holocène) dans la réserve de biosphère de Luki ; (ii) un polymorphisme plus élevé des microsatellites, qui permettrait l'observation d'une différenciation fine et de barrières anthropiques récentes (fragmentation du paysage au Kongo Central), tandis que les gènes nucléaires ou chloroplastiques reflètent le flux génique et les refuges à une échelle plus grande dans le temps et l'espace.

Hypothèses sur l'origine de la distribution des espèces

Deux hypothèses majeures sont susceptibles d'expliquer la distribution et la structure génétique de *Terminalia superba* et de *Prioria balsamifera* : l'hypothèse du refuge forestier et l'hypothèse du gradient écologique. L'hypothèse du refuge forestier suppose que les processus de fragmentation et d'expansion forestière qui se sont produits lors des oscillations climatiques glaciaires du Pléistocène (soit de 2,6 Ma à 12 ka) sont les moteurs de la différenciation et de la vicariance des lignées forestières (Maley, 1996). L'hypothèse du gradient écologique suppose que des gradients (hydriques, topographiques ou lumineux) peuvent induire une spéciation parapatrique ou une différenciation écologique en l'absence de séparation géographique des populations.

De récentes données paléoécologiques et moléculaires ont permis de soutenir la dynamique des deux espèces en réponse aux variations climatiques glaciaires du Pléistocène (Bourland *et al.*, 2012; Demenou *et al.*, 2016). Pour une espèce sciaphile dépendante des massifs, comme *Prioria balsamifera*, l'hypothèse du refuge forestier est la clé : sa distribution actuelle dans le Mayombe, et particulièrement dans la Réserve de Biosphère de Luki (RBL), a probablement été acquise par son isolement dans des aires refuges d'Afrique Centrale suite à des phases arides et sa ré-expansion progressive ultérieure sur la terra firma (Toirambe, 2002). Cependant, pour *Terminalia superba*, la fragmentation forestière a multiplié les bordures et les savanes boisées favorables à cette espèce héliophile. La datation moléculaire de la divergence entre les pools génétiques d'Afrique de l'Ouest et Centrale confirme que la fragmentation de la barrière écologique durant le Pléistocène a entraîné une rupture des populations ancestrales (Demenou *et al.*, 2018).

Puisque *Terminalia superba* et *Prioria balsamifera* sont toutes deux spécialisées pour des microclimats, des niveaux de canopée et des tolérances au stress hydrique distincts, ce comportement illustre également le rôle majeur des gradients écologiques dans la différenciation locale. Au sein de la RBL, une distribution préférentielle de *Prioria balsamifera* dans les crêtes et les pentes ombragées, comparée à une colonisation massive des zones ouvertes et anthropiques par *Terminalia superba*, met en évidence une sélection fine des paramètres environnementaux (Lubini, 1997; Couralet *et al.*, 2010). Les structures intraspécifiques observées au Kongo-Central peuvent donc s'expliquer par cette divergence fonctionnelle.

La nette différence dans le contexte écologique et les sites occupés par les deux espèces à Luki, avec un climat local Aw_4 caractérisé par une période sèche d'une forte intensité, indique néanmoins une possible interaction entre l'environnement et l'histoire évolutive. Les oscillations climatiques passées ont posé les bases de la structure fondamentale en générant un isolement des pools génétiques, tandis que les gradients écologiques existants, accentués par les perturbations anthropiques, maintiennent et affinent la distribution et la résistance des deux taxons sur le terrain (Lubini, 1997 ; Demenou *et al.*, 2016).

2.3. Profil écologique

Les informations disponibles sur l'écologie des espèces de l'échantillon, basées sur leur potentiel sylvicole, sont très détaillées pour le *Terminalia superba*, une espèce fréquemment utilisée dans la production de bois d'œuvre ; cependant, elles restent restreintes au *Prioria balsamifera*, ce qui est nécessaire pour l'analyse de la dynamique des peuplements matures du Mayombe.

Croissance et structure

Terminalia superba est considérée comme une espèce pionnière héliophile (Hawthorne, 1995 ; Doucet, 2003), les semis et les jeunes plants ont très peu de résistance à l'ombre et ne survivent que s'ils reçoivent une lumière abondante et rapide pour réaliser leur développement tant latéral que vertical. Une régénération significative et un établissement massif sont observés après l'agriculture sur brûlis et dans les jachères précoces et, par conséquent, ils démontrent ses caractéristiques pionnières au stade juvénile (Lebrun et Gilbert, 1954 ; Pendje, 1993). Généralement, ces caractéristiques se traduisent soit par une structure irrégulière, soit par une structure unimodale dans la forêt fermée, où il y a plusieurs arbres de petit diamètre lorsque la forêt est perturbée, soit par une distribution en forme de cloche des arbres de toutes tailles lorsque la forêt est dans les phases de développement final et que

les semis ne peuvent pas se développer en raison d'un manque de lumière.

En revanche, *Prioria balsamifera* appartient au groupe des espèces tolérantes à l'ombre à moyennement héliophiles (Hawthorne, 1995 ; Toirambe, 2002), les semis et les juvéniles de cette espèce sont très résistants à l'ombre, peuvent stagner sous la voûte forestière pendant une durée indéterminée et attendre l'ouverture de la voûte, et il faut donc considérer que l'espèce est non pionnière, avec des résultats différents notés pour les peuplements adultes de grand diamètre (DHP > 60 cm), qui nécessitent une lumière accrue pour une bonne fructification. Par conséquent, dans une forêt fermée et stable comme les blocs de la RBL, la structure de la population est uniforme, avec une diminution exponentielle des petits diamètres aux grands arbres ou avec une distribution ressemblant à un J inversé, indiquant un développement continu sous abri (Donis, 1948 ; Lubini, 1997), sauf là où les perturbations anthropiques et l'exploitation sélective historique ont été intenses ; dans cette zone, il y a un déficit élevé de juvéniles qui suggère un renouvellement naturel difficile (Toirambe, 2002 ; Kimbansa, 2008).

Floraison et fructification

Dans la revue de la littérature existante, deux ensembles de données sont disponibles pour l'étude de la floraison et de la fructification qui montrent une tendance annuelle, liée aux schémas saisonniers de la région, cependant, au sein de la réserve, l'analyse des données anciennes et récentes (Donis, 1948 ; Taylor, 1960) montre que la floraison et la feuillaison sont fortement contrôlées par le climat et la saison, comme le démontre la réponse des arbres de la canopée à la diminution des précipitations en saison de transition. Phénologie foliaire. Le contraste dans le renouvellement des feuilles des espèces et en particulier le stress hydrique associé à la saison sèche (juin à septembre) peut être observé. Chez *Terminalia superba*, qui est une espèce décidue stricte, la chute des feuilles, fortement corrélée au dessèchement des horizons de surface du sol du Mayombe, est synchrone au niveau du peuplement et laisse les couronnes complètement dénudées au milieu de la saison sèche (Pendje 1993; Couralet *et al.*, 2010). En revanche, la chute des feuilles décidues et semi-décidues de *Prioria balsamifera* est concentrée à la fin de la saison sèche, principalement entre septembre et novembre (Angoboy *et al.*, 2018). Le débourrement est rapide pour les deux et commence avec le début des premières pluies à partir du mois d'octobre, à mesure que l'humidité atmosphérique augmente (Lubini 1997; Angoboy *et al.*, 2019).

Phénologie reproductive

L'étude à long terme de la RBL a clairement confirmé que la phénologie reproductive au Mayombe est toujours annuelle et rythmique, mais son intensité varie considérablement inter- et intra-annuellement (Angoboy *et al.*, 2019). Chez *Terminalia superba*, la floraison est déclenchée en grand nombre durant la première moitié de la saison des pluies (généralement entre décembre et février), puis les fruits, qui mettent longtemps à mûrir, jusqu'à la saison sèche de l'année suivante ; les samares ailées sont alors à maturité et l'anémochorie bénéficie de la porosité de la canopée des arbres qui ne sont pas feuillus. Les mêmes règles s'appliquent à la floraison et à la fructification annuelles de *Prioria balsamifera*, puisque l'apparition des fleurs est étroitement synchronisée avec le début des saisons des pluies ; les gousses ligneuses mûrissent pendant la saison des pluies ; Cependant, l'analyse de la logistique reproductive à Luki a révélé que la fructification chez cette espèce est sensible aux anomalies inter-annuelles des températures et des précipitations, ce qui peut entraîner des cycles de maturation complets qui semblent supra-annuels (Angoboy *et al.*, 2019).

Concernant la maturation, les données de la RBL ont permis d'établir un lien très significatif entre la taille et la capacité reproductive. Pour les espèces de la strate supérieure de la canopée, *Terminalia superba* et *Prioria balsamifera*, le diamètre reproducteur minimum est proche de 30 à 33 cm en moyenne (Angoboy *et al.*, 2018, Angoboy *et al.*, 2019). Alors que *Terminalia superba* est très précoce dans la régularité de sa fructification en forêt secondaire, la production régulière de graines viables chez *Prioria balsamifera* doit atteindre un seuil de diamètre plus stable, la probabilité de floraison augmentant exponentiellement au-delà de 40 cm de diamètre à hauteur de poitrine (Angoboy *et al.*, 2019).

Pollinisation et dispersion

Terminalia superba et *Prioria balsamifera* sont tous deux hermaphrodites. Bien que les observations directes des pollinisateurs soient encore incomplètes pour les deux espèces dans la région du Mayombe, la morphologie de leurs inflorescences suggère des stratégies de pollinisation distinctes. Les petites fleurs vertes et parfumées de *Terminalia superba*, disposées en épis terminaux, attirent de nombreuses espèces d'insectes généralistes (entomophiles), principalement des diptères, des hyménoptères et des coléoptères (Taylor, 1960). Les inflorescences de *Prioria balsamifera* sont constituées de panicules de grappes denses de fleurs qui offrent du nectar et sont pollinisées par des insectes (abeilles sauvages et papillons) (Donis, 1948; Toirambe,

2002), stimulés par les propriétés parfumées des sécrétions de l'arbre. Il existe également des différences distinctes dans les mécanismes primaires et secondaires de dispersion des graines entre ces deux espèces, qui représentent des réponses adaptatives importantes aux conditions environnementales locales de la Réserve de Biosphère de Luki (RBL).

La méthode principale de dispersion des graines *Terminalia superba* est considérée comme anémochore, avec des fruits secs (akènes) tombant en masse à la fin de la saison sèche, lorsque les arbres à longue maturité des fruits ont perdu leurs feuilles ; deux ailes symétriques facilitent la dispersion des akènes (Pendje, 1993; Couralet *et al.*, 2010). Ces vents facilitent le déplacement des graines sur de longues distances (plus de 100 à 200 m) par rapport à la plante mère (Taylor, 1960; Angoboy *et al.*, 2019), ce qui explique pourquoi *Terminalia superba* colonise rapidement les espaces ouverts résultant de l'abandon des systèmes agricoles ou des coupes forestières (Lubini, 1997).

Le mode de dispersion principal de *Prioria balsamifera* est considéré comme principalement barochore, ou parfois ballochore (Toirambe, 2002). Les fruits mûrs se détachent de l'arbre mère, ou se fendent soudainement par dessiccation, et la gousse dure, ligneuse et à graine unique tombe par gravité au sol près de la plante mère (Vermoesen, 1923; Bretteler, 1999).

Cependant, la dispersion secondaire zoochore des graines est essentielle pour garantir le flux génétique des populations et leur dispersion au-delà de la zone de compétition avec les plantes mères. Malgré la forte réduction de la diversité de la faune sauvage de la RBL due aux impacts humains, certains mammifères (rongeurs: *Cricetomys emini*, ongulés: céphalophes), arboricoles, terrestres ou les deux, peuvent être un agent secondaire ou un prédateur de leurs graines (riches en réserves lipidiques), contribuant par thésaurisation à la dispersion de leurs graines secondaires (donis, 1948; Toirambe, 2002). Dans certaines parties de la RBL moins dégradées, certains primates arboricoles contribuent à la dispersion des graines en mangeant ou en ouvrant la gousse mûre pour accéder à l'exsudat gommeux du péricarpe ou en les manipulant pour en extraire les graines, qui tombent souvent au hasard (Pendje, 1993; Trefon, 2007).

Dormance et germination

Terminalia superba et *Prioria balsamifera* diffèrent dans leur biologie des graines, en particulier dans leur comportement de germination après l'impact des perturbations forestières dans le massif forestier du Mayombe. Bien qu'entourées par les ailes fibreuses de leur fruit qui retardent les premières étapes de réhydratation de leurs graines, les graines

de *Terminalia superba* ne présentent pas de dormance tégumentaire ou embryonnaire longue (Taylor, 1960; Couralet *et al.*, 2010). Le diaspor de l'espèce, pionnier et héliophile, a une viabilité relativement courte dans des conditions naturelles (quelques mois au maximum). Ainsi, il rejoint une majorité significative d'autres espèces héliophiles commerciales d'Afrique centrale, dont les graines perdent rapidement leurs capacités germinatives et chez lesquelles la formation d'un stock de graines persistant dans le sol est absente (Daïnou *et al.*, 2011).

Ces caractéristiques expliquent pourquoi un phénomène de régénération abondant et régulier de *Terminalia superba* est fréquemment observé de manière opportuniste dès que la canopée de l'arbre est ouverte lors d'activités d'agriculture sur brûlis ou d'exploitation forestière, mais uniquement sous exposition directe à la lumière pour la germination des graines (Pendje, 1993; Angoboy *et al.*, 2019). La germination de *Terminalia superba* est phanérocotylée, épigée, avec des cotylédons foliacés et bilobés (de La Mensbruge, 1966; Taylor, 1960).

Contrairement aux graines de ce dernier, celles de *Prioria balsamifera* sont grosses et pleines de réserves. Cette espèce présente un exemple de graines de type récalcitrant (Donis, 1948; Toirambe, 2002) sans dormance, dont la germination commence presque immédiatement au contact de la surface du sol dans les conditions humides de la saison des pluies (Vermoesen, 1923; Bretteler, 1999). En raison de leur riche teneur en eau et de l'absence d'enveloppes durcies pour les protéger de la dessiccation, le diaspor du *Prioria balsamifera* ne peut pas être accumulé dans le sol et ne peut pas former de stock de graines viable (contrairement à la plupart des arbres forestiers de la région du Mayombe), contrairement à celui trouvé dans le sol et qui permet la survie de l'espèce, et le maintien de sa population (Toirambe, 2002; Kimbansa, 2008). Sa conservation dépend donc de l'existence d'une population de plantules viables capables de s'accumuler à l'ombre du sous-bois de la RBL (Lubini, 1997; Angoboy *et al.*, 2019). La germination de *Prioria balsamifera* est cryptocotylée (ou phanérocotylée dans certaines conditions d'enfouissement des graines) et hypogée, avec des cotylédons charnus qui restent généralement à la surface du sol (Vermoesen, 1923; de La Mensbruge, 1966) ou restent à l'intérieur du péricarpe ligneux.

Croissance

Dans des parcelles de suivi permanentes situées dans la Réserve de Biosphère de Luki (RBL), la croissance annuelle moyenne en diamètre du *Terminalia superba* se situe entre $0,80 \pm 0,30$ cm et $1,20 \pm 0,40$ cm, confirmant le statut de *Terminalia*

superba comme espèce pionnière à croissance rapide (De Ridder et al. 2013). Cependant, dans la RBL, où de vieilles jachères ou forêts secondaires sont en cours de fermeture, la grande variation observée (indiquée par le fort écart-type) peut être attribuée à la forte compétition pour la lumière et à la faible performance de croissance qui en résulte pour les individus les plus dominés. Pour cette espèce, l'analyse des cernes donne une moyenne annuelle d'accroissement d'environ $1,10 \pm 0,15$ cm (De Ridder et al. 2019). Divers auteurs ont également mentionné que les approches basées uniquement sur la méthode traditionnelle d'inventaire forestier peuvent parfois sous-estimer, aux stades juvéniles, la dynamique précoce de croissance du *Terminalia superba* (De Ridder et al. 2013).

L'analyse détaillée des cernes permettrait de saisir les pics de productivité liés aux saisons des pluies marquées du Mayombe. *Prioria balsamifera* présente une croissance annuelle moyenne en diamètre beaucoup plus faible que celle de *Terminalia superba*. Dans les parcelles permanentes des forêts matures de la RBL, l'accroissement annuel moyen en diamètre observé pour cette espèce est d'environ $0,35 \pm 0,12$ cm (Angoboy et al., 2021). Cette faible performance de croissance est typique des espèces héliophiles, trouvées en fin de succession. Cette analyse par les cernes donne pour la même espèce des valeurs un peu plus élevées, atteignant $0,50 \pm 0,08$ cm par an. Cette surestimation par les méthodes d'anatomie du bois s'explique probablement par la présence de démarcations erronées et/ou de faux cernes induits par la fluctuation du microclimat ou par la longue saison sèche au Kongo Central.

La croissance varie d'une espèce à l'autre, d'une espèce pionnière héliophile des milieux ouverts pour la première à une espèce héliophile endémique des habitats forestiers matures et ombragés pour la seconde (croissance de *Terminalia superba* > croissance de *Prioria balsamifera*). Cette différence de performance de croissance permet de comprendre les différentes stratégies d'adaptation des deux espèces: exclusion compétitive rapide de la lumière chez la première et accumulation lente et régulière de masse à l'ombre chez la seconde.

2.4. Régénération artificielle et plantations

La culture en pépinière implique des procédures spécifiques adaptées aux caractéristiques physiologiques des graines des deux espèces étudiées afin d'optimiser les résultats de germination. Pour *Terminalia superba*, le fruit possède des ailes qui empêchent le passage de l'eau nécessaire à l'imbibition de la graine ; un simple trempage pré-germinatif des graines pendant 24 à 48 heures dans de l'eau à température ambiante ou

un dépulpage manuel, augmente considérablement le succès de la germination (Taylor, 1960). Dans le cas de *Prioria balsamifera*, sans dormance, et étant une espèce de type récalcitrant, aucun traitement chimique ou physique n'est nécessaire pour la germination des graines de cette espèce. Le succès dépend entièrement de la promptitude du semis. Le substrat doit rester constamment humide et ombragé, pour éviter tout risque de dessiccation entraînant la perte totale de la capacité germinative de la graine (Toirambe, 2002).

Après le succès de la germination, en termes de plantule, l'établissement de symbioses racinaires, notamment avec des champignons mycorhiziens arbusculaires est extrêmement favorable à la croissance et à la vigueur des plantes de pépinière dans les premières années. Des parcelles expérimentales en Afrique Centrale montrent que les plantules inoculées avec des champignons mycorhiziens, ou celles élevées avec du sol forestier collecté sous les arbres-mères des semences montrent, par rapport aux plantes témoins, c'est-à-dire sans mycorhizes, une augmentation significative de la croissance en hauteur et en diamètre, donc une meilleure résistance au stress de la transplantation en champ (Toirambe, 2002; Angoboy et al., 2019).

Lors des opérations de reboisement extensives ou des essais de plantation réalisés au Mayombe, y compris les plantations du *Terminalia superba* au Kongo Central, il est apparu que l'espèce était très bien adaptée au milieu ouvert, c'est-à-dire en grandes clairières ou en utilisant des pratiques sylvicoles consistant en de larges routes, ce qui confirme à nouveau son tempérament pionnier et héliophile (Donis, 1948; Pendje, 1993). Les croissances en diamètre et en hauteur sont très remarquables dans ces plantations, où l'espèce dispose de la lumière, alors qu'elles sont beaucoup plus faibles dans celles sous le couvert forestier. Les résultats de l'essai de plantation pour *Prioria balsamifera* dans la RBL indiquent que de bonnes performances (reprise près de 100 %) s'observent principalement dans les trouées de régénération naturelle, les petites chutes et les sentiers d'enrichissement étroits confirment ainsi sa tolérance à l'ombre durant les premières années de développement.

La sylviculture et la gestion pour *Terminalia superba* et *Prioria balsamifera* dans la région du Mayombe, en RDC, sont clairement possibles avec les technologies actuellement disponibles. Si la rentabilité sylvicole des grandes plantations de Limba en RDC par le passé (XXe siècle) a été clairement démontrée (Doucet, 2003), la rentabilité sylvicole pour le Tola, espèce à croissance très lente en sous-étage, reste à démontrer dans le cadre de la

gestion des concessions forestières modernes et durables (Couralet *et al.*, 2010).

2.5. Utilisation de *Terminalia superba* et de *Prioria balsamifera*

Bois

Le limba (*Terminalia superba*), dont le bois est de couleur jaune clair à jaune-brun clair, avec un cœur noir ou veiné prisé pour sa beauté, et le tola (*Prioria balsamifera*), qui est jaune-brun à brun-rouge et fonce à la lumière, possèdent tous deux des caractéristiques physiques spécifiques. Le limba présente une texture moyenne à grossière avec un fil droit ou légèrement entrelacé, tandis que le tola affiche une texture fine à moyenne avec un fil parfois ondulé et une surface lisse et creuse ou huileuse. Les caractéristiques de séchage montrent que le limba sèche rapidement avec un risque modéré de déformation, tandis que le Tola doit être séché lentement pour éviter des risques élevés de fendillement et de contraintes internes dues aux poches de résine (CIRAD, 2008). En ce qui concerne la durabilité, les propriétés diffèrent considérablement entre les espèces. Le limba est classé comme un bois non durable et est considéré comme vulnérable aux champignons, aux lyctes et aux termites. Il nécessite un traitement conservateur immédiatement après la coupe. Le tola est classé comme un bois durable, avec une résistance satisfaisante aux champignons de pourriture et aux lyctes, et une très bonne conservation lorsqu'il est enterré dans le sol forestier.

D'un point de vue technique, leurs utilisations diffèrent selon leurs propriétés mécaniques: Le limba est tendre à mi-dur et léger, et est utilisé en placage déroulé, contreplaqué, menuiserie intérieure, moulures, panneaux de particules et meubles légers. Le tola, au contraire, est dur, dense et solide, et est utilisé dans les travaux de construction lourde, la menuiserie extérieure, les ponts, le bardage extérieur, les parquets, la charpenterie, la charpenterie légère pour les bateaux et les constructions hydrauliques.

Morphologiquement et qualitativement, les grumes diffèrent comme le rapportent les forestiers du Mayombe. La longueur utilisable et droite des grumes est généralement plus grande pour *Terminalia superba*, qui est capable de former des grumes cylindriques droites de 15 à 20 m sous branches (Gerdat, 1977). Bien que massives, les grumes de *Prioria balsamifera* sont parfois de longueur plus courte (10 à 12 m utilisables), courbées, ou irrégulières à la base en raison de la taille des contreforts. De plus, elles présentent le phénomène de cavités internes (pourriture du cœur) ou de canaux résinifères s'ouvrant aux extrémités des troncs, altérant parfois l'homogénéité de la couleur de leur bois.

Enfin, dans un contexte régional en marge de la Réserve de Biosphère de Luki et du Kongo Central, les déchets de bois ou les branches de la couronne des deux espèces sont valorisés dans le secteur de l'énergie. Le bois du *Terminalia superba* est un bois de chauffage à ajouter à d'autres combustibles dans le bois de feu. Pour le *Prioria balsamifera*, en raison de sa densité et de sa teneur en résine, il est utilisé pour la production d'un charbon de bois de haute qualité et de fort pouvoir calorifique, très demandé pour la cuisine ou l'artisanat (Burkill, 1995 ; Arbonnier, 2009).

Autres utilisations

Dans les communautés du Mayombe, *Terminalia superba* et *Prioria balsamifera* sont bien connus pour leurs diverses propriétés bioactives et thérapeutiques. Contrairement aux espèces très toxiques, ils contiennent des métabolites secondaires tels que des tanins, des flavonoïdes et des terpénoïdes oléorésineux, et la concentration de ces composants détermine différentes utilisations thérapeutiques (Burkill, 1995). Les extraits obtenus par décoction ou macération de l'écorce de *Terminalia superba* sont généralement les plus rapportés dans la pharmacopée traditionnelle du Kongo Central comme remède de choix contre le traitement des maladies de peau, des affections digestives, de la dysenterie, ainsi que pour ses propriétés anti-inflammatoires et antipaludiques connues de la médecine traditionnelle (Lubini, 1997). Pour le *Prioria balsamifera*, il s'agit principalement de la résine sécrétée par le tronc (appelée baume de Tola) ou des décoctions de son écorce utilisées en médecine traditionnelle, comme expectorant bronchique, pour le traitement des rhumatismes, des plaies chroniques et comme agent désinfectant (Vermoesen, 1923; Toirambe, 2002).

Au niveau régional, les extraits de ces espèces font l'objet d'études pour la formulation de pesticides naturels ou à faible impact sur l'environnement ; notamment pour lutter contre les insectes des cultures et les champignons de pourriture du bois (Akinpelu *et al.*, 2013). Même si ces arbres sont essentiels pour la médecine locale, le prélèvement destructeur et répété de l'écorce sur les individus matures de *Prioria balsamifera* en périphérie de la Réserve de Biosphère de Luki (RBL) constitue un portail d'entrée pour les agents pathogènes et entraîne localement un déclin des populations de cette espèce, qui apparaît de plus en plus fragile en forêt adulte (Toirambe, 2002; Kimbansa, 2008).

Dans cette optique, les usages traditionnels africains, notamment l'exploitation des molécules actives présentes dans ces deux taxons végétaux, font actuellement l'objet de nombreuses investigations scientifiques pour leur utilisation dans l'industrie agroalimentaire et pharmaceutique (Akinpelu *et al.*, 2013 ; Fadeyi *et al.*, 2013). Les

polyphénols de l'écorce de *Terminalia superba* présentent des activités antioxydantes, antimicrobiennes et cytotoxiques et peuvent être développés comme conservateurs naturels ou comme pistes thérapeutiques (Fadeyi *et al.*, 2013). De plus, les deux espèces, lors de leurs pics de floraison respectifs de la canopée de Luki, jouent un rôle important dans l'apiculture locale en tant que sources de nectar à haut rendement, attirant de très grandes colonies d'abeilles sauvages et contribuant à la production locale de miel (Burkill, 1995 ; Lubini, 1997).

Ces espèces sont également caractérisées par leur comportement dans le paysage, qui dicte si et comment elles doivent être intégrées dans les systèmes agroforestiers. *Terminalia superba* est un excellent candidat pour de tels systèmes dans l'agroforesterie traditionnelle et moderne au Mayombe en raison de son caractère pionnier et héliophile et de sa capacité à se développer avec des plantes agricoles dans des conditions d'ombrage similaires (par exemple, caféiers ou cacaoyers), sans exercer une allélopathie forte et délétère (Pendje, 1993; Couralet *et al.*, 2010), mais plutôt en préservant les conditions microclimatiques. En revanche, l'intégration et la préservation de *Prioria balsamifera* dans l'agriculture sont beaucoup plus difficiles. Son ombrage intense et son évolution sciaphile lente entrent directement en concurrence avec les rendements des cultures vivrières exigeant de la lumière (Burkill, 1995). Cependant, lors du défrichement des jachères, les agriculteurs du Kongo Central refusent d'abattre les plus grands arbres du limba et de tola. Dans ce cas, leur refus s'explique par la dureté et les dimensions de ces arbres, qui rendent la coupe manuelle longue et laborieuse, mais surtout par un respect culturel pour les "géants" de la forêt qui remplissent de multiples usages et fournissent une multitude de services écosystémiques (Carrière, 1999).

2.6. Phytoécologie et résilience écologique du limba et du tola dans la RBL

L'analyse des concepts de la phytoécologie et de la résilience écologique est au cœur de l'étude de la dynamique des espèces forestières dans la Réserve de Biosphère de Luki (RBL). En effet, la coexistence de *Terminalia superba*, espèce pionnière héliophile à croissance rapide, et de *Prioria balsamifera*, espèce sciaphile à croissance lente des forêts matures, est une parfaite illustration du mécanisme de résilience écologique par complémentarité fonctionnelle (Pendje, 1993 ; Toirambe, 2002 ; Angoboy *et al.*, 2019). Comprendre le comportement de ces deux taxons face aux changements anthropiques et aux contraintes spécifiques du site au Kongo-Central, permet de simuler les trajectoires de restauration et la capacité de la réserve à assurer la fourniture des

services écosystémiques face aux changements globaux (Lubini, 1997; Couralet *et al.*, 2010).

L'étude de la phytoécologie et de la résilience des forêts de la RBL permet de comprendre comment les populations de *Terminalia superba* et de *Prioria balsamifera* s'adaptent aux variations environnementales et aux pressions anthropiques, et de mettre en évidence les mécanismes qui assurent la stabilité et le renouvellement des écosystèmes forestiers (Evrard, 1968).

L'analyse des classes diamétriques constitue un outil central pour évaluer la dynamique des populations forestières. Elle permet de déterminer la répartition des individus selon leur taille et d'identifier les cohortes issues de régénérations récentes ou passées. Pour *Terminalia superba*, les classes diamétriques montrent souvent une structure en cloche ou en J inversé, traduisant une forte régénération après perturbation et une croissance rapide dans les trouées. Pour *Prioria balsamifera*, la distribution est généralement plus uniforme, avec une prédominance d'individus adultes et une régénération lente, reflétant sa dépendance à un couvert forestier stable et à des conditions écologiques spécifiques.

Ces paramètres structuraux permettent de suivre la santé des populations, de détecter les effets de perturbations et d'évaluer le potentiel de résilience des peuplements (Newbery *et al.*, 1998 ; Gourlet, 2004). Les forêts de la Réserve de Biosphère de Luki sont soumises à diverses pressions anthropiques qui influencent directement la structure et la dynamique des peuplements : (i) Exploitation forestière : coupe sélective ou artisanale ciblant principalement *Terminalia superba* pour son bois commercial ; (ii) Agriculture itinérante sur brûlis : ouverture de parcelles et dégradation temporaire du couvert forestier, impactant surtout les espèces sensibles comme *Prioria balsamifera* ; (iii) Production de bois énergie : prélèvement des jeunes individus et des branches, réduisant la régénération naturelle et fragmentant les habitats.

Ces pressions peuvent entraîner un déséquilibre entre les populations d'espèces pionnières et d'espèces matures, et modifier la dynamique de succession forestière (Ndjele *et al.*, 2008). Malgré ces perturbations, plusieurs facteurs contribuent à la résilience des forêts de la Réserve de Luki : (i) Diversité spécifique élevée : la richesse floristique assure une redondance fonctionnelle, limitant l'impact d'une perte d'espèces sur le fonctionnement de l'écosystème ; (ii) Régénération naturelle : la capacité des essences à produire semis et jeunes plants favorise la reconstitution des peuplements après perturbation, en particulier pour le *Terminalia superba* ; (iii) Connectivité écologique : la continuité des habitats et la présence

de zones refuges permettent la recolonisation et le maintien des interactions écologiques, essentielle pour les espèces moins mobiles ou plus sensibles, comme le *Prioria balsamifera* (Hawthorne, 1993 ; UNESCO, 2008).

En combinant l'analyse structurale, l'évaluation des pressions anthropiques et l'identification des facteurs de résilience, il est possible de comprendre les mécanismes par lesquels les forêts du Mayombe maintiennent leur dynamique et leur stabilité écologique. Cette approche intégrée fournit également un cadre pour la planification de stratégies de gestion durable, favorisant la coexistence des espèces pionnières et des espèces matures et la conservation des fonctions écosystémiques essentielles (Nshimba, 1997 ; Doumenge et al, 2003).

3. CONCLUSION ET PERSPECTIVES

Cette revue de la littérature donne un aperçu des caractéristiques phytoécologiques, des traits de vie et de la dynamique de résilience de deux espèces majeures de la Réserve de Biosphère de Luki (RBL) et du massif forestier du Mayombe dans la Province d Kongo Central : *Terminalia superba* Engl. & Diels (Limba) et *Prioria balsamifera* (Vermoesen) Breteler (Tola). L'analyse croisée de la littérature disponible met en évidence une différence adaptative et fonctionnelle remarquable entre ces deux taxons et, par conséquent, la diversité de leurs stratégies de coexistence au sein de la forêt tropicale d'Afrique centrale.

Terminalia superba est une espèce pionnière strictement héliophile à croissance rapide, bien adaptée à la colonisation et à la rapidité dans un contexte anthropique (culture itinérante, coupes sylvicoles, ouvertures forestières). Au Kongo Central, sa flexibilité sylvicole et agroforestière en fait un pilier historique de l'économie forestière. Cependant, sa faible durabilité naturelle et sa dépendance absolue à la lumière limitent sa persistance sous un couvert forestier fermé, sa structure démographique tendant à se dégrader (déficit de jeunes tiges) à mesure que la forêt mûrit.

Prioria balsamifera, quant à elle, se caractérise par une extrême lenteur de croissance et est une espèce non pionnière, tolérante à l'ombre à semi-tolérante à l'ombre, ce qui en fait un indicateur idéal des forêts anciennes, mais en même temps une espèce très sensible aux perturbations anthropiques. Ses graines sont grosses, récalcitrantes, sans dormance, et ne se conservent pas dans une banque de graines dans le sol, mais dépendent d'une banque de graines viables, capable de stagner dans le sous-bois. Malgré la grande durabilité naturelle de son bois et de ses tissus, sa croissance lente en fait un élément majeur de la stabilité des écosystèmes forestiers et du maintien du stock de carbone forestier.

Ainsi, la coexistence de ces deux espèces dans la RBL met en évidence la complémentarité de leurs niches écologiques dans la résilience de cet écosystème. Le limba assure la régénération rapide des communautés forestières après une perturbation, tandis que le tola contribue au maintien de la stabilité et de la diversité des écosystèmes forestiers. Les recherches futures devraient se concentrer sur la dynamique de restauration forestière et la conservation du tola et d'autres espèces rares face aux menaces croissantes dues au changement climatique et aux pratiques d'utilisation des terres.

Compte tenu des changements environnementaux et socio-économiques d'origine humaine dans la province du Kongo Central (par exemple, augmentation démographique, utilisation agricole des terres en marge de la réserve, perturbation climatique), la conservation de ces deux espèces doit nécessairement être revisitée dans une perspective durable. Les perspectives d'avenir reposent donc les axes stratégiques principaux: (i) Intégration et réglementation de l'usage de la pharmacopée : les Produits Forestiers Non Ligneux (PFNL), en particulier l'écorce et l'oléorésine balsamique (Baume du tola), doivent être intégrés dans la gestion de la réserve. Face à la destruction occasionnée par le prélèvement de l'écorce, des méthodes d'extraction durables et des parcelles communautaires de récolte en périphérie de la réserve devraient être envisagées pour concilier conservation biologique et santé des populations d'origine indigène ; (ii) Sylviculture adaptative et valorisation en agroforesterie: l'avenir du limba passe par son intégration dans des systèmes agroforestiers (cacaoyer, caféier) en Mayombe afin d'assurer un double bénéfice (séquestration du carbone et revenus agricoles) ; (iii) Pour le tola, des programmes d'enrichissement du sous-bois par sélection des semis les plus vigoureux en pépinières devraient être lancés pour la réhabilitation des blocs forestiers dégradés par l'exploitation forestière dans la RBL.

En alliant la rigueur scientifique de l'étude phytoécologique de terrain à la participation des communautés, la recherche sur *Terminalia superba* et *Prioria balsamifera* ouvre la voie à des modèles de gestion innovants, adaptés et durables à long terme pour la forêt patrimoniale du Kongo Central pour les décennies à venir.

Il donc donc nécessaire d'approfondir les recherches sur : (i) la diversité génétique des populations de Limba et de Tola ; (ii) les mécanismes physiologiques de résistance à la sécheresse ; (iii) les interactions entre climat, phénologie et régénération ; (iv) la modélisation de la résilience face aux changements climatiques.

Références

- Akinpelu D. A., Aiyegoro O. A. & Okoh A. I., 2013. Phytochemical screening and phytochemical activities of leaf and bark extracts of selected *Terminalia* and forest species. *Journal of Medicinal Plants Research*, 7(11), 632-639.
- Angoboy Ilondea B., 2018. Phénologie et variabilité du diamètre des arbres dans la Réserve de biosphère Luki (RD-Congo) : *implications pour une gestion forestière durable dans le bassin du Congo*. Thèse de doctorat, Université de Liège, Gembloux Agro-Bio Tech, Belgique, 185 p.
- Angoboy Ilondea B., Couralet C., Fétéké F., Doucet J.-L., Cambier G. & Beeckman H., 2019. Climats de saisonnalité et phénologie des arbres de la Réserve de biosphère Luki (République Démocratique du Congo). *Bois et Forêts des Tropiques*, 341, 15-28.
- Angoboy Ilondea et al., 2021. *Variation in Onset of Leaf Unfolding and Wood Formation in a Central African Tropical Tree Species*, 35 p.
- Arbonnier M., 2009. *Arbres, arbustes et lianes des zones arides d'Afrique de l'Ouest*. CIRAD, MNHN, Paris, France, 573 p.
- Aubréville A., 1950. *Flore forestière soudano-guinéenne: Afrique occidentale, Cameroun, Afrique équatoriale française*. Société d'Éditions Géographiques, Maritimes et Coloniales, Paris, 523 p.
- Aubréville A., 1959. *La flore forestière de la Côte d'Ivoire*. Centre Technique Forestier Tropical (CTFT), Nogent-sur-Marne, France, Volume 3, Tome 2, 341 p.
- Aubréville, A. 1959. *La flore forestière de la Côte d'Ivoire* (2^e éd. rév., Vol. 3). Centre Technique Forestier Tropical, Nogent-sur-Marne, p. 70.
- Bourland N., Fétéké F., Lejeune P. & Doucet J.-L., 2012. Ecology and management of high-value timber species in central Africa: A review. *Biotechnologie, Agronomie, Société et Environnement*, 16(3), 379-391.
- Breteler F. J., 1999. *Prioria balsamifera* (Vermoesen) Breteler (Leguminosae, Caesalpinioideae), a new combination for a widespread African timber species. *Adansonia*, 21(2), 263-265.
- Burkill H. M., 1995. *The useful plants of West Tropical Africa*. Volume 3: Families J-L. Royal Botanic Gardens, Kew, United Kingdom, 857 p.
- Carrière S. M., 1999. *Trees left in fallows: tools for managing space and biodiversity among the Ntumu of Southern Cameroon*. Doctoral thesis, University of Montpellier II, France, 320 p.
- CIRAD, 2008. *Limba (Terminalia superba) & Tola (Prioria balsamifera)*. Technical sheets. *Atlas of Tropical Woods, CIRAD Forest Program, Montpellier, France*. Available on Tropix.
- Couralet C., Sahle K., Sterck F. J., Sass-Klaassen U. G., Van Acker J. & Beeckman H., 2010. Growth ring pattern and growth-environment relationships of *Terminalia superba* in the Luki Biosphere Reserve, Democratic Republic of Congo. *Biotropica*, 42(4), 447-455.
- Daïnou K., Bauduin L., Bourland N., Gillet J. F., Fétéké F. & Doucet J.-L., 2011. Regeneration dynamics of heliophilic trees in Central Africa: a comparative analysis of seed and seedling banks. *Cahiers Agricultures*, 20(5), 390-399.
- De La Mensbrughe G., 1966. *Germination and seedlings of forest species of Côte d'Ivoire*. Centre Technique Forestier Tropical (CTFT), Nogent-sur-Marne, France, 389 p.
- De Ridder et al., 2013. Tree-ring analysis of an African long-lived pioneer species as a tool for sustainable forest management. *Forest Ecology and Management*, volume 304, 417-426.
- De Ridder et al., 2019. Asynchronous leaf and cambial phenology in a tree species of the Congo Basin requires space-time conversion of wood traits. *Annals of Botany*, 124(2), 245-253.
- Díaz S., Fargione J., Chapin F. S. & Tilman D., 2006. Functional diversity: Revealing the origins and consequences of ecological resilience. *Concepts in Historical Ecology*, 112, 1021-1025.
- Donis C., 1948. *Essay on Forest Economics in Mayumbe*. Publications of the National Institute for Agronomic Study of Belgian Congo (INEAC), Scientific Series No. 37, Brussels, 92 p.
- Doucet J.-L., 2003. *Natural regeneration of ayous (Triplochiton scleroxylon), sapelli (Entandrophragma cylindricum), tali (Erythrophleum suaveolens) and limba (Terminalia superba) in Cameroon*. Doctoral thesis, University Faculty of Agricultural Sciences of Gembloux, Belgium, 198 p.
- Fadeyi O. E., Oseyemi F. B. & Adewusi S. R., 2013. Antioxidant and cytotoxic activities of polyphenol-rich extracts from the bark of central African timber trees. *Phytotherapy Research*, 27(8), 1145-1152.
- Gauch H. G., 1982. *Multivariate analysis in community ecology*. Cambridge University Press, Cambridge, 298 p.

- Gerdat T., 1977. Technological properties and uses of Limba and Tola from Mayombe. *Bois et Forêts des Tropiques*, 174, 35-49.
- Holling C. S., 1973. Resilience and stability of ecological systems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 4(1), 1-23.
- Keddy P. A., 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science*, 3(2), 157-164.
- Kimbansa S., 2008. *Impact of anthropogenic pressures on the medicinal flora of the Luki Biosphere Reserve (Kongo Central, DRC)*. Master's thesis, ERAIFT, Kinshasa, DRC, 95 p.
- Lebrun J., 1947. *The vegetation of the alluvial plain south of Lake Edward. Exploration of Albert National Park, J. Lebrun Mission (1937-1938)*. Institute of National Parks of Belgian Congo, Brussels, 2 volumes.
- Lemmens, R. H. M. J., Louppe, D., & Oteng-Amoako, A. A. (Eds.). (2012). *Plant Resources of Tropical Africa 7(2): Timbers 2*. PROTA Foundation, Wageningen, pp. 630-634.
- Lubini A., 1997. The vegetation of the Luki Biosphere Reserve (Bas-Congo, Zaire). *Opera Botanica Belgica, National Botanic Garden of Belgium, Meise*, volume 10, 155 p.
- Pendje G., 1993. *La Réserve de Biosphère du Luki (Zaire) : structure, écologie et dynamique de la végétation*. Doctorat de troisième cycle, Université Paris VI, France, 245 p.
- Taylor C. J., 1960. *Synecology and silviculture in Ghana*. Thomas Nelson and Sons, Edinburgh, Scotland, 418 p.
- Toirambe B., 2002. *Autoécologie, phénologie et techniques de propagation des Pterocarya balsamifera (Vermoesen) Breteler en bassin Congo*. DESS, ERAIFT, Kinshasa, RD Congo, 110 p.
- Trefon T., 2007. *L'exploitation industrielle du bois, la sécurité alimentaire et la conservation de la biodiversité en Réserves Biosphère du Luki*. Rapport du Partenariat des forêts du Bassin du Congo, pp. 45-58.
- Vermoesen C., 1923. *Manuel des espèces forestières de la région équatoriale et tropicale du Congo Belge*. Établissements généraux d'Impression, Bruxelles, 280 p.
- Vivien Bbidjo et al. 2026. *Caractérisation de la distribution spatiale de Pterocarya balsamifera (Vermoesen) Breteler et Pterocarya oxyphylla (Harms) Breteler dans la Réserve Forestière de Yoko (République Démocratique du Congo)*, 65 p.
- Walker B., Holling C. S., Carpenter S. R. & Kinzig A., 2004. Resilience, adaptability and transformability in social and ecological systems. *Ecology and Society*, 9(2), 5.
- Whittaker R. H., 1975. *Communities and Ecosystems*. 2nd ed., Macmillan, New York, 385 p.