

Caractéristiques structurales et écologiques des populations d'espèces commerciales: une base pour la sylviculture dans les peuplements forestiers de Niaouli (Sud-Bénin)

M.M. Agbangla¹, A.K.N. Aoudji^{1*}, G.S. Akouehou², J.A. Gbetoho¹, K. Sanon³, O. Ayina⁴, Ch. de Cannière⁵ & J.C. Ganglo¹

Keywords: Commercial species- Forest stand- Silviculture- Structural characterization- Niaouli- Southern Benin

Résumé

La présente étude a pour but de raisonner les interventions sylvicoles dans la forêt naturelle de Niaouli (6°43' - 6°44'N et 2°07' - 2°08'E) au Sud-Bénin, en fonction des essences commerciales. Vingt-trois placeaux de 0,25 ha (50 m x 50 m) ont été installés pour la caractérisation structurale et écologique. Trois placeaux de 100 m² (10 m x 10 m) ont été installés dans chaque placeau de 0,25 ha pour l'étude de la régénération. Un positionnement multidimensionnel effectué à l'aide du logiciel SPSS version 16.0 a permis d'identifier quatre types de peuplement forestiers sur la base de la présence-absence des espèces. La présence et l'abondance de ces espèces dans les peuplements est liée à un gradient d'humidité. L'analyse générale de la structure en diamètre et de la régénération ont révélé des menaces sur la viabilité de plusieurs espèces commerciales. Les interventions sylvicoles identifiées sont: l'enrichissement des peuplements en essences commerciales; le délianage et le dégagement du sous-bois pour permettre aux potentiels séminaux édaphiques de se développer à l'ouverture des peuplements; la sécurisation de la forêt pour prévenir des coupes illicites pouvant perturber les populations d'essences commerciales.

Summary

Structural and Ecological Characteristics of Commercial Timber species' population: a Basis for Silviculture in Niaouli Forest Stands (Southern Benin)

This study was carried out to provide silvicultural guidance in the Niaouli forest (6°43'- 6°44'N and 2°07'- 2°08'E), Southern Benin, based on commercial species. Twenty-three 0.25 ha plots (50 m x 50 m) were set to characterize the structure and the ecology of these species' populations. Within each plot of 0.25 ha, three 100 m² sub-plots (10 m x 10 m) were set for the assessment of regeneration. A multidimensional scaling was performed with SPSS 16.0 on presence-absence data of species, and led to the identification of four forest stands. Overall, the number of species and their abundance in the stands were linked to the presence of water. Diameter structure and regeneration revealed that the populations of the studied species were not at equilibrium. The silvicultural interventions suggested to equilibrate them were as follows: enrichment of the forest stands with the studied species; removal of liana and clearing of the undergrowth to enable the germination of seeds and the growth of the seedlings of commercial species, and the protection of the forest from illegal logging by improving security.

¹Université d'Abomey-Calavi, Faculté des Sciences Agronomiques, Laboratoire des Sciences Forestières, Calavi, Bénin.

²Centre d'Etudes, de Recherches et de Formation Forestières, Cotonou, Bénin.

³Laboratoire de Microbiologie INERA/DPF, Ouagadougou, Burkina Faso.

⁴Institut Universitaire de Technologie, Douala, Cameroun

⁵Université Libre de Bruxelles, Ecole Interfacultaire de Bioingénieurs, Service d'Ecologie du paysage et Systèmes de production végétale, Bruxelles, Belgique.

*Auteur correspondant: E-mail: augustin.aoudji@gmail.com

Introduction

L'exploitation forestière sélective et l'agriculture extensive entraînent une perte de biodiversité et un appauvrissement progressif des forêts en arbres de valeur commerciale (25). La notion d'espèce commerciale ou principale vient du fait que certaines espèces sont valorisables en bois d'œuvre tandis que d'autres, qualifiées d'espèces secondaires, ne le sont pas (11). Même si au cours des dernières décennies, les produits forestiers non ligneux font l'objet d'une grande attention, les ressources en bois continuent de jouer un grand rôle dans l'aménagement forestier. La gestion durable des forêts nécessite l'élaboration d'outils d'aide à la décision prenant en compte les espèces commerciales. Cela requiert la connaissance de la densité d'arbres de ces espèces, leur structure en diamètre et leur structure spatiale (1, 18).

La densité d'une espèce en un lieu donné dépend de sa stratégie de survie, de la convenance ou non de l'habitat à ses exigences écologiques, ou d'enrichissement intentionnel dans le passé (5).

La stratégie de survie fait, en partie, appel à la structure spatiale qui reflète comment les individus d'une même espèce vivent dans l'espace forestier. Compte tenu de leur mode de dissémination, les espèces ont une distribution spatiale potentielle qui peut être modifiée par des conditions écologiques favorables ou défavorables, une compétition intraspécifique exacerbée ou des perturbations d'origine humaine ou naturelle (5, 21).

La distribution spatiale s'analyse grâce à divers paramètres parmi lesquels le coefficient K de Ripley, la densité relative de voisinage Ω (6, 33). L'indice de Green constitue néanmoins un paramètre plus rapide et facile à calculer, et suffisamment précis pour évaluer les configurations spatiales adoptées par les espèces (23). En effet, son calcul ne nécessite que le nombre d'individus de l'espèce sur une surface déterminée. Il représente la moyenne des distances entre les individus comme la densité relative de voisinage décrite par Condit *et al.* (6). Par ailleurs, la densité et la distribution en diamètre permettent d'évaluer la quantité de ressources disponibles en un lieu donné. Le diamètre du tronc est communément utilisé pour représenter les

classes d'âge des peuplements, en se basant sur l'hypothèse que les gros arbres sont plus âgés que les petits. Les distributions en classe de diamètre ont généralement une allure en exponentielle négative, représentant des populations en équilibre (19). Les différences avec la structure d'équilibre peuvent s'expliquer par des perturbations d'origine naturelle et/ou anthropique, des irrégularités dans la régénération, les compétitions intra et/ou interspécifiques entre les arbres (18). Aussi, les structures en diamètre des peuplements globaux sont-elles généralement en exponentielle négative mais diffèrent radicalement d'une espèce à l'autre (19). Pour cela, il est nécessaire d'avoir recours aux structures en diamètre de chacune des espèces ciblées par l'aménagement, pour cerner les contraintes auxquelles elles sont soumises (36). La gestion forestière peut être d'autant plus efficiente qu'elle porte sur des unités homogènes; d'où l'intérêt de la notion de peuplement qui désigne «un ensemble d'arbres ayant une uniformité jugée suffisante quant à sa composition floristique, sa structure, son âge, sa répartition dans l'espace, sa condition sanitaire..., pour se distinguer des peuplements voisins et pouvant ainsi former une unité élémentaire sylvicole ou d'aménagement» (8). La phytosociologie a été souvent utilisée pour délimiter les unités de gestion homogènes suivant la composition floristique et les conditions écologiques (2, 14, 15, 20). Une autre approche, plus rapide, consiste à réaliser un inventaire par sondage de points, répartis sur l'ensemble de la forêt, suivi d'un positionnement multidimensionnel (3). Cette approche se base sur les principes de similarité et de dissimilarité (30), pour regrouper les points d'inventaire en unités homogènes (peuplements) selon la composition floristique (présence-absence des espèces).

L'objectif de la présente étude est d'identifier les besoins en aménagement de la forêt de Niaouli (Sud-Bénin), par l'évaluation des caractéristiques structurales et écologiques des essences commerciales, en fonction des peuplements.

Les espèces concernées dans cette forêt sont *Entandophragma angolense* (Welw.) C.DC., *Pycnanthus angolensis* (Welw.) Warb., *Triplochiton scleroxylon* K. Schum., *Antiaris toxicaria* var. *africana* Scott-Elliot ex A.Chev., *Ceiba pentandra* (L.) Gaertn., *Celtis mildbraedii* Engl. Elles figurent parmi les espèces de bois d'œuvre de la région guinéenne (11). Nous formulons les hypothèses suivantes: (i) la densité d'espèces commerciales varie en fonction des peuplements forestiers; (ii) la régénération n'est pas suffisante pour maintenir leurs populations en équilibre.

Matériel et Méthodes

Milieu d'étude

La forêt de Niaouli couvre une superficie de 120 ha. Elle est située dans le département de l'Atlantique, commune d'Allada, arrondissement d'Attogon (Figure 1), entre les latitudes 6°40' et 6°45' Nord, et les longitudes 2°05' et 2°10' Est. Au plan phytogéographique, cette région appartient à la zone de transition régionale guinéo-congoloso-soudanienne (35). La pluviosité moyenne sur la période de 1950 à 2009 est de 1144 mm. Le régime des pluies est bimodal; avec deux saisons de pluies dont une grande allant de mars à juillet, et une petite allant de septembre à octobre; et deux saisons sèches dont la grande va de novembre à février et la petite en août. La température moyenne annuelle est d'environ 28 °C. La forêt est développée sur une zone de plateau, avec des sols ferrallitiques. La région abrite également des sols hydromorphes.

Dispositif d'échantillonnage et collecte des données

Vingt-trois placeaux carrés de 50 m * 50 m (0,25 ha) ont été installés, suivant un échantillonnage systématique à mailles carrées de 100 m * 100 m. Le diamètre des arbres de *dbh* (diamètre à 1,3 m au dessus du sol) > 10 cm a été mesuré à l'aide du ruban II. Trois quadrats diagonaux de 10 m * 10 m ont été installés dans chaque placeau de 0,25 ha pour évaluer la densité de régénération des espèces commerciales. Dans ces quadrats, les sujets de *dbh* <10 cm appartenant à ces espèces ont été comptés en considérant deux classes de régénération (11):

classe 1 ou semis (*dbh* <1 cm) et classe 2 ou jeunes arbres (1 cm ≤ *dbh* <10 cm).

Analyse des données

Identification des peuplements forestiers

Toutes les espèces recensées dans les 23 placeaux inventoriés ont été regroupées dans une matrice de données binaires (0= absence; 1= présence) avec en ligne les placeaux et en colonne les espèces. Cette matrice a été soumise au positionnement multidimensionnel avec le logiciel SPSS Version 16.0. Ceci permet de représenter les placeaux dans un espace euclidien où les distances les séparant sont construites à partir de leurs similarités en termes de co-présence ou co-absence d'espèces, de façon à ce que deux placeaux similaires soient proches et que deux placeaux différents soient éloignés (30). Ainsi, la procédure ALSCAL appliquée par Bonou *et al.* (3) a permis de construire une structure géométrique bidimensionnelle, s'ajustant au mieux aux similarités observées ou calculées. Des indicateurs appropriés (*f-stress* de type I, coefficient de détermination R^2 ou RSQ) ont été utilisés pour apprécier la qualité de la représentation obtenue dans un système de deux axes. Le *f-stress* est compris entre 0 et 1 et le coefficient de détermination est compris entre 0 et 100. Une bonne représentation est caractérisée par un *f-stress* faible et un R^2 élevé.

Détermination des paramètres structuraux

Les paramètres structuraux ont été calculés pour chaque peuplement selon les procédures décrites ci-après.

- La densité du peuplement (N , en arbres/ha) est la moyenne des densités d'arbres N_i des placeaux de ce peuplement. N_i est calculée par la formule I:

$$N_i = \frac{n_i}{s} \quad \text{I}$$

n_i étant le nombre total d'arbres du placeau i de superficie s en ha.

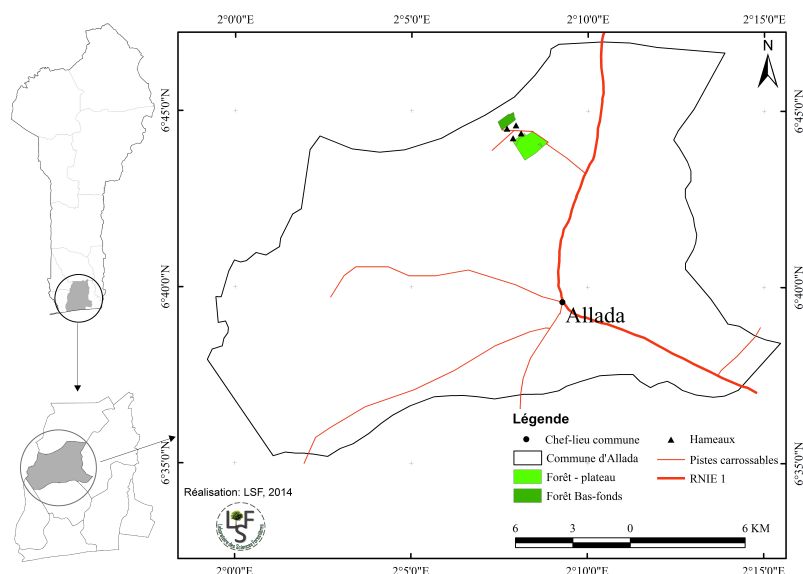


Figure 1: Carte de localisation de la zone d'étude.

- L'indice de Green (IG): Il permet d'apprécier la distribution des arbres d'une espèce donnée au sein d'un groupement végétal donné et est calculé par la formule II (23):

$$IG = \frac{(IB-1)}{n-1} \quad \text{II}$$

avec n , le nombre moyen d'arbres dans les placeaux du peuplement et IB , l'indice de Blackman (23).

- L'indice de Blackman (IB) se calcule par la formule III:

$$IB = \frac{S_N^2}{N} \quad \text{III}$$

N et s_N^2 sont respectivement la moyenne et la variance de la densité de l'espèce dans le peuplement.

L'indice de Green varie de -1 à 1, et s'interprète comme suit: $IG < 0$ (répartition régulière), $IG = 0$ (répartition aléatoire) et $IG > 0$ (répartition agrégative).

- Les structures en diamètres : Elles ont été réalisées pour les populations d'espèces commerciales. Pour ce faire, les individus ont été regroupés par classes de diamètre d'amplitude 5 cm, et les densités d'arbres par classes de diamètre ont été calculées.

- Les densités de régénération (N_r , en tiges/ha), par classe de régénération, des espèces commerciales ont été calculées avec la formule IV :

$$N_r = \frac{n_r}{s_q} \quad \text{IV}$$

avec n_r le nombre moyen de tiges de l'espèce commerciale dans le peuplement et s_q la surface en hectare du quadrat de régénération.

Résultats

Peuplements identifiés et description des axes du positionnement multidimensionnel

Quatre peuplements forestiers ont été identifiés (Figure 2: la forêt secondaire à *T. scleroxylon* et *E. angolense* (G1), la forêt secondaire à *A. toxicaria* et *T. scleroxylon* (G2), la forêt secondaire à *A. toxicaria* et *C. pentandra* (G3) et la forêt secondaire à *A. toxicaria* et *C. mildbraedii* (G4). Cette nomenclature tient compte de la fréquence d'apparition de chaque espèce. Les espèces ayant les plus fortes fréquences donnent leurs noms au peuplement.

La valeur finale du stress est de 0,189. Ce coefficient relativement faible montre que la représentation géométrique dans l'espace à 2 dimensions respecte bien les proximités entre les placeaux.

Le coefficient de détermination indique que 87,22 % de la variabilité des distances issues de la configuration euclidienne est expliquée par les disparités. Autrement dit, la distance euclidienne entre deux placeaux exprime principalement les différences/ressemblances entre les deux placeaux du point de vue de leur composition floristique.

Les placeaux situés plus à gauche de cette dimension ont été installés dans les zones de la forêt dégradée pour l'installation des champs d'expérimentations agricoles, tandis que ceux de la droite ont été installés dans les zones intactes.

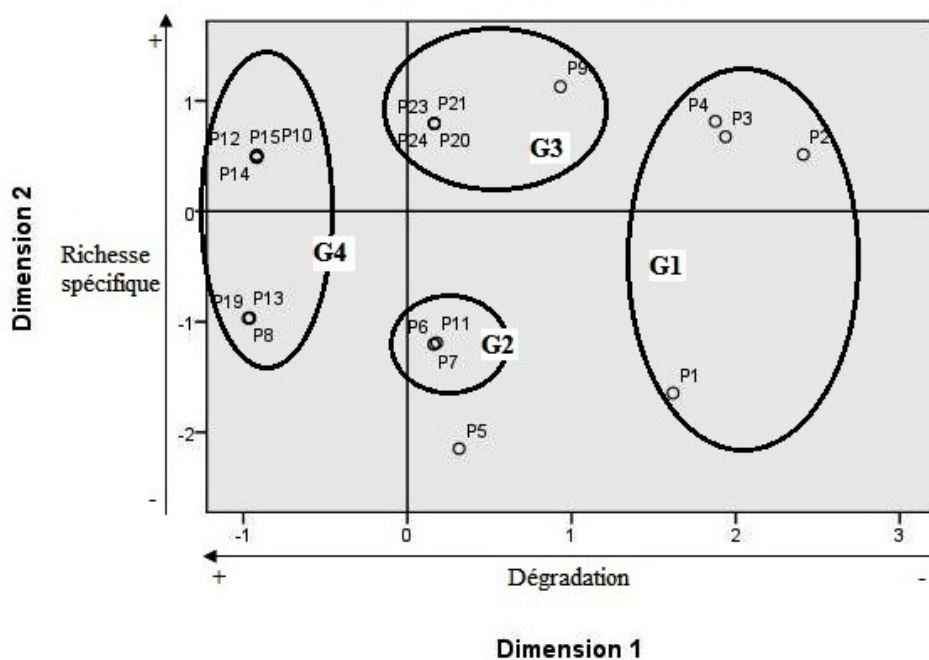


Figure 2: Projection des 23 placeaux de 50*50 m dans le système d'axe 1 et 2.

Tableau 1

Densité (arbres/ha) des espèces commerciales et indice de Green caractérisant leur répartition spatiale en fonction des peuplements de la forêt de Niaouli.

Peuplement Espèces	G1 (n*=4)		G2 (n=3)		G3 (n=5)		G4 (n=11)	
	N	IG	N	IG	N	IG	N	IG
Peuplement global**	71a	-	55b	-	51b	-	54b	-
<i>A. toxicaria</i>	3	4	36	0,2	18	0,15	34	0,01
<i>C. pentandra</i>	4	-0,1	0	-	6	-0,05	5	-0,05
<i>C. mildbraedii</i>	21	0,7	15	0,2	14	0,22	15	0,06
<i>E. angolense</i>	13	0,45	0	-	0	-	0	-
<i>P. angolensis</i>	4	0,9	0	-	0	-	0	-
<i>T. scleroxylon</i>	26	0,5	4	-0,5	13	0,41	0	-

N= densité moyenne, IG= indice de Green

* n représente le nombre de placeaux ayant permis de calculer chaque moyenne.

** : Les chiffres suivis de lettres différentes sont significativement différents (ANOVA, $p < 0,05$).

Ainsi, cet axe oppose le peuplement *G4* ouvert au peuplement *G1* fermé; les autres peuplements *G2* et *G3* ont des degrés d'ouverture intermédiaires. La dimension 2, quant à elle, discrimine les placeaux suivant leur composition spécifique. En effet, la richesse spécifique décroît du haut vers le bas de cette dimension. Autrement dit, les placeaux situés plus haut sont plus riches en espèces que ceux situés plus bas.

Caractérisation dendrométrique des peuplements et des espèces de valeur

Présence, abondance et répartition spatiale des espèces en fonction des peuplements

La densité globale des espèces commerciales varie de 51 à 71 arbres/ha (Tableau 1). Le peuplement *G1* est le plus riche en espèces commerciales en termes du nombre d'espèces (les 6 espèces étudiées) et de leur densité globale (71 arbres/ha). Dans ce peuplement, *T. scleroxylon* est l'espèce commerciale la plus abondante (26 arbres/ha) tandis que *P. angolensis* a la plus faible densité (4 arbres/ha). *E. angolense* et *P. angolensis* se retrouvent exclusivement dans ce peuplement tandis que *T. scleroxylon* s'y retrouve préférentiellement. Les espèces les plus communes à ces peuplements sont *A. toxicaria* et *C. mildbraedii* avec des densités comprises respectivement entre 3 et 36 arbres/ha, et 14 et 21 arbres/ha. La densité de *A. toxicaria* est plus élevée dans les peuplements *G2* et *G4* tandis que celle de *C. mildbraedii* est plus élevée dans *G1*.

L'indice de Green (tableau 1) montre que les arbres de ces espèces sont généralement répartis de façon agrégative ($IG > 0$), à l'exception de *C. pentandra* qui a une structure régulière ($IG < 0$).

Structures en diamètre et régénération naturelle des espèces commerciales dans les forêts

Les figures 3 à 6 présentent les structures en diamètre des espèces commerciales dans les peuplements identifiés. Ces espèces ont des structures très variables d'un peuplement à l'autre. La structure en diamètre de *A. toxicaria* présente plusieurs modes dans les peuplements *G2*, *G3* et *G4*.

Son allure généralement croissante, avec une rareté des arbres de $dbh < 40$ cm et une abondance des arbres de $dbh > 40$ cm, suggère un déclin qui peut être dû à un faible potentiel de recrutement. Le potentiel de recrutement ($1\text{cm} \leq dbh < 10$ cm) est compris entre 21 et 40 tiges/ha (Tableau 2). Dans le peuplement *G1*, l'espèce n'a que 3 arbres/ha qui se répartissent dans trois classes de diamètre (Figure 3). De plus, dans ce groupement, le potentiel de recrutement est estimé à 8 tiges/ha, malgré l'abondance des semis ($dbh < 1$ cm) estimés à 175 tiges/ha (Tableau 2). Les arbres de *C. pentandra* sont aussi en faible densité, 5-6 arbres/ha, et sa régénération est nulle sauf dans le peuplement *G4* où on retrouve 3 tiges (Tableau 2). Sa structure est alors irrégulière avec seulement quelques classes de diamètre.

Il faut aussi noter la présence des individus de $dbh \geq 40$ cm qui peuvent être les semenciers (Figures 3, 5 et 6).

Dans le peuplement *G1*, la structure de *T. scleroxylon* est en forme de cloche (Figure 3). Cette structure présente deux classes modales: celles des diamètres 25-30 cm et 40-45 cm. Les arbres de $dbh \geq 40$ cm peuvent être considérés comme des semenciers. Dans les peuplements *G2* et *G3*, les arbres de petit diamètre sont rares et quelques sujets de diamètre élevé sont présents. La régénération pour cette espèce est quasi-nulle, sauf dans le peuplement *G2* où 100 individus/ha ont été dénombrés (Tableau 2).

Les espèces *P. angolensis* et *E. angolense* présentes uniquement dans le peuplement *G1* sont caractérisées par des sujets de $dbh < 45$ cm. La structure de *P. angolensis* est irrégulière avec seulement trois classes de diamètre: 10-15 cm, 25-30 cm et 40-45 cm.

Quant à *E. angolense*, sa structure est relativement décroissante avec seulement des arbres de diamètre compris entre 10 cm et 35 cm ; les arbres de 15-20 cm sont les plus représentés.

Le potentiel de recrutement de ces deux espèces est relativement élevé, estimé respectivement à 34 tiges/ha et 140 tiges/ha pour *P. angolensis* et *E. angolense* (Tableau 2).

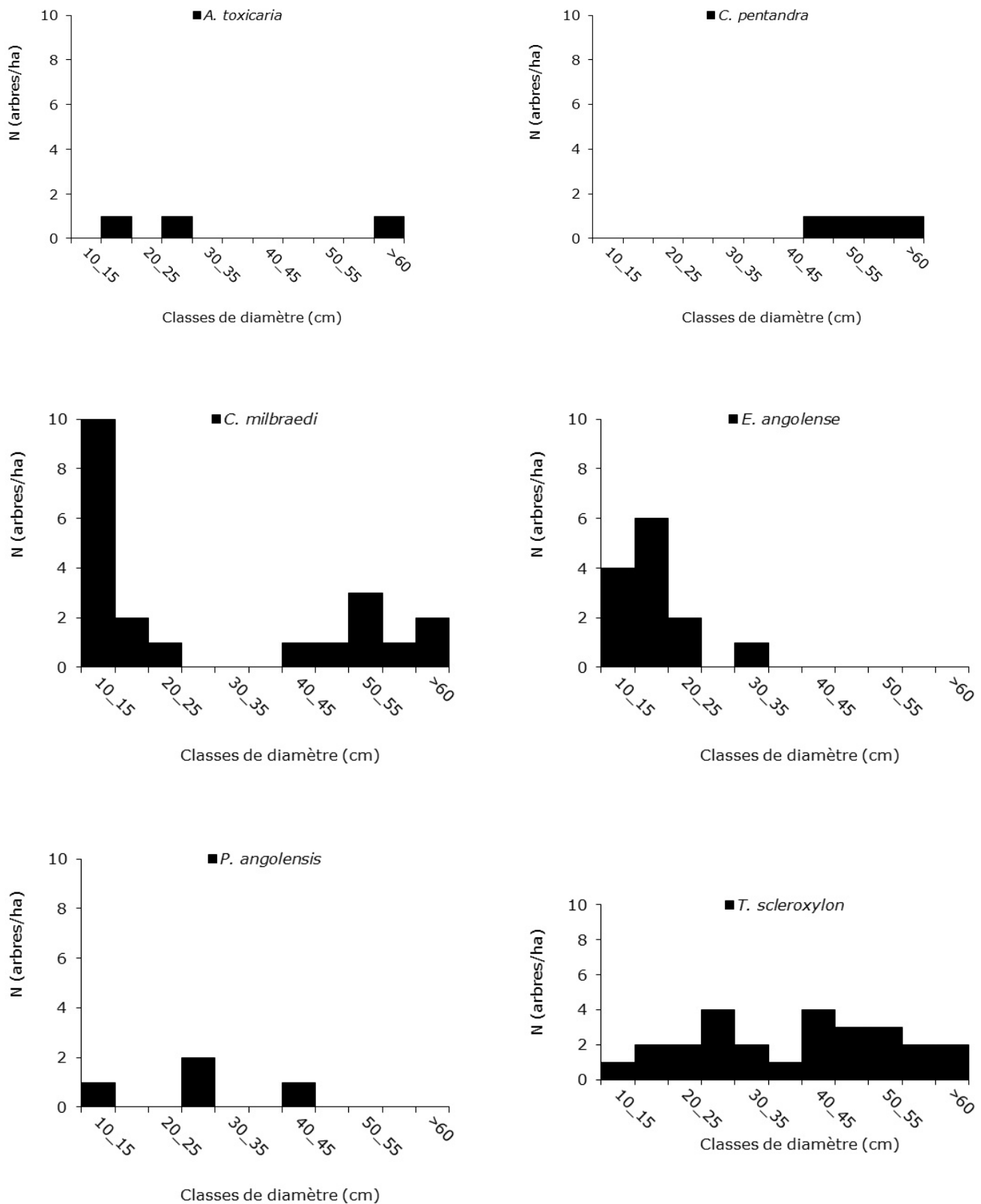


Figure 3: Structures en diamètre des espèces commerciales dans le peuplement G1.

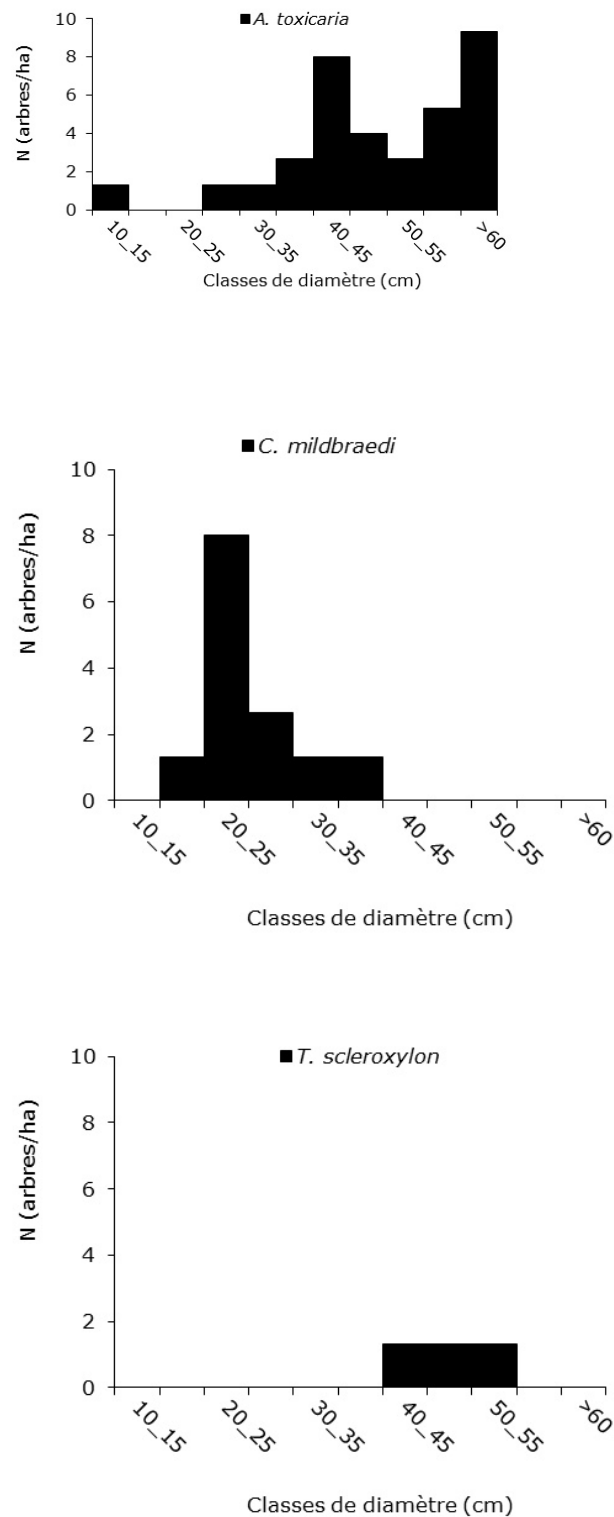


Figure 4: Structures en diamètre des espèces commerciales dans le peuplement G2.

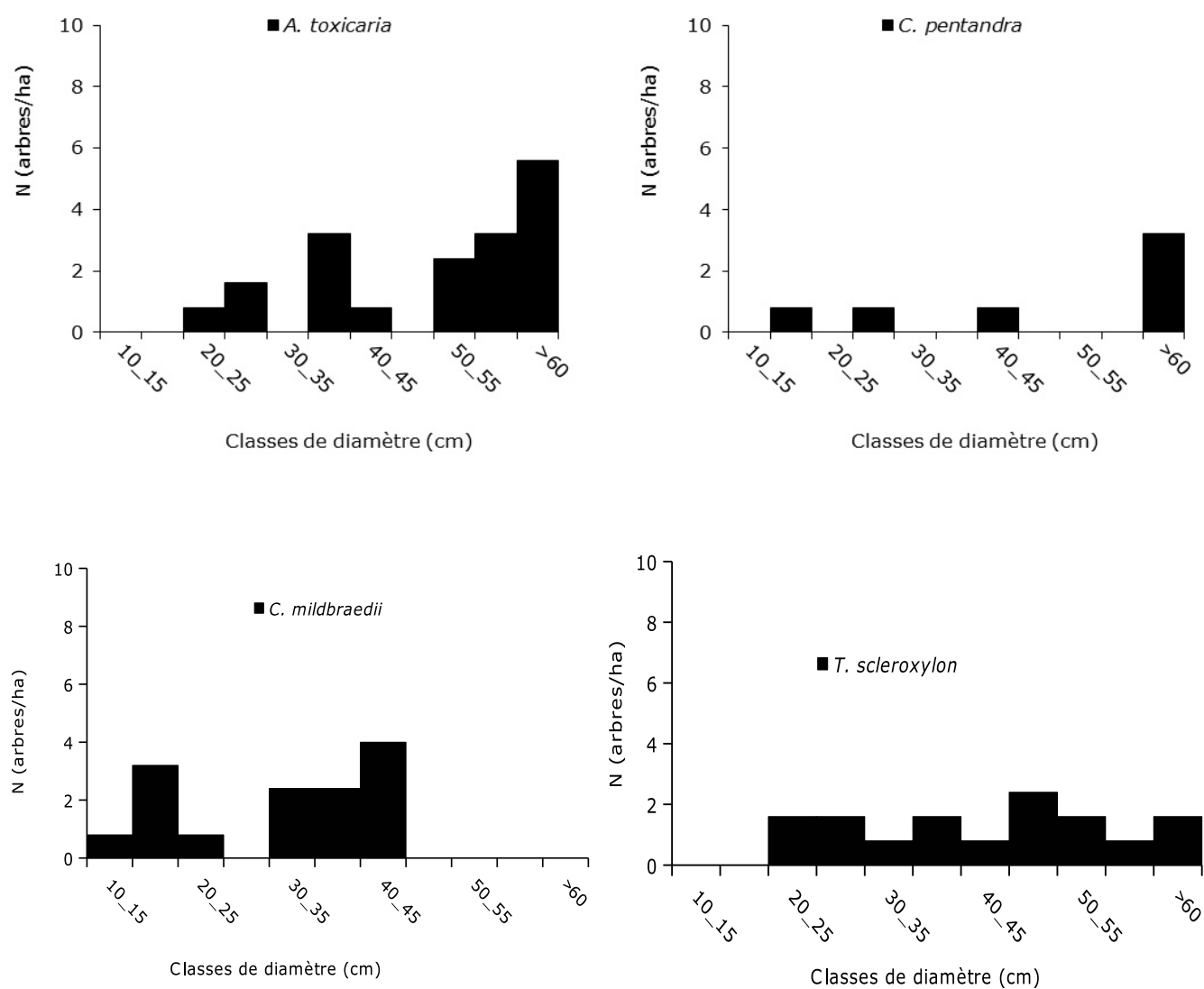


Figure 5: Structures en diamètre des espèces commerciales dans le peuplement G3.

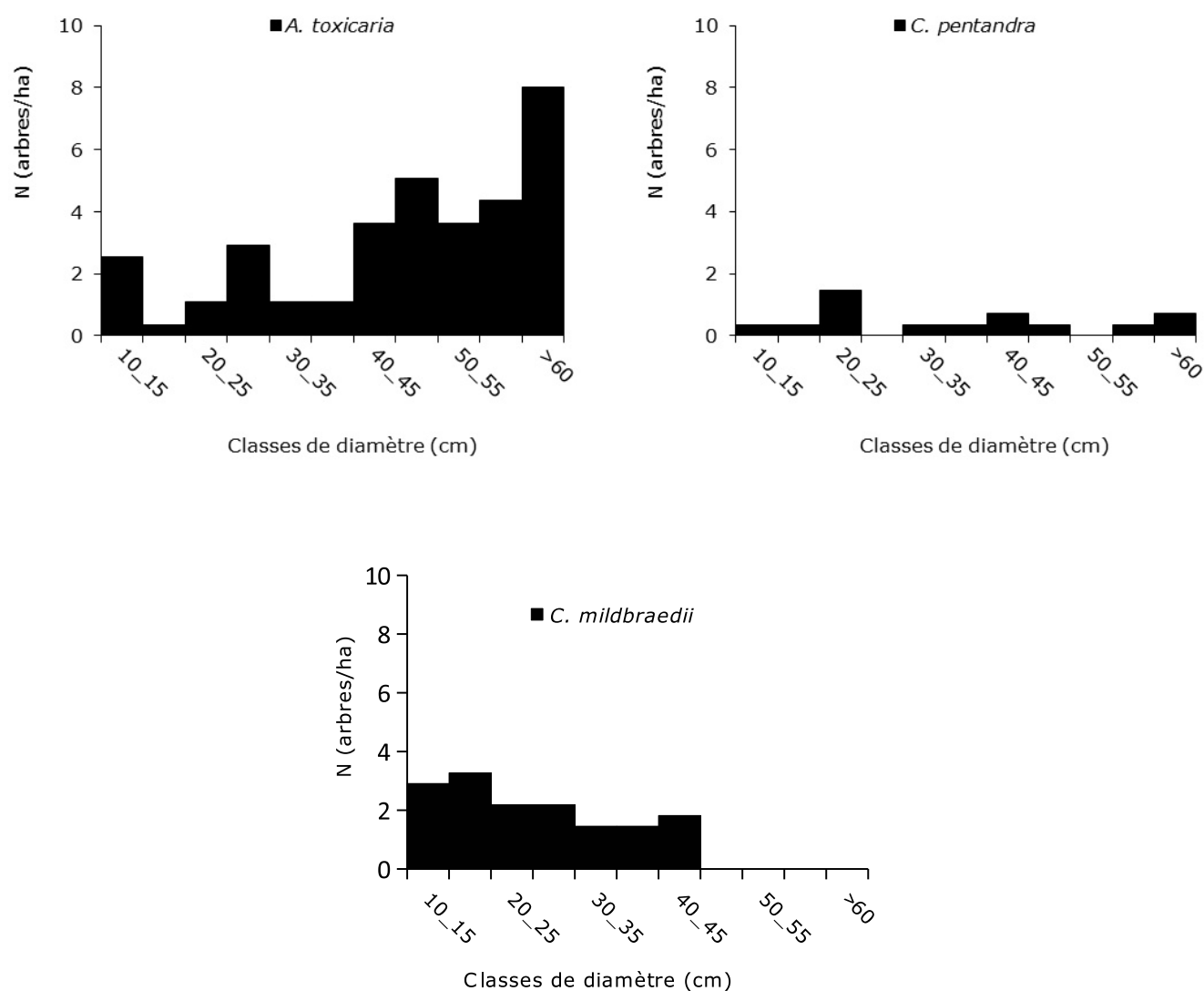


Figure 6: Structures en diamètre des espèces commerciales dans le peuplement G4.

Tableau 2
Densité de régénération (tiges/ha) dans les peuplements.

Peuplement Espèces	G1		G2		G3		G4	
	Classe 1	Classe 2	Classe 1	Classe 2	Classe 1	Classe 2	Classe 1	Classe 2
<i>A. toxicaria</i>	175	8	56	33	0	40	39	21
<i>C. pentandra</i>	0	0	0	0	0	0	0	3
<i>C. mildbraedii</i>	33	0	0	100	13	73	12	63
<i>E. angolense</i>	53	140	0	0	0	0	0	0
<i>P. angolensis</i>	0	34	0	0	0	0	0	0
<i>T. scleroxylon</i>	0	0	100	0	0	7	0	0
Total	261	182	156	133	13	120	51	87

Classe 1 ou semis : dbh < 1cm ; Classe 2 ou jeunes arbres : 1 ≤ dbh < 10 cm

En ce qui concerne *C. mildbraedii*, sa structure est relativement décroissante dans la forêt G4, et irrégulière dans les autres peuplements (Figures 3 à 6). Dans les forêts G1 à G3, on observe une absence d'arbres dans certaines classes de diamètre si bien que les arbres de l'espèce se répartissent en deux sous-populations d'allures variables.

Ces résultats suggèrent des déficits périodiques de recrutement d'arbres dans les classes de diamètre, malgré l'abondance de la régénération (33 à 100 tiges/ha) dans les quatre peuplements.

Discussion

Les méthodes d'ordination permettent d'analyser les relations entre différents éléments.

Le positionnement multidimensionnel a été utilisé par Bonou *et al.* (3) pour classer les placeaux en groupes homogènes selon leur composition floristique. Dans la présente étude, les quatre groupes identifiés ont été considérés comme des peuplements, puisqu'ils répondent au critère d'homogénéité (23).

Gradient d'humidité et abondance des espèces

La densité en espèce commerciales varie en fonction des peuplements forestiers (ANOVA, $p < 0,05$); d'où la vérification de la première hypothèse.

La plus forte densité d'espèces commerciales a été observée dans le peuplement G1, alors que le peuplement G4 en présente la plus faible densité (Tableau 1). Ces densités sont inférieures à celles des forêts de Mopri (169 tiges/ha) et d'Irobo (106

tiges/ha) en Côte d'Ivoire (11). Hormis les effets des aménagements passés et de toutes actions anthropiques, cette différence traduit l'influence des conditions agro-écologiques sur la densité d'essences commerciales dans une forêt.

En effet, les forêts étudiées en Côte d'Ivoire sont développées sous un climat plus humide que celui de Niaouli qui est situé dans le couloir sec dahoméen. Ainsi, la richesse élevée en espèces de valeur du peuplement G1 par rapport aux autres peuplements, pourrait être due à ses conditions stationnelles particulières. Ce peuplement est présent dans une zone de dépression traversée par un ruisseau ; d'où un microclimat plus humide, favorable aux espèces guinéennes. Cela explique ainsi l'inféodation à ce peuplement de *E. angolense* et de *P. angolensis*, espèces des régions où la pluviométrie annuelle excède 1600 mm (26, 34). *T. scleroxylon*, espèce des forêts denses semi-décidues caractérisées par une pluviométrie de 1100-1800 mm (4), préfère aussi les conditions écologiques de G1, comme le montrent son abondance et sa structure en diamètre. La présence et la densité de *E. angolense*, *P. angolensis* et *T. scleroxylon* dans le peuplement G1 sont alors liés à un gradient d'humidité.

Les autres espèces, les plus communes au peuplement, sont des espèces à large amplitude écologique allant des zones de forêts humides aux zones de savanes (12, 28, 29).

Néanmoins, *E. angolense* et *P. angolensis* ne se trouvent pas à leur optimum écologique comme en témoignent leurs structures en diamètre. Bien que la faible densité de *P. angolensis* ne favorise pas une bonne analyse de sa structure en diamètre, ces résultats sont différents de ceux de Favrichon (13) qui a rapporté une structure exponentielle décroissante pour *E. angolense* et *P. angolensis*, avec la présence de gros arbres. Dans la présente étude, les jeunes arbres sont insuffisants pour les deux espèces, malgré l'abondance relative des tiges de 1 à 10 cm dans la régénération. Cette situation serait due à une mortalité excessive des sujets de 1 à 10 cm de dbh et des jeunes arbres de ces espèces, compte tenu des conditions du milieu (insuffisance d'eau). L'inexistence des arbres de plus grands diamètre (≥ 40 cm) pourrait être le fruit d'une exploitation forestière frauduleuse passée par des populations.

Régénération et viabilité des populations des espèces

Les structures varient d'une espèce à l'autre et montrent que chaque espèce a ses contraintes particulières.

L'allure en cloche de la structure en diamètre de *T. scleroxylon* dans le peuplement G1 est caractéristique des espèces de lumière (31). L'inexistence des sujets de $dbh < 10$ cm témoigne d'un couvert fermé dans G1 et de mauvaises conditions écologiques pour garantir la survie de la régénération dans les autres peuplements. La faible densité de *C. pentandra*, ne permettant pas d'avoir une structure comparable aux structures caractéristiques des espèces héliophiles décrites par Pascal (31), serait aussi due à l'insuffisance de la lumière dans le sous-bois ne permettant pas à l'espèce de se régénérer (12). Ces deux espèces pionnières sont dotées d'une bonne capacité de coloniser les trouées, où la lumière est suffisante, et de maintenir leurs populations. La densité élevée des semenciers favorise l'ensemencement des trouées pour permettre à ces espèces de se maintenir dans les peuplements.

Ainsi, l'abondance de la densité de régénération de *T. scleroxylon* dans le peuplement G2 pourrait résulter du transport de ses graines par le vent, en provenance du peuplement G1.

La discussion ci-dessus suggère que le résultat de l'hypothèse 2 « la régénération n'est pas suffisante pour maintenir leurs populations en équilibre » diffère d'une espèce commerciale à l'autre.

Quant à *A. toxicaria*, espèce post-pionnière de lumière (11), son déclin, dans les peuplements G2, G3 et G4 témoigne d'une insuffisance de la régénération et d'un déficit de recrutement.

Les populations de *C. mildbraedii* connaissent aussi, de façon périodique, des déficits de recrutement dans les peuplements G1, G2 et G3. Dans ces peuplements (milieux fermés), la régénération est sporadique, bien que l'espèce soit post-pionnière et tolère l'ombrage (17). En milieu ouvert (G4), la structure décroissante, avec une bonne représentation des jeunes sujets, capables d'assurer la pérennité de l'espèce montre que *C. mildbraedii* a besoin d'un minimum d'éclairement pour amorcer son plein développement.

Il faut ouvrir les peuplements comme Geldenhuys (16) l'a recommandé, aux dépens des espèces secondaires, afin de permettre à la lumière d'atteindre le sous-bois, et de favoriser la régénération plus précisément la germination et le développement des semis des espèces commerciales. Aussi, doit-on procéder à un délianage et au dégagement du sous-bois pour permettre aux potentiels séminaux édaphiques de se développer à l'ouverture des peuplements (31). Il serait opportun de procéder à un enrichissement des peuplements en essences commerciales, afin d'augmenter leurs valeurs commerciales.

Répartition spatiale des essences commerciales dans les peuplements

La dissémination des diaspores de *P. angolensis* est assurée par des mammifères capables de parcourir de grandes distances (10). Cette espèce n'est retrouvée que dans le peuplement G1 où ses individus ont une répartition grégaire. La même répartition a été observée dans ce même peuplement pour *E. angolense* qui est une espèce ptérochore obéissant à l'anémochorie (10).

Le peuplement G1 auquel ces deux espèces sont inféodées leur offre des conditions écologiques favorables à leurs survie et croissance. C'est ce qui explique leur répartition agrégative dans ce peuplement.

Ces résultats confirment ceux de Pascal (31) qui avait démontré que la répartition spatiale peut traduire les préférences écologiques des espèces, en particulier les préférences édaphiques. De plus, *T. scleroxylon* a une répartition régulière dans le peuplement G2 alors que dans les autres peuplements, il est grégaire. On pourra remarquer la faible densité de *T. scleroxylon* dans ce peuplement (4 pieds/ha) avec des individus de diamètre élevé. Ceci pose surtout le problème de l'influence du nombre d'arbres sur les résultats de l'analyse de la structure spatiale. En effet, lorsque le nombre d'individus est faible, la distribution spatiale obtenue est généralement proche de la distribution aléatoire (24). *A. toxicaria* est une espèce ornithochore et *C. mildbraedii* est une espèce dont la dispersion est assurée par les mammifères (27). Ces deux espèces obéissent alors à la zoochorie, et ont une répartition spatiale agrégative. Ce faible rayon d'action semble suffire au maintien des espèces dans l'environnement, là où les conditions microclimatiques permettent leur établissement (7, 22). Ces résultats sont identiques à ceux obtenus par Yehouenou Tessi (36); Rimek (32); Hounkpèvi *et al.* (20). Il ressort des analyses ci-dessus que le mode de dispersion, le type de diaspore et les conditions stationnelles influencent la répartition spatiale des essences commerciales dans les peuplements de Niaouli.

Conclusions

L'objectif de la présente étude est d'identifier les besoins en aménagement de la forêt de Niaouli (Sud-Bénin), par l'évaluation des caractéristiques structurales et écologiques des essences commerciales, en fonction des peuplements forestiers. Quatre peuplements forestiers ont été identifiés sur la base de la présence-absence des essences commerciales.

La densité d'espèces commerciales varie d'un peuplement à l'autre; mais, d'une façon générale, les peuplements ont une plus faible densité en essences commerciales. Les structures en diamètre varient d'une espèce à l'autre et traduisent l'existence de contraintes spécifiques par espèce. D'une manière globale, les structures en diamètre et les densités de régénération ont révélé des menaces sur la viabilité de plusieurs espèces commerciales. Les structures spatiales révèlent plusieurs modes de dissémination des diaspores, en fonction des espèces. Le mode de dispersion, le type de diaspore et les conditions stationnelles influencent la répartition spatiale des essences commerciales dans les peuplements de Niaouli. Les interventions sylvicoles identifiées sont: l'enrichissement des peuplements en essences commerciales, afin d'augmenter leurs valeurs commerciales; le délianage et le dégagement du sous-bois pour permettre aux potentiels séminaux édaphiques de se développer à l'ouverture des peuplements; la sécurisation de la forêt pour prévenir des coupes illicites pouvant perturber les populations d'essences commerciales.

Références bibliographiques

1. Álvarez-Buylla E.R., García-Barrios R., Lara-Moreno C. & Martínez-Ramos M., 1996, Demographic and genetic models in conservation biology: applications and perspectives for tropical rain forest species, *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **27**, 387-421.
2. Awokou K.S., Ganglo C.J., Azontondé H.A., Adjakidjè V. & De Foucault B., 2009, Caractéristiques structurales et écologiques des phytocénoses forestières de la forêt classée d'Itchède (Département du Plateau, Sud-est Bénin), *Sci. Nat.*, **6**, 125-138.
3. Bonou W., Glèlè Kakaï R., Assogbadjo A.E., Fonton H.N. & Sinsin B., 2009, Characterisation of *Azelia africana* Sm. habitat in the Lama forest reserve of Benin, *Forest Ecol. Manag.*, **258**, 1084-1092.
4. Bosu P.P. & Krampah E., 2005, *Triplochiton scleroxylon* K. Schum. Louppe, D. Oteng-Amoako & AA. Brink M. (eds), *Plant Resources of Tropical Africa*. PROTA, Wageningen, Pays Bas.

5. Comita L.S., Aguilar S., Pérez R., Lao S. & Hubbell S.P., 2007, Patterns of woody plant species abundance and diversity in the seedling layer of a tropical forest, *J. Veg. Sci.*, **18**, 163-174.
6. Condit R., Ashton P.S., Baker P., Bunyavejchewin S., Gunatilleke S., Gunatilleke N., Hubbell S. P., Foster R. B., Itoh A., LaFrankie J. V., Lee H. S., Losos E., Manokaran N., Sukumar R. & Yamakura T., 2000, Spatial Patterns in the Distribution of Tropical Tree Species, *Sci.*, **288**, 1414-1417.
7. Connell JH., 1971, *On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees*. In: P.J. den Boer, P.R. Gradwell Eds. Dynamics of populations, Wageningen, PUDOC, 298-312.
8. Dallaire S., 2004, *Bases écologiques pour l'aménagement de l'habitat hivernal du caribou de la Gaspésie : le cas d'une sapinière boréale inéquienne*, Mémoire de maîtrise, 112.
9. Danquah J.A., Appiah M., Damnyag L. & Pappinen A., 2011, Population Structure of African Mahoganies in Four Forest Reserves: Implications for conservation and Management in Ghana, *J. Basic. Appl. Sci. Res.*, **1**, 539-547.
10. Doucet J.L., 2003, *L'alliance délicate de la gestion forestière et de la biodiversité dans les forêts du centre du Gabon*. Thèse de doctorat, Faculté Universitaire des Sciences Agronomiques de Gembloux (Belgique), 323.
11. Dupuy B., 1998, Bases pour une sylviculture en forêt dense tropicale humide, 328.
12. Duvall C.S., 2009, *Ceiba pentandra* (L.) Gaertn. In: Brink M, Achigan-Dako EG (eds). *Plant Resources of Tropical Africa*. PROTA, Wageningen, Pays Bas.
13. Favrichon V., 1991, *Sur quelques relations entre la croissance des arbres et la structure du peuplement en forêt semi-décidue* (République Centrafricaine). D.E.A., Paris VI, France, 40.
14. Ganglo J.C., 2005, Groupements de sous-bois, identification et caractérisation des stations forestières : cas d'un bois au Bénin, *Bois Forêts Trop.*, **285**, 35-46.
15. Ganglo J.C. & de Foucault B., 2006, Plant communities, forest site identification and classification in Toffo reserve, South-Benin, *Bois Forêts Trop.*, **288**, 25-38.
16. Geldenhuys C.J., 2010, Managing forest complexity through application of disturbance-recovery knowledge in development of silvicultural systems and ecological rehabilitation in natural forest systems in Africa, *J. For. Res.*, **15**, 3-13.
17. Hawthorne WD., 1993, *Forest regeneration after logging*. England, O.D.A, Forestry Series, 3, 52.
18. Herrero-Jauregui C., Sist P. & Casado MA., 2012, Population structure of two low-density neotropical tree species under different management systems, *Forest Ecol. Manag.*, **280**, 31-39.
19. Hitimana J., Kiyiapa J.L. & Njunge J.T., 2004, Forest structure characteristics in disturbed and undisturbed sites of Mt. Elgon Moist Lower Montane Forest, western Kenya, *Forest Ecol. Manag.*, **194**, 269-291.
20. Hounkpèvi A., Yévidé A.S.I., Ganglo J.C., Devineau J-L., Azontonde A.H., Adjakidje V., Agbossou E.K. & De Foucault B., 2011, Structure et écologie de la forêt à *Diospyros mespiliformis* Hochst. ex A.DC. et à *Dialium guineense* Willd. de la réserve de Massi (La Lama), Bénin, *Bois Forêts Trop.*, **308**, 33-46.
21. Hutchings M.J., 1997, *The structure of plant populations*. In: Crawley, M.J. (Ed.), *Plant Ecology*, Blackwell Science, Oxford, 325-358.
22. Janzen D.J., 1970, Herbivores and the number of tree species in tropical forests, *Am. Nat.*, **104**, 501-528.
23. Jayaraman K., 1999, *Manuel de statistique pour la recherche forestière*. FAO.
24. Linares-Palomino R., 2005, Spatial distribution patterns of trees in a seasonally dry forest in the Cerros de Amotape National Park, northwestern Peru, *Rev. Peru. Biol.*, **12**, 317-326
25. Makana J.R. & Thomas S.C., 2006, Impacts of selective logging and agricultural clearing on forest structure, floristic composition and diversity, and timber tree regeneration in the Ituri Forest, Democratic Republic of Congo, *Biodivers. Conserv.*, **15**, 1375-1397
26. Mapongmetsem P.M., 2007, *Pycnanthus angolensis* (Welw.) Warb. In: van der Vossen, HAM, Mkamilo GS. (eds). *Plant Resources of Tropical Africa*. PROTA, Wageningen, Pays Bas.
27. Martin P.J.A., 2008, *Influence de la fragmentation forestière sur la régénération des espèces arborées dans le Sud-Ouest de la Côte d'Ivoire*. Thèse de doctorat Univ. Genève, 2008, no. Sc. 3989.

28. Orwa C.A., Mutua A., Kindt R., Jamnadass R., Anthony S., 2009, *Agroforestry Database: a tree reference and selection guide version 4.0* (http://www.worldagroforestry.org/sites/treedbs/tree_databases.asp).
29. Oyen L.P.A., 2012, *Celtis mildbraedii* Engl. [Internet] Fiche de PROTA4U. Lemmens R.H.M.J., Louppe D. & Oteng-Amoako A.A. (Editeurs). *PROTA (Plant Resources of Tropical Africa/Ressources végétales de l'Afrique tropicale)*, Wageningen, Pays Bas. <http://www.prota4u.org/search.asp>.
30. Palm R., 2003, *Notes de statistique et d'informatique : Le Positionnement multidimensionnel: Principes et application*, 33.
31. Pascal J.P., 2003, Notions sur les structures et dynamique des forêts tropicales humides, *Rev. For. Fr. LV*, 118-130.
32. Rimek F., 1993, *Cartographie des espèces principales dans le périmètre expérimental d'étude de la forêt naturelle en zone de forêt dense humide semi-décidue. Forêt de Mopri. Abidjan, Côte d'Ivoire*, C.I.R.A.D./IDFOR, 66.
33. Ripley B.D., 1977, *Modelling spatial patterns*, Appl. Stat.-J. Roy St B., **39**, 172-212.
34. Tchinda A.T., 2008, *Entandrophragma angolense* (Welw.) C.DC. In: Louppe, D., Oteng-Amoako, A.A. & Brink, M. (Eds). *Plant Resources of Tropical Africa. PROTA*, Wageningen, Pays Bas.
35. White F., 1986, *La végétation de l'Afrique*. Mémoire accompagnant la carte de végétation de l'Afrique. UNESCO /AEFTAT / UNSO-ORSTOM. 384.
36. Yehouenou Tessi R.D., Akouehou S.G. & Ganglo C.J., 2012, Caractéristiques structurales et écologiques des populations de *Antiaris toxicaria* (Pers.) Lesch et de *Ceiba pentandra* (L.) Gaertn dans les forêts reliques du Sud-Bénin, *Int. J. Biol. Chem. Sci.*, **6**, 5056-5067.

M.M. Agbangla, Béninois, Doctorant, Université d'Abomey-Calavi, Faculté des Sciences Agronomiques, Laboratoire des Sciences Forestières, Abomey-Calavi, Bénin.

A.K.N. Aoudj, Béninois, Doctorat, Enseignant-chercheur, Université d'Abomey-Calavi, Faculté des Sciences Agronomiques, Département d'Economie de Socio-Anthropologie et de Communication pour le développement rural, Laboratoire des Sciences Forestières, Abomey-Calavi, Bénin.

G.S. Akouehou, Béninois, Doctorat, Enseignant-chercheur, Centre d'Etudes, de Recherches et de Formation Forestières, Cotonou, Bénin.

J.A. Gbetoho, Béninois, DEA, Doctorant, Doctorant, Université d'Abomey-Calavi, Faculté des Sciences Agronomiques, Laboratoire des Sciences Forestières, Abomey-Calavi, Bénin.

K. Sanon, Burkinabé, Doctorat, Chercheur, Laboratoire de Microbiologie INERA/DPF, Ouagadougou, Burkina Faso.

O. Ayina, Camerounais, Doctorat, Enseignant-chercheur, Institut Universitaire de Technologie, Douala, Cameroun.

Ch. de Cannière, Belge, Doctorat, Professeur, Université Libre de Bruxelles, Ecole Interfacultaire de Bioingénieurs, Service d'Ecologie du paysage et Systèmes de production végétale, Bruxelles, Belgique.

J.C. Ganglo, Béninois, Doctorat, Enseignant-chercheur, Université d'Abomey-Calavi, Faculté des Sciences Agronomiques, Laboratoire des Sciences Forestières, Abomey-Calavi, Bénin.