

Achille HOUNKPÈVI¹
Armand Sèdami Igor YÉVIDÉ¹
Jean Cossi GANGLO¹
Jean-Louis DEVINEAU²
Anasthase Hessou AZONTONDE³
Victor ADJAKIDJE⁴
Euloge Kossi AGBOSSOU¹
Bruno DE FOUCAULT⁵

¹ Université d'Abomey-Calavi
Faculté des sciences
agronomiques
01 BP 526, Cotonou
République du Bénin

² Cnrs-Mnhn
Umr 7206, CP 135
57, rue Cuvier
75231 Paris Cedex 05
France

³ Institut national des recherches
agricoles du Bénin
Recette principale
01 BP 884, Cotonou
République du Bénin

⁴ Université d'Abomey-Calavi
Faculté des sciences et techniques
01 BP 526, Cotonou
République du Bénin

⁵ Faculté de pharmacie
Département de botanique
BP 83
59006 Lille Cedex
France

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



Vue panoramique de la forêt classée de la Lama, Sud du Bénin.
À gauche, noyau central (forêt naturelle), séparé de la plantation
de teck (*Tectona grandis* L. f.), à droite, par une piste latérisée.
Photo A. Hounkpèvi.

RÉSUMÉ

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

La forêt naturelle de Massi au sein du massif de la Lama constitue un écosystème particulier unique au Bénin, sur vertisols argileux périodiquement inondés par les eaux de pluie. Par souci de contribution à sa protection, un inventaire phytosociologique a été réalisé suivant l'approche synusiale intégrée afin de mieux étudier la végétation spontanée de cette forêt. Il a permis d'identifier plusieurs phytocénoses dont la plus étendue s'avère être le peuplement forestier à *Diospyros mespiliformis* et *Dialium guineense*. Une étude dendrométrique et écologique de ce peuplement a été réalisée, dont les principaux résultats ont montré des densités d'arbres convenables de 230 tiges à l'hectare et une surface terrière de 14 m²/ha. En outre, la forte densité de régénération de jeunes plantes issues de semis confère à cette forêt un potentiel de résilience indiscutable. En ce qui concerne les hauteurs, *Azelia africana* et *Mimusops andongensis* présentent les valeurs les plus élevées. La distribution en classe de diamètres des arbres s'ajuste à la distribution théorique de Weibull qui présente une allure typique en « J renversé » avec une bonne représentation de tiges de petite taille. Ce travail est le point de départ d'un programme devant aboutir à une gestion éclairée de l'ensemble du massif de 1 500 hectares de la Lama, dont les principes d'action sont présentés en guise de conclusion.

Mots-clés : phytosociologie, inventaire forestier, forêt, Massi, Lama, Bénin.

ABSTRACT

STRUCTURE AND ECOLOGY OF THE *DIOSPYROS MESPILIFORMIS* HOCHST. EX A.DC. AND *DIALIUM GUINEENSE* WILLD. FOREST IN THE MASSI RESERVE (LA LAMA), BENIN

The Massi natural forest within the Lama forest reserve makes up a particular ecosystem which is unique in Benin, lying on clay vertisols that are periodically inundated with rainwater. As a contribution to its protection, a phytosociological inventory was made using an integrated synusial method for an in-depth study of the forest's spontaneous vegetation. We identified several phytocenoses, the most extensive being a population dominated by *Diospyros mespiliformis* and *Dialium guineense*. A dendrometric and ecological study of this population was then conducted, with the main results showing satisfactory tree density of 230 stems per hectare and a basal area of 14 m²/ha. Thanks to a high density of seedling regeneration, the forest clearly has significant potential for resilience. Concerning tree height, the highest values recorded were for *Azelia africana* and *Mimusops andongensis*. The diameter class distribution fits WEIBULL's theoretical "reverse J" distribution, with small-sized stems well represented. This study is the starting point for a programme designed to establish a well-informed management system for the entire 1500-hectare Lama forest, whose guiding principles are described in the conclusion.

Keywords: phytosociology, forest inventory, forest, Massi, Lama, Benin.

RESUMEN

ESTRUCTURA Y ECOLOGÍA DEL BOSQUE DE *DIOSPYROS MESPILIFORMIS* HOCHST. EX A.DC. Y DE *DIALIUM GUINEENSE* WILLD. DE LA RESERVA DE MASSI (LA LAMA), BENÍN

El bosque natural de Massi, en la formación forestal de La Lama, constituye un ecosistema particular único en Benín y se asienta en vertisoles arcillosos periódicamente inundados por aguas pluviales. Con el fin de contribuir a su protección, se realizó un inventario fitosociológico según el enfoque sinusial integrado para estudiar mejor la vegetación espontánea de este bosque. Se identificaron así varias fitocenosis, la más amplia de las cuales era la masa forestal de *Diospyros mespiliformis* y *Dialium guineense*. Se realizó un estudio dendrométrico y ecológico de esta masa y los principales resultados mostraron unas adecuadas densidades de árboles de 230 tallos por hectárea y un área basal de 14 m²/ha. Por otro lado, la alta densidad de regeneración de plantas jóvenes procedentes de semillas otorga a este bosque un indiscutible potencial de resiliencia. En lo que respecta a la altura, *Azelia africana* y *Mimusops andongensis* muestran los valores más elevados. La distribución de clases de diámetros de los árboles se ajusta a la distribución teórica de WEIBULL, que presenta un aspecto típico de "jota invertida" con una buena representación de tallos de pequeño tamaño. Este trabajo es el punto de partida de un programa que debe desembocar en una ordenación racional del conjunto de la formación forestal de 1 500 hectáreas de La Lama, cuyos principios de acción se presentan a modo de conclusión.

Palabras clave: fitosociología, inventario forestal, bosque, Massi, Lama, Benín.

Introduction

À l'échelle mondiale, les forêts couvrent 31 % des terres émergées (FAO, 2010) et jouent un rôle essentiel, et bien connu, grâce aux nombreux services écosystémiques qu'elles procurent tels que la production de bois et des produits forestiers non ligneux, la conservation de la biodiversité, le stockage de carbone, l'atténuation des effets des changements climatiques, la protection de l'eau et des sols, les services culturels et cultuels. Selon les récentes statistiques de la Fao, environ 13 millions d'hectares (ha) de forêt ont été perdus chaque année au cours de la décennie écoulée ; l'Afrique étant durement touchée par cette perte. Les forêts du Bénin couvrent environ deux millions trois cent mille hectares, elles sont malheureusement soumises à de fortes pressions anthropiques et se dégradent au rythme de 50 000 ha/an (FAO, 2009, 2010). Le Sud du Bénin, soumis à un régime de climat subéquatorial, était assez propice à l'extension des forêts denses semi-décidues, pourtant ces forêts sont depuis longtemps dégradées (AUBRÉVILLE, 1937) et ne subsistent aujourd'hui que sous forme d'une mosaïque de végétation constituée de champs et de fourrés dans lesquels les massifs originels sont réduits à des frag-

ments de forêt. D'une façon générale, les reliques de forêts ou forêts fragmentées subissent une altération écologique du fait de l'augmentation de l'intensité de la lumière, du stress de dessiccation, des perturbations de la canopée et des changements biotiques liés à leurs bordures abruptes et artificielles (LAURANCE *et al.*, 2002, cité par GILBERT *et al.*, 2006), et sont ainsi très vulnérables. Parmi les reliques de forêts au Bénin, la forêt de la Lama s'avère être un écosystème unique en raison de son substratum pédologique fait de vertisols qui imposent une flore toute particulière (HOUNKPÈVI, 2008). Malgré sa particularité, la forêt de la Lama n'échappe pas à la dégradation. En effet, à la date de son classement en réserve en 1946, elle comportait une portion de forêt dense de 11 000 ha, qui aujourd'hui n'en couvre plus que 1 900 ha. Son aménagement, sa gestion durable et la préservation de sa biodiversité sont urgents et dépendent d'une bonne connaissance de sa flore, de sa faune et de leurs interactions. Le présent article a pour objectif de décrire et de caractériser l'une des principales communautés végétales forestières de cet écosystème remarquable qu'est la forêt de la Lama.

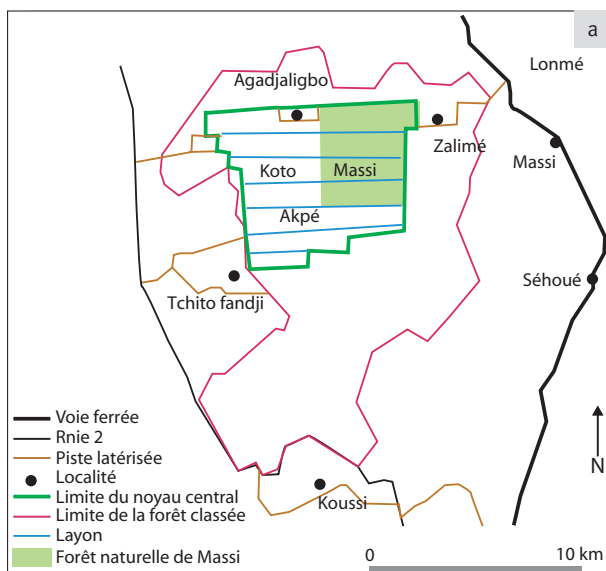


Vue panoramique de la forêt naturelle (noyau central de la forêt classée de La Lama).
Photo A. Hounkpèvi.

Milieu d'étude

La forêt naturelle de Massi (partie de la Lama) qui a fait l'objet de l'étude couvre 1 500 ha (6°56' - 6°58' de latitude Nord et 2°07' - 2°10' de longitude Est) (figure 1a et 1b). La zone jouit d'un climat de type subéquatorial avec quatre saisons dont deux pluvieuses et deux sèches. Au cours de la période allant de 1988 à 2007, la pluviosité moyenne annuelle a été de 1 123,5 millimètres et la température moyenne annuelle de 27,5 °C. La dépression de la Lama, dont fait partie le secteur forestier de Massi, est un vaste sillon orienté Est-Ouest avec un relief très peu accidenté ; l'altitude moyenne au sol est de 60 mètres (VIENNOT, 1966 ; ONAB, 2004).

Le réseau hydrographique de la forêt est diffus, composé de marigots et de cours d'eau irréguliers vers lesquels le drainage de l'eau de pluie s'effectue lentement au travers du microrelief des vertisols. Le support pédologique est constitué de vertisols et de sols sablo-argileux (SLANSKY, 1962 ; VIENNOT, 1966). Ils sont à dominance argileuse. Leur structure stable et cohérente à l'état sec fait apparaître en saison sèche des fentes de retrait dépassant parfois 1 mètre (m) de profondeur. En saison pluvieuse, le ressuyage de l'eau est faible, le sol prend l'aspect d'une boue pâteuse et la forêt s'inonde d'eau de pluie. La physionomie de la forêt est dominée par *Dialium guineense*, *Diospyros mespiliformis*, *Mimusops andongensis*, *Drypetes floribunda* et *Celtis brownei* (tableau 1a). L'espèce de valeur commerciale *Azelia africana* y est modérément abondante, mais régulièrement distribuée (PARADIS, HOUNGNON, 1977).



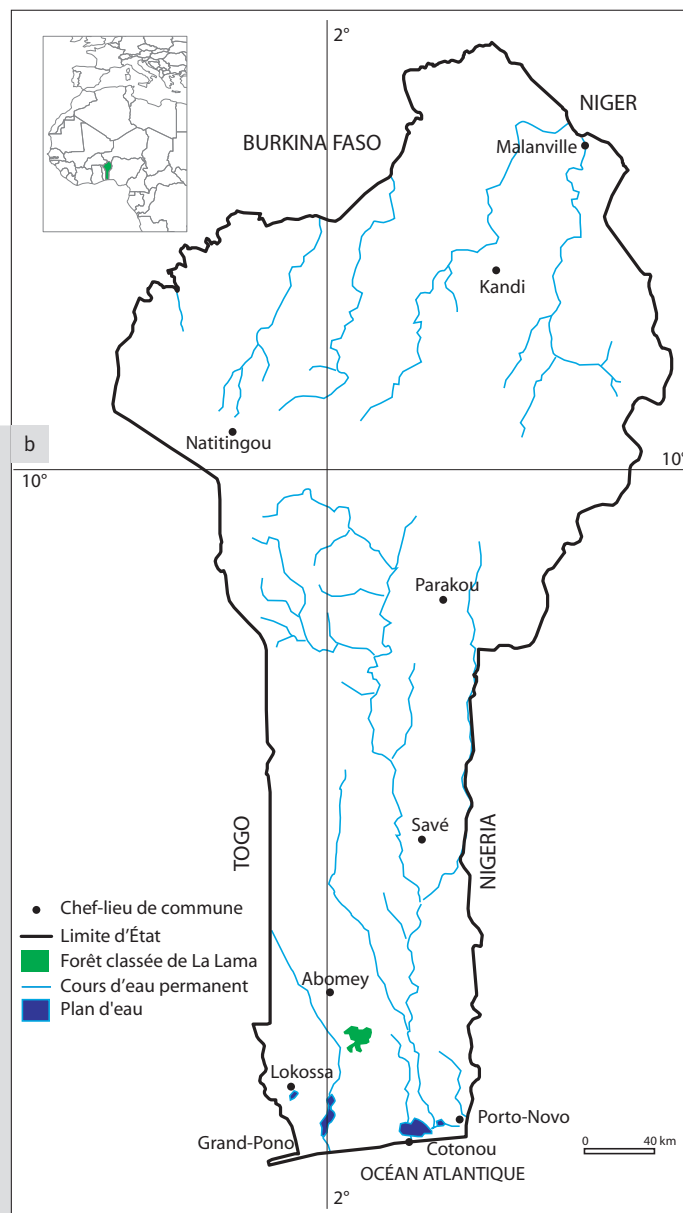
Figures 1.

- a. Localisation de la forêt naturelle de Massi au Bénin.
b. Localisation de la forêt classée de la Lama au Bénin.

Méthodologie

Étude de la végétation spontanée

Pour l'étude de la végétation naturelle de la forêt de Massi, c'est la méthode de la phytosociologie synusiale qui a été utilisée (GILLET *et al.*, 1991 ; GILLET, 2000). Elle a permis d'identifier les synusies végétales, à savoir des groupes d'espèces caractérisés par une composition floristique homogène et la prédominance d'un type morphologique (défini par rapport aux caractères architecturaux des individus des espèces à différents stades évolutifs), stratégie adaptative (stratégie spécifique des populations pour l'exploitation optimale des ressources du milieu en fonction des contraintes endogènes et exogènes ; c'est par exemple le cas des lianes qui, grâce à leur port flexueux peuvent s'enrouler sur des supports pour recueillir la lumière dans la canopée des arbres) et par un type biologique donné (adaptations morphologiques et physiologiques aux contraintes écologiques ; c'est le cas des annuelles, des herbacées vivaces, des arbustes, des arbres...). Les espèces ont été



principalement déterminées à partir des flores du Togo (BRUNEL *et al.*, 1984), du Sénégal (BERHAUT, 1971-1979), du Cameroun (AUBRÉVILLE, 1958, 1959, 1963) et de *Flora of West Tropical Africa* (HUTCHINSON, DALZIEL, 1954 à 1972). Une harmonisation a été opérée avec la flore analytique du Bénin (AKOEGNINOU *et al.*, 2006). Toutes les espèces à fleur présentes dans les synusies ont été affectées d'un coefficient d'abondance-dominance sous la forme d'une estimation globale de la densité et du taux de recouvrement (surface couverte par la projection verticale au sol du feuillage de l'espèce). L'échelle de codification utilisée pour l'abondance-dominance est celle proposée par GILLET *et al.* (1991) et GILLET (2000). Les relations spatio-temporelles des synusies identifiées ont été analysées sur la base de relevés phytocénologiques couvrant chacun six hectares, permettant d'intégrer les synusies en phytocénoses.

Tableau la.
Liste des espèces de la strate arborescente de la forêt à *Diospyros mespiliformis* et *Dialium guineense*.

N°	Espèces	Famille
1	<i>Azelia africana</i>	Caesalpiniaceae
2	<i>Albizia adianthifolia</i>	Mimosaceae
3	<i>Albizia glaberrima</i>	Mimosaceae
4	<i>Albizia zygia</i>	Mimosaceae
5	<i>Anogeissus leiocarpa</i>	Combretaceae
6	<i>Antiaris toxicaria</i>	Moraceae
7	<i>Cedrela odorata</i>	Meliaceae
8	<i>Ceiba pentandra</i>	Bombacaceae
9	<i>Cissus populnea</i>	Vitaceae
10	<i>Cissus quadrangularis</i>	Vitaceae
11	<i>Cissus rufescens</i>	Vitaceae
12	<i>Combretum hispidum</i>	Combretaceae
13	<i>Combretum paniculatum</i>	Combretaceae
14	<i>Cynometra megalophylla</i>	Caesalpiniaceae
15	<i>Dialium guineense</i>	Caesalpiniaceae
16	<i>Diospyros mespiliformis</i>	Ebenaceae
17	<i>Diospyros mombuttensis</i>	Ebenaceae
18	<i>Ficus capensis</i>	Moraceae
19	<i>Ficus ovata</i>	Moraceae
20	<i>Gymnema sylvestre</i>	Asclepiadaceae
21	<i>Lonchocarpus sericeus</i>	Fabaceae
22	<i>Milicia excelsa</i>	Moraceae
23	<i>Mimusops andongensis</i>	Sapotaceae
24	<i>Monodora tenuifolia</i>	Annonaceae
25	<i>Opilia celtidifolia</i>	Opiliaceae
26	<i>Pouteria alnifolia</i>	Sapotaceae
27	<i>Pyrenacantha vogeliana</i>	Icacinaceae
28	<i>Sterculia tragacantha</i>	Sterculiaceae
29	<i>Terminalia glaucescens</i>	Combretaceae
30	<i>Trichilia prieureana</i>	Meliaceae

Étude des facteurs stationnels

En vue de relier les facteurs écologiques aux objets phytosociologiques, l'étude édaphique a été réalisée par des analyses en laboratoire de huit échantillons de sols prélevés sur les trente premiers centimètres aux endroits représentatifs de la forêt. Les méthodes d'analyse des échantillons de sols au laboratoire sont présentées dans GANGLO et DE FOUCAULT (2006). Les pentes ont été mesurées avec un clinomètre Suunto au milieu de chaque relevé et à l'optimum écologique : sites où les espèces caractéristiques de la forêt, que sont *Diospyros mespiliformis* et *Dialium guineense*, ont les meilleures abondances-dominances.

Étude des paramètres dendrométriques

Les paramètres dendrométriques de la forêt ont été pris en compte par la mise en place de huit placettes permanentes, carrées, d'un quart d'hectare (50 m x 50 m), au sein des peuplements jugés les plus représentatifs de la forêt. Dans chaque placette, deux placeaux de 10 x 10 m ont été installés sur la diagonale pour l'étude de la régénération. Au sein de chaque placette, le diamètre traditionnel à 1,30 m du sol (Dbh, hauteur de poitrine) a été pris pour tous les arbres à diamètre supérieur ou égal à 10 centimètres (cm). La hauteur totale et la hauteur fût (hauteur du collet jusqu'à la première grosse branche) ont été mesurées à l'aide du clinomètre Suunto sur des individus des espèces caractéristiques et des espèces de valeur de la forêt, à raison de quatre individus par espèce, par classe de diamètre et par placette. Les densités des arbres de l'étage supérieur et de la régénération ont été obtenues par simple comptage. L'étude de la régénération a été menée en considérant trois classes de régénération (BONOU *et al.*, 2009) :

- classe 1, regroupant des tiges de taille inférieure à 2 m, jeunes plants issus de semis ;
- classe 2, regroupant des tiges de taille supérieure ou égale à 2 m et de diamètre inférieur à 7 cm, qualifiés de juvéniles ;
- classe 3, regroupant les sujets de taille supérieure à 2 m et compris entre 7 et 10 cm.

Traitement des données

Données phytosociologiques

Les relevés ont été constitués en matrice binaire (présence/absence codée respectivement par 1 et 0) et ceci par type de synusie. Dans cette matrice, les lignes correspondent aux espèces et les colonnes aux relevés. Au sein de chaque type de synusie, les syntaxons ont été individualisés à partir d'une classification ascendante hiérarchique réalisée avec le logiciel Statistica (STATSOFT FRANCE, 2004).

La diversité floristique des milieux a été appréciée au moyen de la richesse spécifique (S), de l'indice de diversité de Shannon (H') et du coefficient d'équitabilité de Pielou (E).

La richesse spécifique est le nombre total d'espèces de la synusie considérée. Elle est obtenue par simple comptage dans la matrice de la synusie.

L'indice de Shannon est calculé sur la base des recouvrements des espèces au sein des relevés. Il est donné par la formule suivante :



Piste latérisée entre forêt naturelle (à droite) et plantation de teck (à gauche).
Photo A. Hounkpèvi.



Zone de recasement des populations rurales (à gauche) et forêt naturelle.
Photo A. Hounkpèvi.

$$H' = - \sum P_i \log_2 P_i$$

avec $P_i = r_i/r$, où r_i est le recouvrement de l'espèce i dans le relevé considéré et r désigne la somme totale des recouvrements des espèces du relevé.

Quant au coefficient d'équitabilité de Pielou, il est donné par la relation :

$$E = H'/H'_{max}$$

avec $H'_{max} = \log_2 S$, où S désigne le nombre total d'espèces.

Il traduit le degré de diversité atteint par rapport au maximum possible.

Les synusies composantes de la phytocénose ont été comparées à travers une analyse de variance réalisée sur les paramètres de diversité floristique. En cas de différence significative au seuil de 5 %, le test de classement de moyennes de Newman-Keuls est réalisé.

Dans le souci d'objectiver l'affinité des forêts identifiées avec les paramètres physico-chimiques et topographiques du milieu, une analyse en composantes principales (Acp) a été réalisée avec le logiciel Sas 9.1 sur ces paramètres et la présence/absence des forêts.

Données dendrométriques

Les paramètres dendrométriques calculés sont :

- la densité moyenne (N en tiges/ha) ;
- le diamètre de l'arbre de surface terrière moyenne (Dg en cm) ;
- la surface terrière moyenne ;
- la contribution en surface terrière des espèces caractéristiques et des espèces de valeur de la phytocénose (Cs , en pourcentage), définie comme étant la part de l'espèce i dans la surface terrière de l'ensemble des arbres considérés :

$$Cs = 100 \frac{Gp}{G}$$

Gp étant la surface terrière des arbres de l'espèce i et G celle de l'ensemble des arbres considérés ;

- la hauteur moyenne de Lorey (H_L en m) est la hauteur moyenne des arbres, pondérée par leur surface terrière (PHILIP, 2002) :

$$H_L = \frac{\sum_{i=1}^n g_i h_i}{\sum_{i=1}^n g_i} \quad \text{avec} \quad g_i = \frac{\pi}{4} d_i^2,$$

g_i et h_i étant respectivement la surface terrière et la hauteur totale de l'arbre i .

Les arbres mesurés dans la forêt ont été répartis dans des classes de diamètre d'amplitude 5 cm et représentés par des histogrammes. Ces histogrammes ont été ajustés à la distribution théorique de Weibull à trois paramètres (RONDEUX, 1999).

Une analyse log-linéaire (ou analyse de variance basée sur le maximum de vraisemblance) a été réalisée grâce au logiciel Sas 9.1 (Sas, 2003) pour comparer dans chaque cas les classes de diamètre, la distribution en diamètre observée à la distribution théorique de Weibull et l'interaction entre les classes de diamètre et la distribution de Weibull. Cette méthode statistique est plus robuste que le traditionnel test d'ajustement de Pearson, surtout en cas de faibles effectifs des classes (RONDEUX, 1999).

Résultats

Caractéristiques structurales de la forêt

Diversité floristique

La synusie arborescente (forêt) à *Diospyros mespiliformis* et *Dialium guineense*, dite synusie unificatrice (qui confère à la forêt sa physionomie), a une fréquence relative de 100 %, un recouvrement moyen de 72 % de la surface totale de la forêt et des coefficients d'agrégation variant entre 4 et 5. Les synusies compagnes sont de types variés allant des annuelles aux arbustives. Elles ont des fréquences relatives variant de 5,6 à 94 % et des recouvrements entre 0 et 32 % de la surface occupée par la forêt. La forêt à *Diospyros mespiliformis* et *Dialium guineense* est la plus diversifiée en synusies au sein de la forêt naturelle de Massi. Elle compte au total onze synusies végétales. Le nombre total d'espèces par synusie composante varie entre 11 et 150, tandis que la moyenne par relevé varie

entre 4 et 40 (tableau Ib). L'indice de diversité de Shannon pour les synusies composantes de la forêt varie entre 1,1 et 4,04, ce qui traduit une diversité biologique moyenne de la station. Le coefficient d'équitabilité de Pielou obtenu dans les différentes synusies est en général faible (0,22 à 0,57) ; ces faibles valeurs traduisent un effet de dominance de certaines espèces de la forêt. L'analyse de variance réalisée sur les paramètres de diversité floristique des synusies montre une différence significative au seuil de 5 % quel que soit le paramètre de diversité considéré. Le test de Newman-Keuls de classement des moyennes a permis de constituer des groupes homogènes de synusies en fonction de chacun des paramètres de diversité (tableau Ib).

Tableau I b.
Diversité floristique de la forêt à *Diospyros mespiliformis* et *Dialium guineense*.

	Richesse spécifique (S)	Nombre moyen d'espèces par relevé (n)	Indice de Shannon (H')	Coefficient d'équitabilité de Pielou (E)
Synusie unificatrice				
Synusie arborescente à <i>Diospyros mespiliformis</i> et <i>Dialium guineense</i>	29	13 ^b (2)	1,89 ^b (0,33)	0,39 ^b (0,07)
Synusies compagnes				
Synusie annuelle à <i>Mucuna pruriens</i> et <i>Pouzolzia guineensis</i>	24	8 ^a (2)	2,07 ^c (0,5)	0,45 ^c (0,1)
Synusie annuelle à <i>Phyllanthus amarus</i>	16	4 ^a (3)	1,4 ^a (0,7)	0,4 ^b (0,2)
Synusie vivace basse à <i>Culcasia scandens</i>	48	13 ^b (3)	1,8 ^b (0,3)	0,32 ^a (0,05)
Variation à <i>Cissus rufescens</i> et <i>P. pinnata</i> de la synusie vivace basse à <i>Culcasia scandens</i>	80	20 ^c (5)	2,9 ^d (0,58)	0,47 ^d (0,09)
Synusie herbacée vivace basse à <i>O. burmannii</i> et <i>Armorphophalus dracontioides</i>	26	6 ^a (2)	1,7 ^a (0,6)	0,37 ^b (0,1)
Synusie herbacée vivace basse à <i>Cedrela odorata</i> et <i>A. difformis</i>	34	11 ^a (2)	1,1 ^a (0,6)	0,22 ^a (0,11)
Synusie herbacée vivace haute à <i>Cedrela odorata</i> et <i>A. difformis</i>	11	4 ^a (1)	1,4 ^a (0,45)	0,4 ^a (0,13)
Synusie herbacée vivace haute à <i>A. difformis</i>	17	6 ^a (2)	1,1 ^a (0,6)	0,3 ^a (0,14)
Synusie arbustive à <i>Celtis brownei</i> et <i>Drypetes floribunda</i>	132	40 ^d (7)	3,99 ^e (0,7)	0,57 ^f (0,09)
Synusie arbustive à <i>Lecaniodiscus cupanioides</i> et <i>Deinbollia pinnata</i>	150	39 ^d (13)	4,04 ^e (0,97)	0,54 ^e (0,13)

Dans une même colonne, les valeurs suivies de la même lettre ne sont pas significativement différentes au seuil de probabilité de 5 % d'après le test de Newman-Keuls. Les valeurs entre parenthèses représentent les écarts-types.

Paramètres dendrométriques de la forêt

La densité moyenne des arbres au sein de la forêt est de 229 tiges/ha pour une surface terrière de 13,79 m²/ha. La densité de régénération globale est de 2 069 tiges/ha et les jeunes plantes issues de semis, c'est-à-dire les individus de la classe 1, sont les plus abondantes avec une densité moyenne de 1 113 tiges/ha (tableau IIa). Les deux espèces caractéristiques de la phytocénose, *Diospyros mespiliformis* et *Dialium guineense*, présentent les plus fortes valeurs des paramètres dendrométriques tels que la densité, respectivement 108 et 33 tiges à l'hectare, le diamètre moyen quadratique, 21,49 cm et 37,92 cm, et enfin la surface terrière, 4,54 m²/ha et 3,71 m²/ha. C'est *Dialium guineense* qui détient la plus forte contribution en surface terrière vis-à-vis de la phytocénose. En ce qui concerne les hauteurs, *Azalia africana* et *Mimusops andongensis* présentent les valeurs les plus élevées, à savoir, respectivement, hauteur fût de 10,11 m et 10,06 m, et hauteur moyenne de Lorey de 21,67 m et 21,26 m (tableau IIb).

Tableau IIa.
Paramètres dendrométriques de la forêt.

Paramètres dendrométriques	N (tiges/ha)	229
	G (m ² /ha)	13,79
	Dg (cm)	28,27
Densités de régénération (tiges/ha)	Totale	2 069
	Classe 1	1 113
	Classe 2	825
	Classe 3	131

Tableau IIb.
Paramètres dendrométriques des espèces caractéristiques et de valeur de la forêt.

Espèces	N (tiges/ha)	G (m ² /ha)	Dg (cm)	Cs (%)	H _{tot} (m)	H _{fut} (m)	H _L (m)
<i>D. guineense</i>	108	4,54	21,49	32,92	15,56	7,72	16,46
<i>D. mespiliformis</i>	33	3,71	37,92	26,94	17,25	8,50	18,68
<i>M. andongensis</i>	8	0,82	34,44	5,95	21,51	11,06	21,26
<i>A. africana</i>	6	2,03	66,21	14,69	21,26	10,11	21,67
<i>A. leiocarpa</i>	6	0,89	38,88	6,48	18,65	5,10	19,13
<i>L. sericeus</i>	11	0,504	26,29	3,66	17,11	5,20	18,21
<i>C. pentandra</i>	2	0,19	33,87	1,38	12,25	6,60	17,99

La distribution en classe de diamètre des arbres de la forêt s'ajuste à la distribution théorique de Weibull et on remarque une bonne représentation des individus de la classe de 10 à 15 cm (figure 2) dominée par les sujets de *Dialium guineense*. Elle présente une allure en « J renversé ». Le paramètre « c » a une valeur de 1,029 ($1 < c < 3,6$) et montre que la distribution est asymétrique négative ou asymétrique gauche, caractéristique des peuplements multispécifiques avec prédominance d'individus jeunes ou de petit diamètre.

Chacune des populations des espèces caractéristiques et de valeur de la forêt présente des structures en diamètre de forme variée (figure 3). Les espèces telles que *Azalia africana*, *Anogeissus leiocarpa* et *Mimusops andongensis* montrent des écarts de dynamique de peuplement, que traduisent le faible recrutement en jeunes tiges et les fréquences irrégulières en fonction de la taille des arbres. Parmi les autres espèces, *Dialium guineense* présente globalement une allure exponentielle négative caractéristique des espèces sciaphiles ou semi-sciaphiles. Quant aux distributions de *Diospyros mespiliformis* et *Lonchocarpus sericeus*, il s'agit de fréquences presque équilibrées dans les classes de diamètre, ce qui permet de les classer parmi les espèces héliophiles sans contrainte majeure.

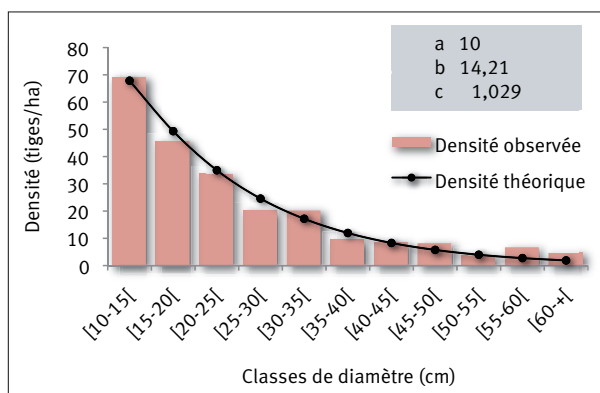


Figure 2.

Structure en diamètre de la forêt. Sur la figure, a = paramètre d'origine (ou de position) ; dans la présente étude, a est égal à 10 cm puisque le diamètre a été pris sur les sujets à hauteur de poitrine de diamètre de 10 cm. b = paramètre d'échelle ou de taille ; il est lié à la valeur centrale des diamètres des arbres du peuplement considéré. c = paramètre de forme lié à la structure en diamètre considérée. Sa valeur, 1,09, caractérise les peuplements dominés par les individus de faible diamètre.

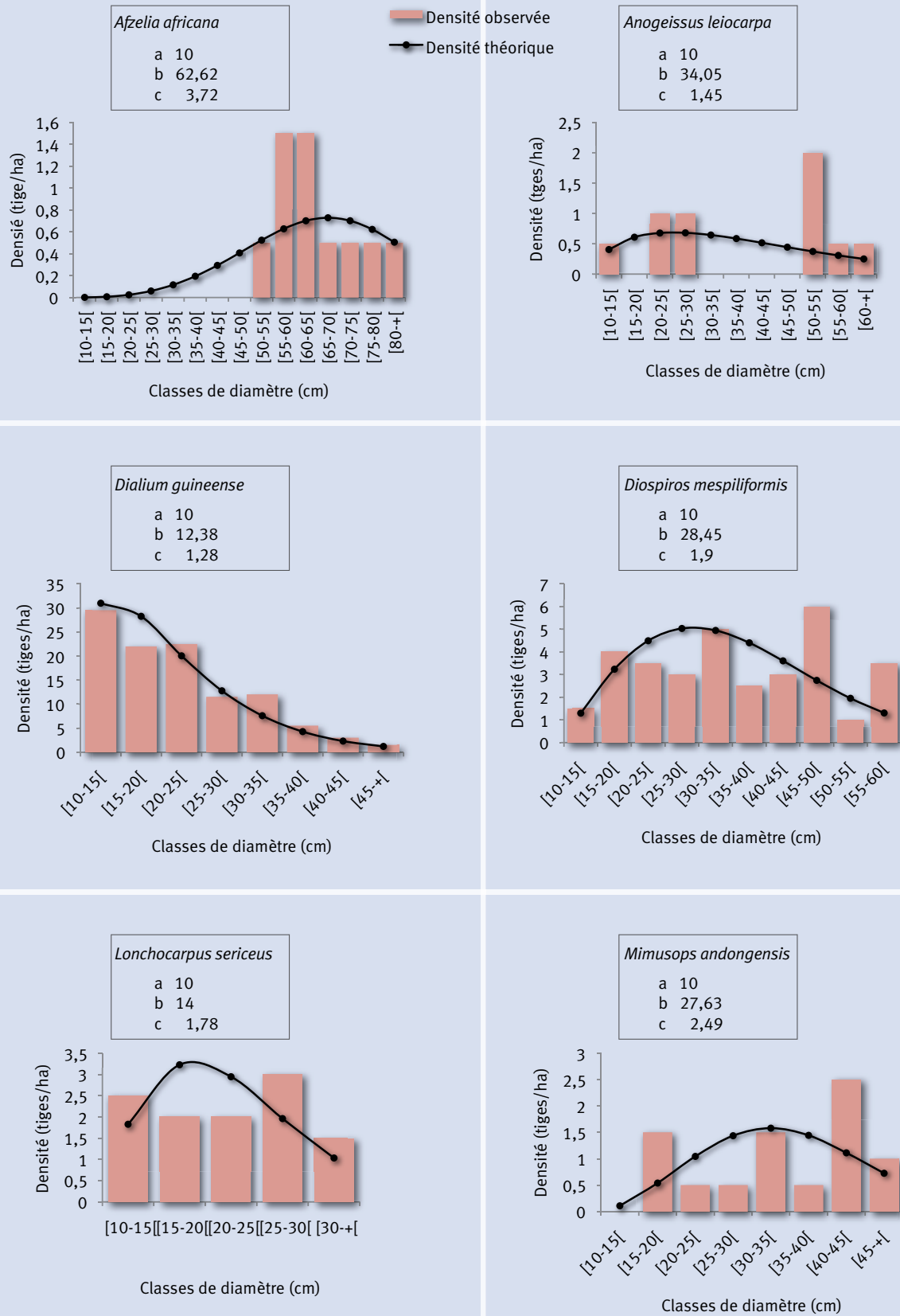
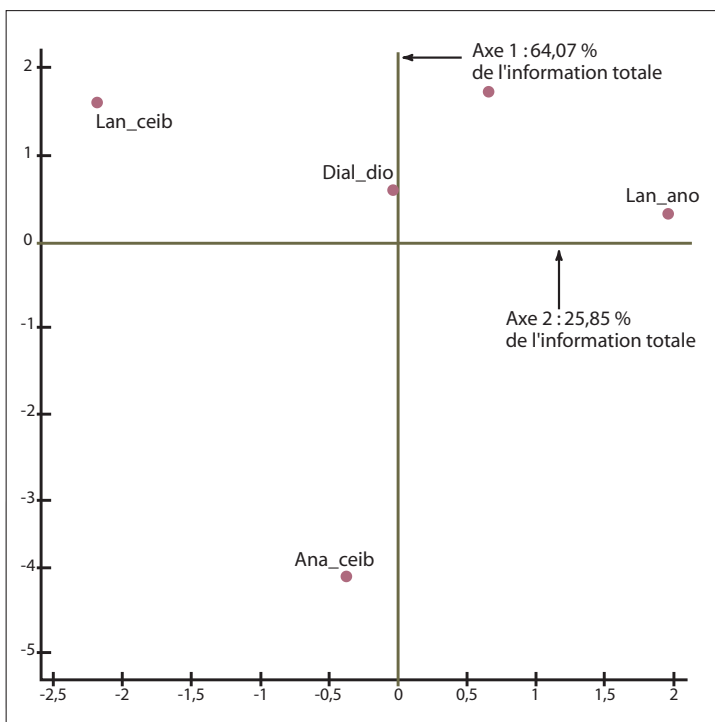


Figure 3.
Structure en diamètre des espèces de valeur de la forêt.

Affinité écologique de la forêt à *Diospyros mespiliformis* et *Dialium guineense*

La figure 4 montre la position des phytocénoses de la forêt de Massi dans le plan factoriel (1/2) de l'Acp faite sur les paramètres physico-chimiques notés dans les relevés des phytocénoses. Il apparaît que la forêt à *Diospyros mespiliformis* et *Dialium guineense* (nommée Dial_dio dans la figure 4) se trouve dans la partie positive de l'axe 1 et dans la partie négative de l'axe 2. Les tableaux IIIa et IIIb présentent respectivement les taux de variance expliqués par les axes factoriels de l'Acp et les corrélations des axes avec les paramètres physico-chimiques et topographiques des sols. Selon ces tableaux, les deux premiers facteurs expliquent 90 % de la variance totale. Le premier axe est positivement corrélé avec le pH, la matière organique (C_{org}) et le taux d'argile des sols, et négativement avec la pente. L'axe 2 est négativement corrélé avec le taux de limon grossier. Il en résulte que la mise en place de la forêt à *Diospyros mespiliformis* et *Dialium guineense* est liée aux taux d'argile, de limon grossier, de matière organique et au pH les plus élevés de la Lama. En outre, les valeurs élevées de pente (pouvant favoriser le drainage) ne sont pas favorables à sa mise en place. Toutes ces conditions du biotope de la forêt étudiée montrent sa prédisposition à l'inondation et confirment les observations de terrain sur les inondations périodiques constatées dans la forêt à *Diospyros mespiliformis* et *Dialium guineense*. Il s'avère ainsi que cette forêt se retrouve à son optimum de développement dans les zones en général mal drainées et inondables en saison pluvieuse. Les sols colonisés par la forêt sont des vertisols argileux et argilo-calcaires. La proportion d'argile dans ces sols est de 71,5 %. En outre, les résultats d'analyse des sols prélevés à l'optimum de développement de la forêt révèlent que les substrats colonisés sont légèrement acides (pH = 6), avec un taux de matière organique de 3,6 %. Les pentes notées sont quasi nulles, avec une moyenne de 1,83 % (la position spatiale de la forêt est présentée en figure 5).



Discussion

Affinité écologique et diversité floristique de la forêt

La forêt à *Diospyros mespiliformis* et *Dialium guineense* est caractéristique des sols argilo-limoneux ou argilo-sablo-limoneux inondés par engorgement pendant la saison des pluies. Elle a été également décrite par NOUMON et GANGLO (2005) dans les îlots de forêt naturelle des plantations de Koto dans les mêmes conditions synécologiques. La particularité du biotope de cette forêt périodiquement inondée peut être mise en conformité avec les résultats obtenus en forêt du Panama (ENGELBRECHT *et al.*, 2007). En effet, il y est constaté que la sensibilité des espèces à la sécheresse a un effet direct sur leur répartition en fonction de la disponibilité en eau à l'échelle locale et régionale. Selon les auteurs, les espèces qui ont une grande sensibilité à la sécheresse se développent le plus souvent sur les bordures humides des gradients climatiques. Il est ainsi possible d'en déduire que les espèces caractéristiques de la forêt étudiée, notamment *Diospyros mespiliformis* et *Dialium guineense*, ont une grande sensibilité vis-à-vis de la sécheresse. En dehors de cette sensibilité des espèces (au stress hydrique) en tant que facteur important de leur répartition, les communautés végétales sont aussi déterminées par des gradients d'éléments nutritifs : la composition spécifique des habitats forestiers, définis par rapport à un gradient trophique, met en évidence la présence d'espèces spécialisées suivant les habitats (Russo *et al.*, 2008). Ce constat, qui souligne le fondement même de la phytosociologie, est en conformité avec les résultats de la présente étude. La synusie unificatrice de la phytocénose forestière à *Diospyros mespiliformis* et *Dialium guineense* a une richesse spécifique et un coefficient d'équitabilité de Pielou plus élevés que ceux notés par NOUMON et GANGLO (2005) dans la forêt de la Lama. En effet, ces auteurs ont trouvé une richesse spécifique totale de 16 espèces et un coefficient d'équitabilité de 0,36, contre respectivement 29 espèces et 0,39 pour la forêt considérée dans l'étude présente. Les forêts denses semi-décidues de Bonou et d'I'tchède-Toffo (Sud-Est du Bénin) étudiées par SINASSON (2010) ont une richesse spécifique variant entre 123 et 187 espèces ; elles ont donc une richesse spécifique plus élevée que celle de la forêt que nous avons étudiée.

La richesse spécifique qui a été ici observée (seulement 13 espèces en moyenne par relevé de 2 ha) peut être comparée à celle de certaines forêts tropicales denses sèches et humides où CONDIT *et al.* (2006) ont noté entre 73 et 1 167 espèces sur des placettes de 50 ha. La faible richesse spécifique de la forêt à *Dialium guineense* et *Diospyros mespiliformis* doit aussi être due au caractère asphyxiant de la station qui rend celle-ci sélective vis-à-vis de certaines espèces (GANGLO, DE FOUCAULT, 2006).

Figure 4.

Plan factoriel 1/2 montrant l'affinité écologique de la forêt à *Diospyros mespiliformis* et *Dialium guineense*. Dial_dio = forêt à *Diospyros mespiliformis* et *Dialium guineense* ; Lon_ano = forêt à *Lonchocarpus sericeus* et *Anogeissus leiocarpa* ; Ano_ceib = forêt à *Anogeissus leiocarpa* et *Ceiba pentandra* ; Chro_anc = phytocénose à *Chromolaena odorata* et *Anchomanes diffiformis* ; Lon_ceib = forêt à *Lonchocarpus sericeus* et *Ceiba pentandra*.

Tableau IIIa.
Valeurs propres et variances expliquées par les axes factoriels de l'analyse en composante principale.

Axes	Valeurs propres	Différence	Proportion	Cumulée
1	5,76656159	3,44028501	0,6407	0,6407
2	2,32627659	1,82266490	0,2585	0,8992
3	0,50361169	0,10006156	0,0560	0,9552
4	0,40355013	0,40355013	0,0448	1,0000

Tableau IIIb.
Corrélations entre les paramètres physico-chimiques, topographiques et les axes factoriels de l'analyse en composante principale.

	Facteur 1	Facteur 2	Facteur 3
Argile	0,96654	- 0,22787	0,10385
C _{org}	0,93352	0,13732	- 0,31608
pH _{Kcl}	0,89049	0,40452	0,16673
pH _{eau}	0,80614	0,49705	0,31833
L _{fin}	- 0,42064	0,80907	- 0,28549
L _{gros}	- 0,44315	- 0,87464	0,17236
Pente	- 0,73539	0,51662	0,37198
S _{grossier}	- 0,80050	0,39746	0,08189
S _{fin}	- 0,98141	0,01837	- 0,08661

C_{org} = taux de matière organique ; L_{gros} = limon grossier ;
L_{fin} = limon fin ; S_{fin} = sable fin ; S_{grossier} = sable grossier.



Physionomie de la phytocénose arborescente à *Dialium guineense* et *Diospyros mespiliformis*.
Photo A. Hounkpèvi.



Sous-bois de la phytocénose arborescente à *Dialium guineense* et *Diospyros mespiliformis*.
Photo A. Hounkpèvi.

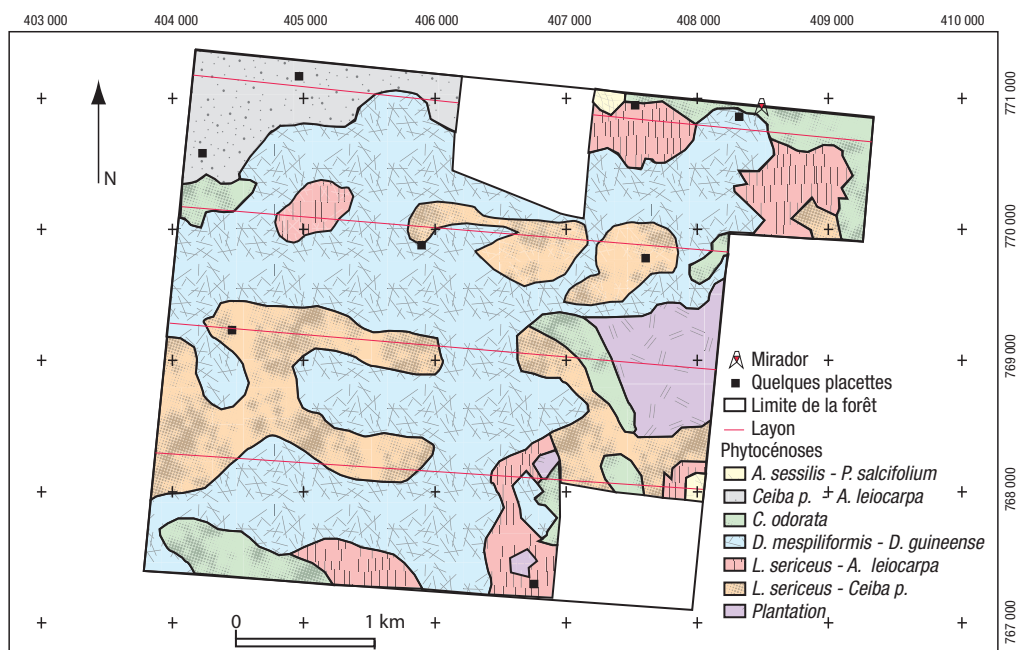


Figure 5.
Localisation de la forêt à *Diospyros mespiliformis* et *Dialium guineense* dans le secteur forestier de Massi.

Caractéristiques dendrométriques de la forêt

Dans une étude sur l'habitat de *Afzelia africana* dans la Lama, BONOU *et al.* (2009) ont identifié quatre groupes de végétation, dont le groupe G4, caractérisé en tant que forêt dense semi-décidue. Ce groupe de végétation est assez proche physionomiquement de la forêt ici étudiée, du fait de la présence en son sein de *Afzelia africana*, *Ceiba pentandra*, *Diospyros mespiliformis*, *Dialium guineense* et *Mimusops andongensis*. Ce groupe G4 présente une densité de 178 arbres/ha, un diamètre quadratique moyen de 36,9 cm, une surface terrière de 19,4 m²/ha et une hauteur moyenne de Lorey de *Afzelia africana* de 18 m (contre respectivement 229 arbres/ha et 28 cm, 13,8 m²/ha et 21,7 m pour la forêt à *Dialium guineense* et *Diospyros mespiliformis*). Les différences notées peuvent être liées à l'approche phytosociologique adoptée pour la présente étude, dans la mesure où la composition de la forêt a tenu compte de tous les types de végétation où *Dialium guineense* et *Diospyros mespiliformis* étaient représentés, alors que l'inventaire post-stratifié de BONOU *et al.* (2009) n'a tenu compte que de la partie de forêt la plus dense de la Lama pour composer le groupe G4.

Les structures en diamètre de plusieurs espèces caractéristiques de la forêt montrent que l'avenir de leurs populations peut ne pas être garanti. Lorsque, dans les peuplements naturels, la fréquence de tiges à faible diamètre (jeunes individus) est inférieure à celle des individus de grand diamètre (individus âgés), des changements négatifs en abondance de la population sont à craindre (FEELEY *et al.*, 2007) et pourraient mener à l'extinction des espèces en cause, s'il s'agit notamment d'espèces non héliophiles (dites sciaphiles). Parmi les espèces principales étudiées, seul *Dialium guineense* présente une asymétrie gauche (proportion élevée de jeunes individus en comparaison avec les individus âgés) et rassure de ce fait sur une évolution positive (augmentation de l'abondance) de sa population. Par contre, pour *Afzelia africana*, essence de valeur commerciale, un vieillissement de la population est bien noté, en conformité avec d'autres études (SOKPON, BIAOU, 2002 ; SINSIN *et al.*, 2004) constatant la faible régénération de *Afzelia africana* dans les différentes zones climatiques du Bénin, tout en avançant l'hypothèse selon laquelle le problème de régénération de l'espèce serait dû à l'inexistence d'une densité optimale de gros sujets sexuellement matures.

Conclusion :

l'aménagement et la mise en valeur de la phytocénose

Le présent travail a, certes, permis d'étudier le secteur forestier de Massi à la Lama qui est un écosystème unique au Bénin, tant du point de vue de son substratum pédologique fait de vertisols périodiquement inondés que de son cortège floristique particulier à *Diospyros mespiliformis* et *Dialium guineense* ; mais il ne s'agit que d'un pas de plus pour entreprendre les actions de protection de la biodiversité qui s'imposent. Il s'avère indispensable et urgent de renforcer les mesures de protection de la forêt contre les coupes illicites, les braconnages et les feux de végétation, et ceci en renforçant le système de gardiennage et de surveillance de la forêt. Les recherches d'accompagnement sont à poursuivre en vue de définir les contraintes auxquelles sont assujetties les espèces dont l'avenir n'est guère garanti et, par ailleurs, de caractériser la dynamique de la forêt. Dans cette optique, un réseau de soixante-dix-neuf placettes couvrant chacune 0,25 ha est mis en place dans les zones forestières en reconstitution dans la Lama. L'objectif poursuivi est de décrire les caractéristiques écologiques et structurales et la dynamique des jeunes forêts secondaires qui se développent, afin de mieux orienter les travaux d'aménagement et de gestion durable de la forêt de la Lama. Quoi qu'il en soit, il est souhaitable de mener à bien des actions sylvicoles ciblées visant à ouvrir la canopée et le sous-bois pour améliorer les conditions de germination et de survie des semis de ces espèces.

Le prélèvement parcimonieux d'espèces de valeur commerciale est possible, voire utile, non seulement pour valoriser la forêt, mais aussi pour relancer sa dynamique, ceci à condition d'agir en appliquant les techniques d'exploitation à faible impact. Enfin, pour tirer avantage de cet écosystème et compte tenu du microclimat particulier qui règne dans cette station, du fait de l'air ambiant et de l'ombrage naturel créé par les arbres entremêlés, des actions récréatives et d'ordre touristique sont ici fortement préconisées par l'équipe chargée de l'étude, qui propose en particulier une réhabilitation des circuits de visite existants et l'ouverture de nouveaux itinéraires avec des espaces de loisirs et de repos.



Sous-bois à *Culcasia scandens* de la phytocénose arborescente à *Dialium guineense* et *Diospyros mespiliformis*. Photo A. Hounkpèvi.



Piste à l'intérieur de la forêt naturelle pour les patrouilles de surveillance et de contrôle. Photo A. Hounkpèvi.



Zone marécageuse plantée de *Mitragnya inermis* au sein de la forêt naturelle. Photo A. Hounkpèvi.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Remerciements

Ces résultats ont été obtenus grâce au soutien d'Aires-Sud, un programme du ministère français des Affaires étrangères et européennes dont la gestion a été confiée à l'Institut de recherche pour le développement (Ird-Dsf).



Sous-bois à *Drypetes floribunda* de la phytocénose arborescente à *Dialium guineense* et *Diospyros mespiliformis*.
Photo A. Hounkpèvi.



Mirador de 25 mètres de haut pour la surveillance des feux de végétation.
Photo A. Hounkpèvi.

AKOEGNINOU A., VAN DER BURG W. J., VAN DER MAESEN L. J. G., 2006. Flore analytique du Bénin. Wageningen, Pays-Bas, Backhuys Publishers, 1 034 p.

AUBRÉVILLE A., 1937. Les forêts du Dahomey et du Togo. Bulletin du Comité d'études historiques et scientifiques de l'Afrique occidentale française, 20 (1-2) : 1-112.

AUBRÉVILLE A., 1958. Flore forestière soudano-guinéenne. Paris, France, Société d'éditions géographiques, maritimes et coloniales, 524 p.

AUBRÉVILLE A., 1959. La flore forestière de la Côte d'Ivoire. Nogent-sur-Marne, France, Centre technique forestier tropical, 894 p.

AUBRÉVILLE A., 1963. Classification des formes biologiques des plantes vasculaires en milieu tropical. Adansonia, 3 (2) : 221-225.

BERHAUT J., 1971-1979. Flore illustrée du Sénégal. Dakar, Sénégal, Éditions ClairAfrique, tomes I-IX, 486 p.

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 Ecology and Management, 258 (7): 1084-1092.

BRUNEL J. F., HIEPKO P., SCHOLZ H. (ÉDS), 1984. Flore analytique du Togo. Phanérogames. Englera 4. Berlin, Allemagne, Botanischer Garten und Botanisches Museum Berlin-Dahlem, 751 p.

CONDIT R., ASHTON P., BUNYAVEJCHEWIN S. *et al.*, 2006. The Importance of Demographic Niches to Tree Diversity. Science, 313 (5783): 98-101. www.sciencemag.org.

ENGELBRECHT B. M. J., COMITA L. S., CONDIT R., KURSAR T. A., TYREE M. T., TURNER B. L., HUBBELL S. P., 2007. Drought sensitivity shapes species distribution patterns in tropical forests. Nature, 447: 80-83.

FAO, 2009. Évaluation des ressources forestières mondiales 2009. Rome, Italie, Fao, Étude Forêts, 11 p.

FAO, 2010. Évaluation des ressources forestières mondiales 2010. Rapport principal. Rome, Italie, Étude Forêts, 163, 378 p.

FEELEY J. K., DAVIES S. J., NOOR M. N. S., KASSIM A. R., TAN S., 2007. Do current stem size distributions predict future population changes? An empirical test of intraspecific patterns in tropical trees at two spatial scales. Journal of Tropical Ecology, 23: 191-198.

GANGLO C. J., DE FOUCAULT B., 2006. Plant communities, forest site identification and classification in Toffo reserve, South-Benin. Bois et Forêts des Tropiques, 288 (2) : 25-38.

GILBERT B., LAURANCE F. W., LEIGH JR E. G., NASCIMENTO H. E. M., 2006. Can Neutral Theory Predict the Responses of Amazonian Tree Communities to Forest Fragmentation? The American Naturalist, 168 (3): 304-307.

- GILLET F., DE FOUCAULT B., JULVE P., 1991. Phytosociologie synusiale intégrée : objets et concepts. *Candollea*, 46 (2) : 315-340.
- GILLET F., 2000. Phytosociologie synusiale intégrée. Guide méthodologique. 4^e édition revue et corrigée. Université de Neuchâtel, Institut de botanique, Laboratoire d'écologie végétale et de phytosociologie, Suisse, 68 p.
- HOUNKPÈVI A., 2008. Contribution à la gestion durable des forêts : caractéristiques écologiques et structurales de la forêt naturelle de Massi (Lama) au Sud du Bénin. Thèse d'ingénieur agronome, Université d'Abomey-Calavi, Faculté des sciences agronomiques, Bénin, 259 p.
- HUTCHINSON J., DALZIEL J. M., 1954-1972. Flora of West Tropical Africa. Edition 2. Volumes 1-3. Revised by R. W. J. Keay and F. N. Hepper. Champaign, IL, États-Unis, Balogh Scientific Books, 1 174 p.
- MINITAB INC., 2003. MINITAB Statistical Software, Release 14 for Windows. State College, Pennsylvania.
- NOUMON J. C., GANGLO C. J., 2005. Phytosociologie appliquée à l'aménagement des forêts : cas du périmètre forestier de Koto (Département du Zou, Centre-Bénin). *Acta Botanica Gallica*, 152 (3) : 421-426.
- ONAB, 2004. Plan d'aménagement des plantations forestières de Massi : période 2004-2023. Cotonou, Bénin, Office national du bois, 52 p. + annexes.
- PARADIS G., HOUNGNON P., 1977. La végétation de l'aire classée de la Lama dans la mosaïque forêt-savane du Sud-Bénin (ex-Sud-Dahomey). Paris, Bulletin du Muséum national d'histoire naturelle, 3^e série, n° 503, novembre-décembre 1977, Botanique 34 : 168-198.
- PHILIP M. S., 2002. Measuring trees and forests. Second Edition. Wallingford, Royaume-Uni, CAB International, 311 p.
- RONDEUX J., 1999. La mesure des peuplements forestiers. Gembloux, Belgique, Presses agronomiques de Gembloux, 522 p.
- RUSSO S. E., BROWN P., TAN S., DAVIES S. J., 2008. Interspecific demographic trade-offs and soil-related habitat associations of tree species along resource gradients. *Journal of Ecology*, 96: 192-203.
- SAS, 2003. Statistical Software. Cary, NC, États-Unis.
- SINASSON S. K. G., 2010. Dynamiques des forêts naturelles de Bonou et d'Itchède-Toffo au Sud-Bénin. Mémoire de Dea, Faculté des sciences agronomiques, Université d'Abomey-Calavi, Bénin, 134 p.
- SINSIN B., EYOG MATIG O., ASSOGBADJO A. E., GAOUÉ O. G., SINADOUWIROU T., 2004. Dendrometric characteristics as indicators of pressure of *Azelia africana* Sm. trees dynamics in different climatic zones of Benin. *Biodiversity and Conservation*, 13 (8): 1555-1570.
- SLANSKY M., 1962. Contribution à l'étude du bassin sédimentaire côtier du Dahomey et du Togo. Paris, France, Éditions Technip, Mémoires du Bureau de recherches géologiques et minières, 11, 227 p.
- SOKPON N., BIAOU H., 2002. The use of diameter distributions in sustained-use management of remnant forests in Benin: case of Bassila forest reserve in North Benin. *Forest Ecology and Management*, 161 (1-3): 13-25.
- STATSOFT FRANCE, 2004. STATISTICA (logiciel d'analyse de données). Version 6. www.statsoft.com.
- VIENNOT M., 1966. Étude des sols de la dépression de la Lama et de ses bordures. Carte pédologique de reconnaissance au 1/50 000. Cotonou, Bénin, Orstom, 58 p.