

EFFETS DES SOLS ET DU TAUX DE RECOUVREMENT SUR LA MORPHOLOGIE DES ESPECES INTRODUITES DANS LES GALERIES FORESTIERES EN ZONE SOUDANO – GUINEENNE AU BENIN

L. DJODJOUWIN, R. GLELE KAKAÏ et B. SINSIN

Laboratoire d'Ecologie Appliquée, Faculté des Sciences Agronomiques, Université d'Abomey-Calavi, 01 BP 526 Cotonou, Bénin. E-mail : djodjou@yahoo.fr

RESUME

La présente étude vise à analyser le comportement de 7 espèces végétales ligneuses : *Khaya senegalensis*, *Khaya grandifoliola*, *Holoptelea grandis*, *Azelia africana*, *Terminalia superba*, *Gmelina arborea* et *Tectona grandis* introduites en plantations d'enrichissement sous 3 types de couvert végétal et de sol. A cet effet, 3 galeries forestières, de taux de recouvrement 10, 30 et 50 %, ainsi que 3 types de sol ferrugineux tropicaux hydromorphes, très hydromorphes et gravillonnaires ont été identifiés. Trois ans après l'introduction des espèces, un premier inventaire de ces formations végétales a été effectué : il s'agit d'un dénombrement exhaustif des individus survivants des 7 espèces, par type de recouvrement. Treize ans après l'introduction des plants, un second inventaire a été effectué et des mesures de hauteur totale et de diamètre à 1,30 m du sol de 10 individus, aléatoirement choisis, par espèce et par type de recouvrement, ont été effectuées. Les données collectées ont été soumises à une analyse de variance à deux facteurs fixes (taux de recouvrement et espèces) pour tester l'effet du couvert forestier. En ce qui concerne l'effet du type de sol, l'analyse log-linéaire à 3 facteurs (espèces, classes de hauteur et types de sol) a été effectuée. Les résultats montrent que les accroissements en diamètre et en hauteur des espèces ont été hautement significatifs sous un couvert végétal peu dense (10 à 30 %). Avec un recouvrement important de 50 %, *K. grandifoliola*, *H. grandis* et *A. africana* ont présenté une forme longiligne. Les espèces ont été classées en 3 catégories selon leur tempérament. *Terminalia superba*, *Tectona grandis* et *Gmelina arborea* sont des espèces plastiques. *Khaya senegalensis*, *Holoptelea grandis* et *Azelia africana* sont des espèces de pleine lumière et *Khaya grandifoliola* tolère un couvert de 50 %. Par ailleurs, les sols ferrugineux tropicaux hydromorphes ont été les plus favorables au bon développement des espèces. *Terminalia superba* et *Azelia africana* ont eu les taux de survie les plus faibles. Ces résultats montrent la nécessité d'une adéquation espèce-station afin de favoriser un meilleur développement des espèces introduites.

Mots clés : Plantations d'enrichissement, taux de recouvrement de la canopée, croissance en diamètre, Bénin.

ABSTRACT

EFFECT OF SOILS AND CANOPY COVER RATE ON THE MORPHOLOGY OF TREE SPECIES INTRODUCED IN RIPARIAN FORESTS OF THE SUDANO-GUINEAN ZONE OF BENIN

The study aimed to analyze the behavior of 7 species (*Khaya senegalensis*, *Khaya grandifoliola*, *Holoptelea grandis*, *Azelia africana*, *Terminalia superba*, *Gmelina arborea* and *Tectona grandis*) introduced in enrichment plantations under 3 cover forest rates (10, 30 and 50 %) and soils (hydromorphic, very hydromorphic and gravel). Three years after introduction of these species, a first step inventory was run in each study site to count surviving individuals among the seven species, with respect to cover scales. Thirteen years after introduction, a second inventory was carried in order to measure total height and diameter, at 1.30 m above ground, on 10 individuals randomly selected by species and by cover scale. Collected data were subjected to an analysis of variance with two fixed factors (cover scale and species) to test the effect of canopy cover. The effect of soil type was assessed using a log-linear analysis, with 3 factors : species, class height and soil types. Results show that, on average, the increase in species diameter and height was found

to be greater under light-forest cover (10 to 30 %) regardless of species. With a denser coverage (50 %), *K. grandifoliola*, *H. grandis* and *A. africana* presented a more slender form. The investigated species can be classified into 3 categories, according to their temperament. *Terminalia superba*, *Terminalia grandis* and *G. arborea* are plastic species. *Khaya senegalensis*, *H. grandis* and *A. africana* are full-light species and *Khaya grandifoliola* may tolerate a dense cover. In addition, hydromorphic soils were found to be favorable to the good development of the species. *Terminalia superba* and *A. africana* had the lowest rates of survival. Our findings suggest the need to account for species-station adequacy, as far as favoring a better development of the introduced species is concerned.

Keywords : Enrichment plantations, diameter growth, canopy cover rate, Benin.

INTRODUCTION

Le développement morphologique des arbres en forêt relève des croissances en hauteur et en diamètre, qui ne sont pas nécessairement harmonieuses. Chez les jeunes arbres, la hauteur est généralement supérieure ou égale à 100 fois le diamètre (Riera et Lescure, 1989). La morphologie des arbres varie en fonction de la vigueur des individus. Ainsi, les arbres juvéniles ont tendance à croître en hauteur afin d'atteindre la lumière ; installés dans la voûte, la croissance en diamètre prend le relais, assurant de la sorte, une meilleure exploitation de l'espace occupé (Oldeman, 1974). La croissance des arbres se définit comme l'ensemble des phénomènes biologiques qui se traduisent par une augmentation irréversible de leur poids et de leurs dimensions ou des organes qui les composent (Champagnat *et al.*, 1969). Elle est surtout affectée par des facteurs environnementaux que sont : la quantité de lumière disponible pour la photosynthèse, la température ambiante, l'humidité relative de l'air, la teneur en eau du sol, la qualité et la quantité des éléments nutritifs disponibles (De La Mensbrughe, 1966). Par ailleurs, la densité du couvert forestier affecte considérablement la température et la lumière en surface et conséquemment, la croissance des arbres. Sous découvert, les coups de soleil peuvent provoquer la brûlure d'espèces sciaphiles, provoquant ainsi, le dessèchement ou le retard de croissance des individus. Dans les peuplements stratifiés, la disponibilité en lumière des individus dominés est faible, ce qui réduit l'activité photosynthétique, et, conduit progressivement à leur élimination (Nwoboschi, 1982). Le développement morphologique des espèces forestières est particulièrement affecté par la lumière et le sol (Koumba Zaou *et al.*, 1998).

L'objectif de la présente étude est donc d'analyser les comportements, selon 3 types de sol et de couverts forestiers, pour 5 espèces locales : *T. superba*, *H. grandis*, *K. grandifoliola*, *K. senegalensis*, *A. africana* et deux espèces exotiques *T. grandis* et *G. arborea* introduites en plantations d'enrichissement dans les galeries forestières, en zone Soudano-Guinéenne, au Bénin.

MATERIEL ET METHODES

MILIEU D'ETUDE

La zone Soudano-Guinéenne, lieu des stations d'étude (Figure 1), est caractérisée par un régime pluviométrique unimodal. Les quantités moyennes annuelles de pluie sont de 1 200 mm de pluies, réparties d'avril à octobre. Les températures moyennes annuelles varient entre 26 °C et 27 °C. L'humidité relative est élevée durant les mois de juillet à septembre, où elle varie entre 95 et 98 % mais, elle est faible en saison sèche (10 % en janvier et février) à cause de l'harmattan qui souffle dans la zone. Les sols de cette région sont en majorité ferrugineux tropicaux (Sokpon et Biao, 2002). Les sols hydromorphes sont à texture généralement sablo - limoneuse, avec la présence d'argile dans les horizons inférieurs. Ils ne présentent aucun risque de dessèchement en saison sèche. Ils sont riches en matières organiques dans les horizons supérieurs jusqu'à une profondeur de 35 cm. On retrouve très peu d'éléments grossiers dans les horizons supérieurs.

Les sols très hydromorphes sont caractérisés par des phénomènes d'hydromorphie dès les premiers cm de la surface du sol. La texture générale est limono - argileuse, avec des possibilités d'engorgement temporaire

importantes et un taux d'argile de 12,3 % (Hincourt, 1992) en surface augmentant ainsi les risques de dessèchement et de craquellement en saison sèche.

Les sols gravillonnaires de surface sont des sols ferrugineux tropicaux à charge concrétionnaire importante. Ceux-ci sont parfois sujets à l'érosion qui décape chaque année la couche arable, favorisant ainsi l'affleurement d'une

cuirasse latéritique. La texture générale est surtout sableuse (sable grossier).

La végétation naturelle de la région est composée de formations forestières denses, de savanes et de galeries forestières. Les peuplements enrichis sont des galeries forestières dégradées (Figure 1) présentant différentes physionomies végétales avec une seule strate arborescente.

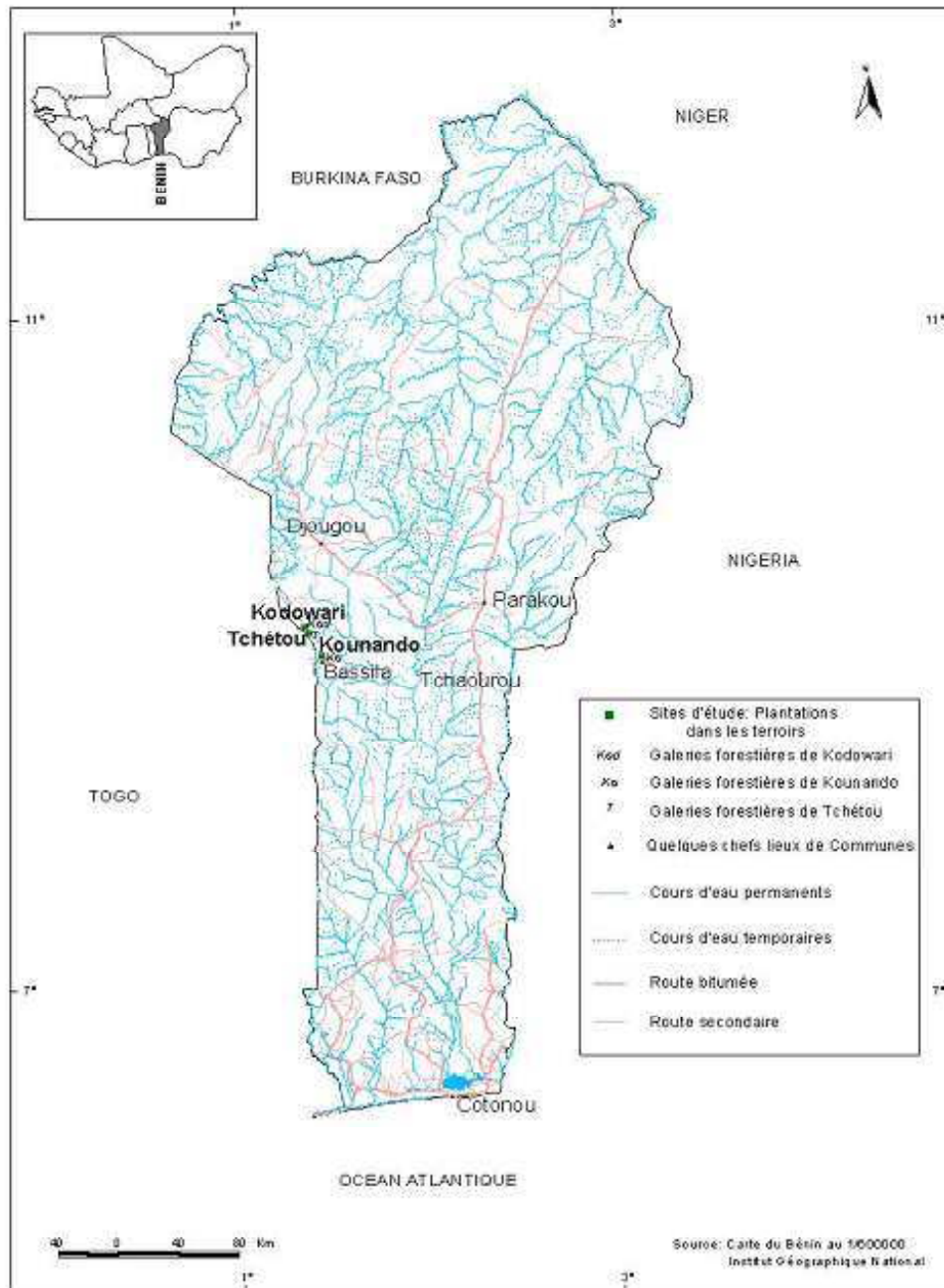


Figure 1 : Galeries forestières de Kodowari, Kounando et Tchétou dans la région de Bassila (République du Bénin, Afrique de l'Ouest), site d'étude.

Riparian forests of Kodowari, Kounando et Tchétou in Bassila region (Benin Republic, West Africa) of the study site.

COLLECTE DES DONNEES

Effets du type de couverts forestiers

Trois galeries forestières de superficies voisines ont été identifiées pour l'introduction des 7 espèces. Une première galerie de 2,9 ha fortement dégradée et qui a un taux moyen de recouvrement estimé à 10 %. Les espèces de la strate arborescente, encore présentes, sont *Khaya senegalensis*, *Berlinia grandiflora*, *Lonchocarpus sericeus* et *Diospyros mespiliformis*. Une deuxième galerie de 3 ha moyennement dégradée a un taux moyen de recouvrement estimé à 30 %. Les espèces de la strate arborescente, encore présentes, sont *Khaya senegalensis*, *Khaya grandifoliola*, *Antiaris toxicaria* et *Albizia ferruginea*. Une troisième galerie de 3,1 ha faiblement dégradée a un taux moyen de recouvrement estimé à 50 %. Les espèces de la strate arborescente présentes, sont *Khaya senegalensis*, *Khaya grandifoliola*, *Antiaris toxicaria*, *Albizia*

ferruginea, *Milicia excelsa* et *Pentadesma butyracea*. Les plants sont introduits dans les galeries par la méthode de layons (Figure 2).

Le taux moyen de recouvrement a été obtenu en faisant le rapport entre les aires de projections verticales des couronnes des arbres et l'aire de la galerie.

Le tableau 1 indique le nombre de plants introduits par espèce et par taux de recouvrement. Tous les plants introduits ont été produits en pépinière durant 3 mois.

Les plants survivants ont été identifiés et comptés de manière exhaustive par espèce et par galerie forestière. Treize années après leur introduction, 10 plants, par espèce et par galerie forestière, ont été sélectionnés par échantillonnage aléatoire simple. Chaque plant ainsi sélectionné est géo référencé, mesuré et marqué à la peinture. Les mesures ont été effectuées sur un total de 210 plants et ont concerné la hauteur totale et le diamètre à 1,30 m du sol.

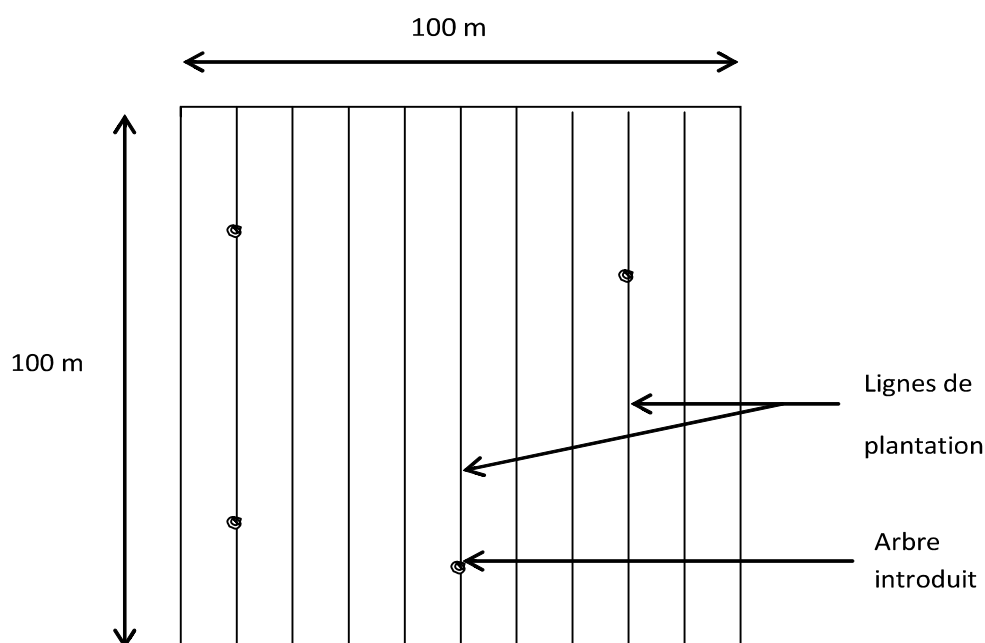


Figure 2 : Schéma du dispositif d'installation des plants dans les galeries forestières au Bénin.

Scheme of plants installation in riparian forests in Benin.

Tableau 1 : Nombre de plants introduits par espèce et par taux de recouvrement au Bénin.*Number of introduced plants per specie and per canopy cover rate in Benin.*

Taux de recouvrement de la canopée (%)	Nombre d'espèces						
	<i>K.g</i>	<i>K.s</i>	<i>H.g</i>	<i>A.a</i>	<i>T.s</i>	<i>T.g</i>	<i>G.a</i>
10	143	60	98	124	158	129	29
30	275	159	66	126	154	96	41
50	197	1 086	408	660	930	1 160	371

Légende : *Aa* = *Azela africana* ; *Ga* = *Gmelina arborea* ; *Hg* = *Holoptelea grandis* ; *Kg* = *Khaya grandifoliola* ; *Ks* = *Khaya senegalensis* ; *Tg* = *Tectona. Grandis* ; *Ts* = *Terminalia superba*.

Effets du type de sol

Les types de sols rencontrés au niveau des 3 galeries sont identiques : les sols hydromorphes, les sols très hydromorphes et les sols gravillonnaires de surface. Les caractéristiques de chaque type de sol sont décrites dans les tableaux 2, 3 et 4 et les figures 3, 4 et 5. Après la cartographie pédologique des galeries forestières, les plants installés par type de sol ont été identifiés. Le tableau 5 indique le nombre

de plants installés par espèce et par type de sol. Trois années après leur introduction, les hauteurs totales de tous les plants survivants par espèce et par type de sol ont été mesurées à l'aide du mètre pliant de 2 m, de la règle plate graduée de 50 cm et de la perche graduée d'une hauteur de 4,5 m. Ce sont 5206 plants qui ont été mesurés, soit 4972 plants sur les sols hydromorphes, 79 plants sur sols très hydromorphes et 215 plants sur sols gravillonnaires.

Tableau 2 : Caractéristiques pédologiques du sol hydromorphe d'après Hincourt (1992) au Bénin.*Hydromorphic soil specifications (Hincourt, 1992) in Benin.*

N° horizon	Profondeur (cm)	Eléments grossiers (%)	Eléments fins (EF) (%)			Matière organique totale (%)		N (%)	C/N
			A	L	S	C	M.O		
1	0 - 15	9,1	6,6	5,6	87,8	0,5	0,9	0,04	12,9
2	15 - 35	8,2	4,3	9,1	86,6	0,2	0,3	0,02	9,3
3	35 - 70	6,1	6,4	8,9	84,7	< 0,1	< 0,2	-	-
Profondeur horizon (cm)	Acidité		Bases échangeables (méq/100g)					P échangeable mg/100g	C.E.C méq/100g
	pH _{eau}	pH _{Kcl}	Na	K	Ca	Mg	S		
0 - 15	5,2	4,9	trace	0,05	1,30	0,58	1,93	1,5	3,1
15 - 35	4,6	4,1	trace	0,10	0,15	0,17	0,42	0,2	1,1
35 - 70	5,5	4,8	trace	0,10	0,25	0,17	0,52	0,3	5,8

Légende : A = argile ; L = limon ; S = sable ; C = carbone ; M. O. = Matière organique ; N = azote ; Na = Sodium ; K = Potassium ; Ca = Calcium ; Mg = Magnésium ; S = Soufre ; P = Phosphore ; Cl = Chlore ; C.E.C = Capacité d'Echange Cationique.

Tableau 3 : Caractéristiques pédologiques du sol très hydromorphe au Bénin (Hincourt, 1992).*Very hydromorphic soil specifications in Benin (Hincourt, 1992).*

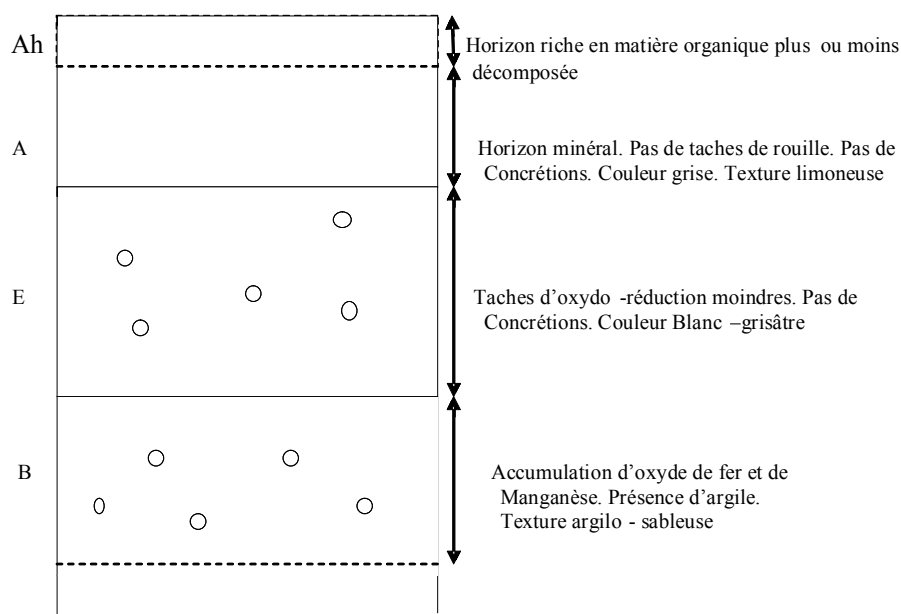
N° horizon	Profondeur (cm)	Eléments grossiers (%)	Eléments fins (EF) (%)			Matière organique totale (%)		N (%)	C/N
			A	L	S	C	M.O		
2	5 - 25	2,4	12,3	20,9	66,8	0,2	0,3	0,02	9,7
3	25 - 75	7,0	18,7	15,7	65,6	0,1	0,2	0,02	7,0
4	75 - 90	12,4	18,8	9,5	71,7	< 0,1	< 0,2	-	-
Profondeur horizon (cm)	Acidité		Bases échangeables (mécq/100g)					P échangeable mg/100g	C.E.C méq/100g
	pH _{cau}	pH _{Kcl}	Na	K	Ca	Mg	S		
5 - 25	4,1	3,5	0,04	0,05	0,20	0,25	0,55	1,0	1,6
25 - 75	3,9	3,6	trace	0,08	0,55	0,58	1,21	0,7	3,4
75 - 90	6,2	5,4	0,22	0,08	1,60	1,42	3,32	0,1	5,4

Légende : A = argile ; L = limon ; S = sable ; C = carbone ; M. O. = Matière organique ; N = azote ; Na = Sodium ; K = Potassium ; Ca = Calcium ; Mg = Magnésium ; S = Soufre ; P = Phosphore ; Cl = Chlore ; C.E.C. = Capacité d'Echange Cationique

Tableau 4 : Caractéristiques pédologiques du sol gravillonnaire de surface au Bénin (Hincourt, 1992).*Gravel soil specifications in Benin (Hincourt, 1992).*

N° horizon	Profondeur (cm)	Eléments grossiers (%)	Eléments fins (EF) (%)			Matière organique totale (%)		N (%)	C/N
			A	L	S	C	M.O		
1	0-12	8,8	10,7	7,8	81,5	0,4	0,7	0,04	10,3
2	12-30	19,2	24,1	9,4	66,5	0,2	0,4	0,03	7,9
Profondeur horizon (cm)	Acidité		Bases échangeables (mécq/100g)					P échangeable mg/100g	C.E.C méq/100g
	pH _{cau}	pH _{Kcl}	Na	K	Ca	Mg	S		
0 - 12	5,2	4,9	0,04	0,13	0,80	0,66	1,64	0,2	4,7
12 - 30	4,6	4,0	trace	0,23	0,30	0,50	1,03	0,1	4,8

Légende : A = argile ; L = limon ; S = sable ; C = carbone ; M. O. = Matière organique ; N = azote ; Na = Sodium ; K = Potassium ; Ca = Calcium ; Mg = Magnésium ; S = Soufre ; P = Phosphore ; Cl = Chlore ; C.E.C. = Capacité d'Echange Cationique

**Figure 3** : Caractéristiques d'un profil pédologique sur sol hydromorphe au Bénin.*Specifications of hydromorphic soil profile in Benin.*

Légende : Ah = matière organique en décomposition ; A = matière organique décomposée ; E = Horizon éluvial ; B = accumulation des sesquioxydes et argiles ; OO = Tâches d'hydromorphie.

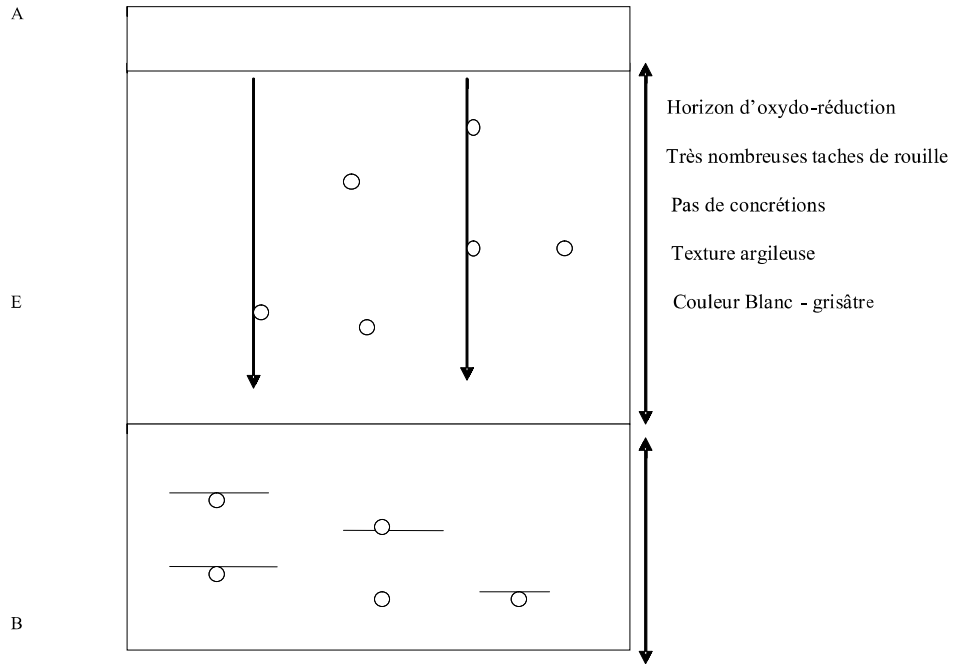


Figure 4 : Caractéristiques d'un profil pédologique sur sol très hydromorphe au Bénin.

Specifications of very hydromorphic soil profile in Benin.

Légende : A = Horizon minéral ; E = Horizon lessivé (éluvial) ; B = accumulation d'argile et de sesquioxydes ; OO = Tâches d'hydromorphie (oxydation - réduction).

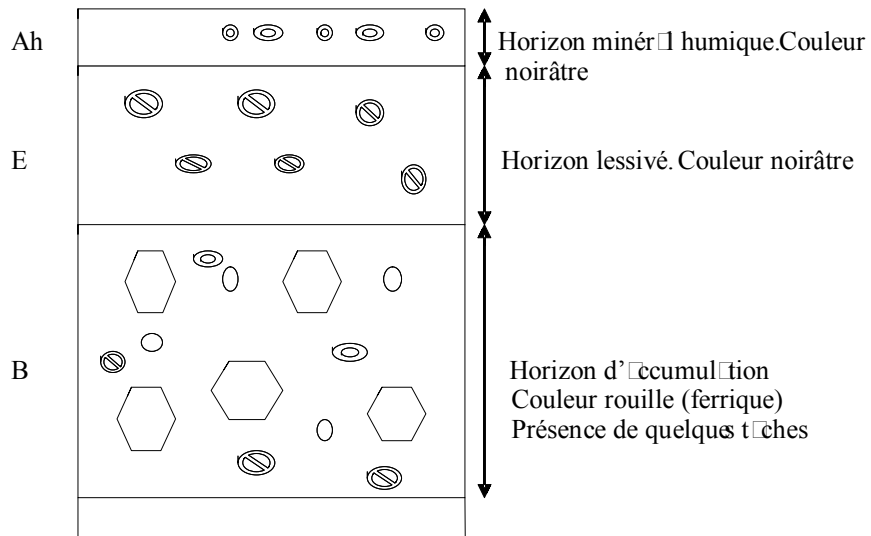


Figure 5 : Caractéristiques d'un profil pédologique sur sol gravillonnaire au Bénin.

Specifications of gravel soil profile in Benin.

Légende : Concrétions de petites dimensions ; Concrétions de dimensions moyennes ; Blocs de gravillons (cilloux) ; Tâches dispersées de rouille.

Tableau 5 : Nombre de plants introduits par espèce et par type de sol au Bénin.*Number of introduced plants per specie and type of soil in Benin.*

Type de sol	Espèces introduites dans les galeries forestières						
	<i>K.g</i>	<i>K.s</i>	<i>H.g</i>	<i>A.a</i>	<i>T.s</i>	<i>T.g</i>	<i>G.a</i>
Hydromorphe	625	1 104	416	485	790	1 201	351
Très hydromorphe	11	0	9	10	17	32	0
Gravillonnaire	2	83	10	16	20	81	3

Légende : *Aa* = *Azelia africana* ; *Ga* = *Gmelina arborea* ; *Hg* = *Holoptelea grandis* ; *Kg* = *Khaya grandifoliola* ; *Ks* = *Khaya senegalensis* ; *Tg* = *Tectona grandis* ; *Ts* = *Terminalia superba*.

TRAITEMENT DES DONNEES

Effet du taux de recouvrement sur le taux de survie des espèces introduites

Une analyse log-linéaire à deux facteurs (espèces et taux de recouvrement) a été réalisée pour comparer les espèces suivant leur taux de survie dans chaque type de recouvrement. Par ailleurs, l'histogramme montrant l'évolution du taux de survie des espèces en fonction des taux de recouvrement a été construit et analysé.

Effet du taux de recouvrement sur la morphologie des espèces introduites

Pour mesurer l'effet du taux de recouvrement sur la morphologie des espèces introduites, une analyse de variance à deux facteurs fixes (taux de recouvrement et espèces) a été effectuée sur le diamètre, la hauteur et le facteur d'élanement (rapport entre la hauteur et le diamètre à 1,3 m des arbres). En cas d'interaction significative entre les deux facteurs pour une variable donnée, un diagramme d'interaction des facteurs est établi et analysé.

Effet du type de sol sur le taux de survie et la croissance en hauteur des espèces introduites

Pour tester l'effet du type de sol (sol hydromorphe, très hydromorphe et gravillonnaire) sur le taux de survie, nous avons comparé les nombres moyens d'individus rencontrés sur chaque type de sol par espèce. Quant à l'effet du type de sol sur la hauteur totale des sept espèces introduites, une analyse log-linéaire à trois facteurs (espèces, classes de hauteur et types de sol) a été effectuée (Caswell, 1989). Lorsqu'une différence significative est notée au niveau de l'interaction de deux facteurs, le

diagramme d'interaction est réalisé. Les classes des hauteurs considérées étaient : C1 : 0 - 1 m ; C2 : 1 - 2 m ; C3 : 2 - 3 m et C4 : 3 - 4 m.

RESULTATS

EFFET DU TAUX DE RECOUVREMENT SUR LE TAUX DE SURVIE DES ESPECES INTRODUITES

Les résultats de l'analyse log-linéaire effectuée pour comparer les taux de survie des espèces suivant le type de couvert indique qu'il n'existe pas de différence significative, tant au niveau des espèces que du type de couvert (Prob. = 1). De ce fait, le type de recouvrement n'a pas influencé, de manière significative, le taux de survie des espèces introduites (Figure 6). Toutefois, cette figure permet aussi de montrer que le taux de survie a été plus important pour la plupart des espèces introduites sous le taux de recouvrement de 30 %. Tandis que sous tous les types de recouvrement, *T. superba* et *A. africana* ont eu les taux de survie les plus faibles.

EFFET DU TAUX DE RECOUVREMENT SUR LA MORPHOLOGIE DES ESPECES INTRODUITES

Les résultats de l'analyse de variance indiquent que le recouvrement, l'espèce, ainsi que leur interaction, induisent des différences hautement significatives sur le diamètre, la hauteur et le facteur d'élanement (Tableau 6).

Les valeurs moyennes de hauteur, de diamètre et du facteur d'élanement obtenues ainsi que leurs diagrammes d'interaction montrent que sous les 3 types de recouvrement (10, 30 et 50 %), les diamètres atteints par *G. arborea*

sont plus gros que ceux des autres espèces (Figure 7). Le diamètre a diminué avec l'augmentation du taux de recouvrement. Par contre, *A. africana* et *H. grandis* ont été les espèces ayant les diamètres les plus petits pour les 3 types de recouvrement (Figure 7). De même, les hauteurs atteintes par *G. arborea* ont été plus importantes que celles

des autres espèces pour les 3 types de recouvrement.

K. senegalensis a montré la plus faible hauteur pour les 3 types de recouvrement (Figure 8). *Gmelina arborea*, *K. senegalensis*, *T. grandis* et *T. superba* ont été les plus stables sous les 3 types de recouvrement (Figure 9).

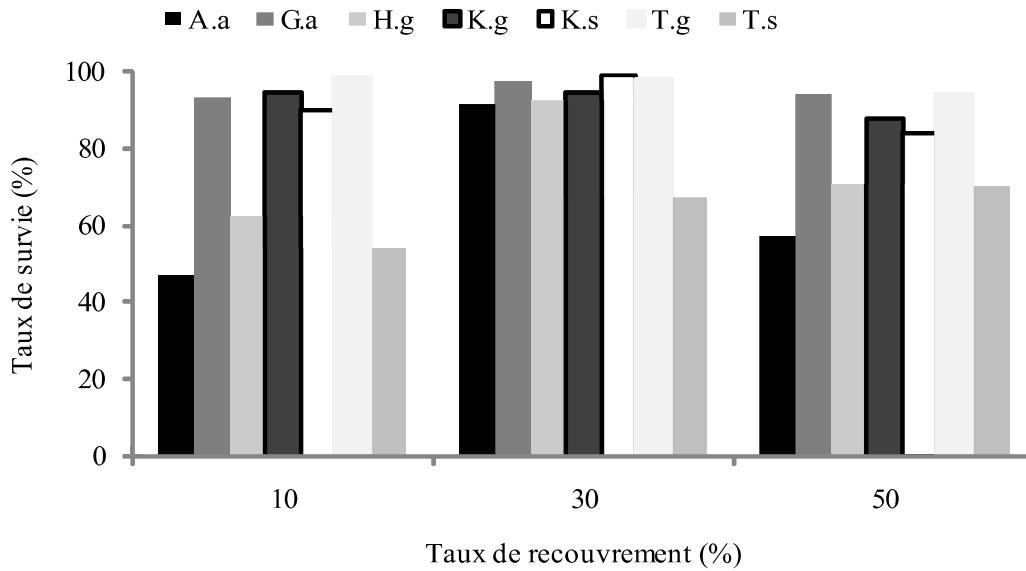


Figure 6 : Variation du taux de survie des espèces pour les trois types de recouvrement au Bénin.

Variation of the survival rate of species for the three types of covering in Benin.

Légende : Aa = *Azelia africana* ; Ga = *Gmelina arborea* ; Hg = *Holoptelea grandis* ; Kg = *Khaya grandifoliola* ; Ks = *Khaya senegalensis* ; Tg = *Tectona grandis* ; Ts = *Terminalia superba*.

Tableau 6 : Effet du recouvrement sur le diamètre et la hauteur des espèces végétales au Bénin : Valeurs F et probabilité d'analyse de variance à deux facteurs fixes.

Effect of canopy cover on the diameter and the height of plant species in Benin according to the analysis of variance with two fixed factors.

Source de variation	Diamètre (cm)		Hauteur (m)		Facteur d'élanement	
	F	Prob.	F	Prob.	F	Prob.
Taux de recouvrement (T)	35,56	0,000	31,86	0,000	26,50	0,000
Espèces (E)	196,77	0,000	107,76	0,000	66,96	0,000
T x E	2,96	0,001	4,78	0,000	9,92	0,000

Légende : F = statistique de Fisher ; Prob. = valeur de probabilité

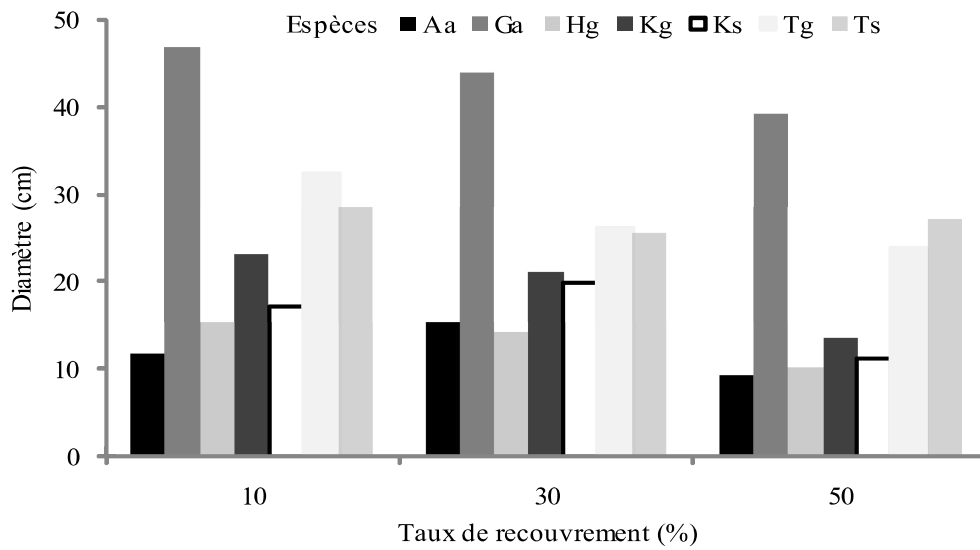


Figure 7 : Diamètre moyen des espèces végétales suivant les taux de recouvrement au Bénin.

Average diameter of plant species according to canopy covering rate in Benin.

Légende : Aa = *Azelia africana* ; Ga = *Gmelina arborea* ; Hg = *Holoptelea grandis* ; Kg = *Khaya grandifoliola* ; Ks = *Khaya senegalensis* ; Tg = *Tectona grandis* ; Ts = *Terminalia superba*.

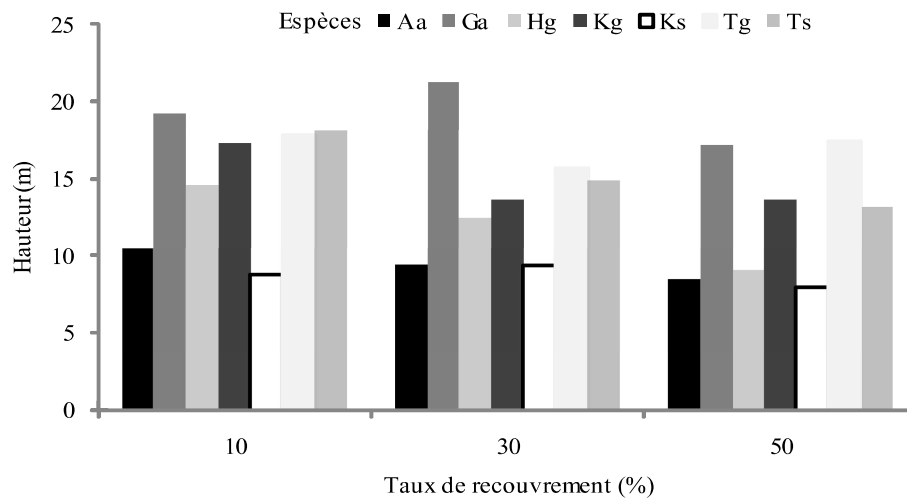


Figure 8 : Hauteur moyenne (m) des espèces végétales par taux de recouvrement au Bénin.

Average height of plant species per canopy covering rate in Benin.

Légende : Aa = *Azelia africana* ; Ga = *Gmelina arborea* ; Hg = *Holoptelea grandis* ; Kg = *Khaya grandifoliola* ; Ks = *Khaya senegalensis* ; Tg = *Tectona grandis* ; Ts = *Terminalia superba*.

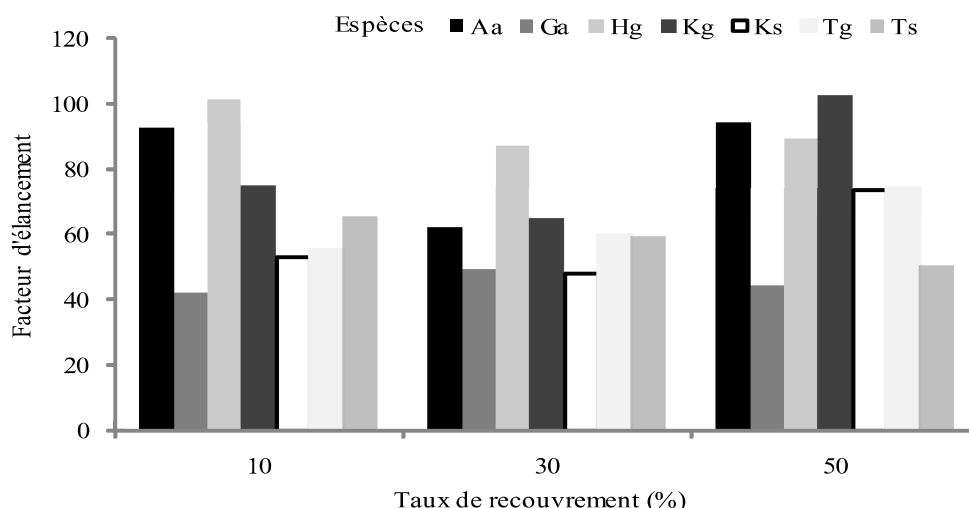


Figure 9 : Facteur d'élanement des espèces suivant le taux de recouvrement au Bénin.

Twinge factor of plant species according to canopy covering rate in Benin.

Légende : Aa = *Azelia africana* ; Ga = *Gmelina arborea* ; Hg = *Holoptelea grandis* ; Kg = *Khaya grandifoliola* ; Ks = *Khaya senegalensis* ; Tg = *Tectona grandis* ; Ts = *Terminalia superba*.

EFFET DU TYPE DE SOL SUR LE TAUX DE SURVIE ET LA HAUTEUR ATTEINTE DES ESPECES INTRODUITES

Pour toutes les espèces étudiées, les nombres d'individus rencontrés sur sols gravillonnaires et sur sols très hydromorphes sont 2 à 30 fois plus faibles que les nombres d'individus rencontrés sur les sols hydromorphes (Tableau 7). Ce qui suggère un taux de survie plus élevé quelle que soit l'espèce, au niveau des sols hydromorphes. Par ailleurs, les résultats de l'analyse log-linéaire

effectuée pour tester l'effet des types de sol sur la hauteur atteinte par les espèces indiquent des différences hautement significatives au niveau de l'effet combiné type de sol-classe de hauteur (Tableau 8). Ainsi, il a été remarqué que les sols hydromorphes présentent globalement deux à dix fois plus d'individus dans les plus grandes classes de hauteurs (Figure 10) en comparaison avec les autres types de sol. Les sols hydromorphes sont donc plus favorables au développement des espèces que les sols gravillonnaires et très hydromorphes.

Tableau 7 : Nombre moyen d'individus rencontrés par espèce sur chaque type de sol.

Average number of individuals per species on each type of soil.

Espèce	H	TH	G
<i>Khayasenegalensis</i>	276,00	0,00	20,75
<i>Khayagrandifoliola</i>	156,25	2,75	0,50
<i>Holopteleagrandis</i>	104,00	2,25	2,50
<i>Azeliaafricana</i>	121,25	2,50	4,00
<i>Terminaliasuperba</i>	197,50	4,25	5,5
<i>Tectona grandis</i>	300,25	8,00	20,25
<i>Gmelinaarborea</i>	87,75	0,00	8,25

H : sol hydromorphe ; TH : sol très hydromorphe ; G : sol gravillonnaire

Tableau 8 : Effet du type de sol sur la hauteur atteinte par les espèces végétales au Bénin : résultats d'analyse log-linéaire à trois facteurs.

Effect of the type of soil on the height of plants species in Benin : results of log-linear analysis with three factors.

Sources de variation	Δdl	ΔG	Prob.
Espèces	6	243,37	0,000
Classes de hauteur	3	25,50	0,000
Types de sol	2	629,87	0,000
Espèces \times Classes de hauteur	15	751,92	0,000
Espèces \times Types de sol	10	28,04	0,000
Classes de hauteur \times Types de sol	6	18,61	0,000
Espèces \times Classes de hauteur \times Types de sol	11	27,34	0,004

Δdl = différence des degrés de liberté ; ΔG = différence des vraisemblances ; Prob. = valeur de probabilité.

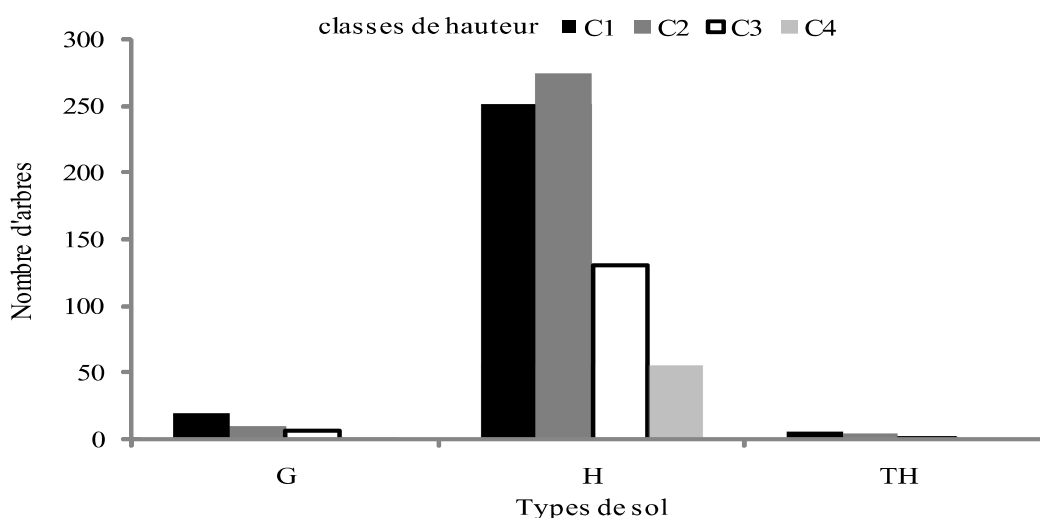


Figure 10 : Diagramme d'interaction entre les classes de hauteur et les types de sol au Bénin.

Diagram of interaction between height classes and types of soil in Benin.

Légende : C1 = 0 - 1 m ; C2 = 1 - 2 m ; C3 = 2 - 3 m ; C4 = 3 - 4 m ; G = sol gravillonnaire H = sol hydromorphe ; TH = sol très hydromorphe

DISCUSSION

EFFET DU RECOUVREMENT SUR LE TAUX DE SURVIE DES ESPECES

Les résultats de la présente étude ont révélé que le seuil de recouvrement n'a pas un effet significatif sur le taux de survie des espèces investiguées. Deux espèces *A. africana* et *T. superba* ont eu les taux de survie les plus faibles quel que soit le type de recouvrement. Plusieurs auteurs ont abouti au même résultat. Koumba Zaou *et al.* (1998) ont montré qu'après 6 ans

d'âge, le taux de survie d'*Azelia africana* est à 0,54 sous découvert, et à 0,44 sous couvert forestier. Par contre, les taux de survie de *K. grandifoliola* et *K. senegalensis* ont été élevés après 6 ans, 0,92 à découvert et 0,99 sous couvert forestier (Koumba Zaou *et al.*, 1998). Ceci correspond aux résultats obtenus pour *K. grandifoliola* et *K. senegalensis* dans la présente étude. Aussi, Nepveu (1976) travaillant sur *T. ivorensis*, avait-il remarqué que cette espèce au cours de son développement dépérissait et plusieurs individus sur pied mouraient, ce qui réduit considérablement son taux de survie. Les mêmes observations ont été faites dans les

plantations étudiées. Les taux de survie observés sous couvert léger s'expliquent par le fait que les périodes de sécheresse qui accompagnent parfois la mise en terre des plants peuvent provoquer la déshydratation de certains individus et, par la suite, leur mort. Par contre, sous couvert relativement plus dense, les individus manquent d'éclaircissement suffisant et peuvent en mourir (Nwoboshi, 1982).

EFFET DU RECOUVREMENT SUR LA MORPHOLOGIE DES ESPECES INTRODUITES

Les résultats obtenus indiquent que le taux de recouvrement influe sur le développement des espèces introduites ; ce qui nous permet de classer les espèces étudiées en trois catégories. La première catégorie est celle des espèces plastiques, qui se développent relativement bien sous tous les types de recouvrement : il s'agit de *T. superba*, *T. grandis* et *G. arborea* (Dupuy et Koua, 1993). La deuxième catégorie est celle des espèces de lumière qui se développent mal sous un couvert forestier fermé (50 %) : il s'agit de *A. africana*, *K. senegalensis* et *H. grandis* (Anonyme, 1988). La troisième catégorie comprend *K. grandifoliola* qui tolère un fort taux de recouvrement de 50 %, en ce sens qu'elle accélère sa croissance en hauteur, mais la croissance en diamètre ralentit (Kelly et Cuny, 2000 ; Sinsin *et al.*, 2004). Ces résultats corroborent ceux obtenus par Sokpon et Biaou (2002) qui ont classé *K. senegalensis* et *A. africana* parmi les espèces déstructurantes, exigeantes en lumière, avec un taux de mortalité élevé dans le jeune âge sous ombrage. Les mêmes conclusions ont résulté des travaux de Gaudio *et al.* (2008) s'agissant des deux espèces de forêts tempérées *Rubus idaeus* et *Cytisus scoparius*. A l'opposé des espèces déstructurantes, Sokpon et Biaou (2002) ont identifié les espèces structurantes, tolérant l'ombrage, qui sont considérées comme stables au sein du peuplement, parmi lesquelles, on peut citer *D. oliveri*, *A. leiocarpa*, *C. gigantea*, *D. mespiliformis*, *P. erinaceus* et *P. africana*. Dans le cas de la présente étude, les espèces comme *T. superba*, *T. grandis*, *G. arborea* et *K. grandifoliola* sont parmi les espèces structurantes des formations enrichies.

Les deux espèces exotiques, à savoir : *G. arborea* et *T. grandis*, connues comme des espèces de pleine lumière ont été relativement performantes sous un fort taux de recouvrement.

Ceci permet de conclure que ces deux espèces peuvent bien être introduites en plantations d'enrichissement (Dupuy, 1992). Les espèces ayant les diamètres les plus petits quel que soit le type de recouvrement, sont *H. grandis* et *A. africana*, et celles qui ont les hauteurs les plus faibles sont *A. africana* et *K. senegalensis*. En ce qui concerne la forme des arbres, les valeurs des facteurs d'élancement montrent que sous un faible taux de recouvrement *H. grandis* et *A. africana* sont filiformes, leur facteur d'élancement étant supérieur à 80 (Oswald, 1984 ; Rondeux, 1999). Sous un taux moyen de recouvrement, l'unique espèce filiforme est *H. grandis* alors que sous un fort taux de recouvrement, ce sont *K. grandifoliola*, *A. africana* et *H. grandis*, qui sont filiformes. En général, les valeurs de facteur d'élancement les plus faibles sont rencontrées sous un faible taux de recouvrement (inférieur ou égale à 30 %). Les espèces ont donc un développement plus harmonieux lorsqu'elles ont plus accès à la lumière. En effet, pour la plupart des espèces, la disponibilité en lumière augmente l'activité photosynthétique de l'arbre, ce qui fait de la lumière un facteur crucial, déterminant les processus physiologique et écologique chez les plantes comme chez les animaux (Mwoboshi, 1982 ; Deslow *et al.*, 1990 ; Endler, 1993 ; Engelbrecht et Herz, 2001 ; Baker *et al.*, 2003). Hardtle *et al.* (2003) ont fait les mêmes observations en étudiant les effets de la lumière et du sol sur l'abondance des espèces en forêts décidues dans le nord de l'Allemagne (Schleswig-Holstein).

EFFET DU TYPE DE SOL SUR LE TAUX DE SURVIE ET LA CROISSANCE EN HAUTEUR DES ESPECES INTRODUITES

Les sols hydromorphes présentent la plus forte densité quel que soit l'espèce. Cela suggère que sur ce type de sol, l'on obtient un meilleur taux de survie au regard de la comparaison des densités. Par ailleurs, ils sont plus favorables à la croissance des espèces que les sols très hydromorphe et gravillonnaire. En effet, les sols gravillonnaires présentent très souvent un horizon d'arrêt qui bloque tout développement du pivot des espèces qui n'accède plus aux éléments nutritifs des horizons inférieurs (Anonyme, 1988). Par ailleurs, en saison des pluies, l'engorgement en eau des sols très hydromorphes occasionne une asphyxie temporaire des racines, réduisant ainsi la croissance des espèces sur sols très hydromorphes (Détienne *et al.*, 1988). De

même, une étude portant sur des arbres de forêt primaire a montré que leur croissance en diamètre était plus forte sur sols hydromorphes de bas-fonds (Puig *et al.*, 1989). Baker *et al.* (2003) ont démontré la corrélation entre la croissance de deux espèces *C. milbraedii* et *Strombosa glaucescens* et certaines variables environnementales comme la topographie et le sol dans les forêts ghanéennes, ce qui corrobore nos résultats. Les sols gravillonnaires sont situés sur les sommets de versant tandis que les sols hydromorphes et très hydromorphes sont dans la vallée. Leur fertilité ainsi que la disponibilité en eau de ces sols varient donc avec la position topographique, qui influe sur la croissance des espèces (Clark *et al.*, 1999 ; Augusto *et al.*, 2000). D'un autre côté, Veenendal *et al.* (1996) et Swaine *et al.* (1997) ont montré, pour six espèces dont *C. milbraedii* que le facteur le plus important pour la croissance des plants était beaucoup plus la disponibilité en eau que la fertilité du sol, surtout lorsque les plants sont dans le jeune âge. Pour ces auteurs, la fertilité du sol n'a donc pas d'influence significative sur la croissance des plants. Dans le cas de la présente étude, les sols très hydromorphes sont très engorgés d'eau, alors que les sols gravillonnaires retiennent très peu d'eau disponible pour les plantes. Ces résultats permettent de lever une équivoque au niveau de *T. surperba* qui, bien que présentant un faible taux de survie quel que soit le seuil de recouvrement, connaît en même temps un bon développement morphologique, même sous un recouvrement important. Les taux de survie et le développement morphologique sont donc autant liés aux conditions édaphiques qu'au seuil de recouvrement. Ainsi, selon les cas, la fertilité des sols en éléments nutritifs et leur disponibilité en eau utile, influent sur la croissance des espèces végétales.

CONCLUSION

La présente étude a permis d'approfondir les connaissances sylvicoles sur les espèces étudiées. Les espèces comme *T. superba*, *T. grandis* et *G. arborea* sont des espèces plastiques qui sont relativement performantes sur le plan morphologique, même sous couvert forestier important. A l'opposé, *A. africana*, *K. senegalensis* et *H. grandis* sont des espèces de pleine lumière, qui croissent faiblement sous

couvert forestier. Par ailleurs, *K. grandifoliola* tolère un couvert important en ce sens qu'il poursuit sa croissance en hauteur, mais sa croissance en diamètre ralentit. Toutes les espèces expriment mieux leurs performances sous un couvert plus ou moins léger (inférieur ou égal à 30 %). De même, les sols hydromorphes en zone subhumide sont les plus favorables à la survie et au bon développement des espèces étudiées. Pour les enrichissements des formations dégradées, il est important de tenir grand compte du degré du couvert forestier dans le choix des espèces à introduire. Aussi, la valorisation des sols très hydromorphes doit-elle nécessiter le choix d'espèces hygrophiles ou alors une préparation du sol (buttes surélevées par exemple) de manière à épargner aux espèces introduites une asphyxie de leur système racinaire. Sur les sols gravillonnaires, le choix des espèces à système racinaire traçant sera privilégié. Pour les espèces sensibles au couvert forestier telles que *A. africana* et *T. superba*, il faudra augmenter la densité des individus lors des plantations d'enrichissement (*A. africana*) afin de garantir un certain taux de survie des plants ou planifier une courte révolution (*T. superba*), afin d'éviter le dessèchement des sujets plus âgés.

REFERENCES

- Augusto L., Ranger J., Ponette Q. and M. Rapp. 2000. Relationships between forest tree species, stand production and stand nutrient amount. *Annals of Forest Science*, 57: 313 - 324.
- Baker R. T., Burslem P. R. F. D. and D. M. Swaine. 2003. Associations between tree growth, soil fertility and water availability at local and regional scales in Ghanian tropical rain forest. *Journal of Tropical Ecology*, 19 : 109 - 125.
- Caswell H. 1989. *Matrix Population Models : construction analysis and interpretation*. 2nd Ed. Sinauer Associates. 328 p.
- Anonyme. 1988. *Khaya senegalensis* (Dsr.) A. Juss. Bois et Forêts des Tropiques, 218 : 43 - 56.
- Champagnat P., Ozenda P. et L. Baillaud. 1969. *Biologie végétale II. Croissance - Morphologie - Reproduction*. Edition Masson et Cie. 510 p.
- Clark D. B., Palmer M. W. and D. A. Clark. 1999. Edaphic factors and the landscape-scale

- distributions of tropical rain forest trees. *Ecology*, 80 : 2662 - 2675.
- Détienne P., Ayphassorho H., Bertin F. et C. Barbier. 1988. Rythmes de croissance de quelques essences de Guyanne française. *Bois et Forêts des Tropiques*, 217 : 63 - 76.
- De La Mensbrugge G. 1966. La germination et les plantules des essences arborées de la forêt dense humide de la Côte d'Ivoire. CTFT Nogent sur - Marne (France). 387 p.
- Denslow J. S., Schultz J. T., Vitousek P. and B. R. Strain. 1990. Growth responses of tropical shrubs to treefall gap environments. *Ecology*, 71 : 165 - 179.
- Dupuy B. 1992 Les plantations à vocation de bois d'œuvre en forêt dense humide africaine. *Bois et Forêts des Tropiques*, 231 : 5 - 15.
- Dupuy B. et M. Koua. 1993. Les plantations d'Acajou d'Afrique : leur sylviculture en forêt dense ivoirienne. *Bois et Forêts des Tropiques*, 236 : 26 - 43.
- Endler J. A. 1993. The color of light in forests and its implications. *Ecological Monographs*, 63 : 1 - 27.
- Engelbrecht B. M. J. and H. M. Herz. 2001. Evaluation of different methods to estimate understorey light conditions in tropical forests. *Journal of Tropical Ecology*, 17 : 207 - 224.
- Gaudio N., Balandier P. and A. Marquier. 2008. Light-dependent development of two competitive species (*Rubus idaeus*, *Cytisus scoparius*) colonizing gaps in temperate forest. *Annals of Forest Science*, 65 : 104 - 108.
- Hardtle W., von Oheimb G. and C. Westphal. 2003. The effects of light and soil conditions on the species richness of the ground vegetation of deciduous forests in northern Germany (Schleswig-Holstein). *Forest Ecology and Management*, 182 : 327 - 338.
- Hincourt D. 1992. Carte pédologique de Bassila et sa notice explicative. PRRF/DGFRN, République du Bénin, 51 p.
- Kelly B.A. et P. Cuny. 2000. Plantations d'espèces forestières locales sur sols hydromorphes. Bilan d'une expérimentation sylvicole au sud du Mali. *Revue Forestière Française*, 5 : 453 - 466.
- Koumba Zaou P., Nze Nguema S., Deleporte P. et D. Mapaga. 1998. Croissance de 13 essences de bois d'œuvre plantées en forêt gabonaise. *Bois et Forêts des Tropiques*, 256 : 21 - 31.
- Nepveu G. 1976. Croissance et qualité du bois de Framiré. *Bois et Forêts des Tropiques*, 256 : 21 - 31.
- Nwoboshi L. C. 1982. Tropical sylviculture. Principes and techniques. Ibadan University press, Nigeria, 333 p.
- Oldeman R. A. A. 1974. L'architecture de la forêt guyannaise, Mémoire ORSTOM n° 73, ORSTOM, Paris, 204 p.
- Oswald H. 1984. Production et sylviculture du Douglas en plantation. *Revue Forestière Française*, 4 : 268 - 278.
- Puig H., Riera B. et J. P. Lescure. 1989. Phytomasse et productivité. *Bois et Forêts des Tropiques*, 220 : 25 - 32.
- Riera B. et J. P. Lescure. 1989. La dynamique de la forêt naturelle. *Bois et Forêts des Tropiques*, 219 : 69 - 78.
- Rondeux J. 1999. La mesure des peuplements forestiers. Presses Agronomiques de Gembloux, Belgique. 522 p.
- Sinsin B., Eyog Matig O., Assogbadjo A. E., Gaoué O. G. and T. Sinadouwirou. 2004. Dendrometric characteristics as indicators of pressure of *Azelia africana* Sm. trees dynamics in different climatic zones of Benin. *Biodiversity and Conservation*, 13 : 1555 - 1570.
- Sokpon N. and S. H. Biao. 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 : 13 - 25.
- Swaine M. D., Agyeman V. K., Kyereh B., Ogle T. K., Thompson J. and E. M. Veenendaal. 1997. Ecology of forest trees in Ghana. ODA, London. 76 p.
- Veenendaal E. M., Swaine M. D., Lecha R. T., Walsh M. F., Abebrese I. K. and K. Owusu-Afriyie. 1996. Responses of West African forest tree seedlings to irradiance and soil fertility. *Functional Ecology*, 10 : 501 - 511.