



Structure spatiale et facteurs déterminants la mortalité des arbres des formations forestières au Bénin

Gilbert ATINDOGBE*, Gabin Finangnon LALY, Hospice Afouda AKPO,
Arios ADJINANNOUKON et Noël Houédougbé FONTON

*Laboratoire d'Etude et de Recherche en Statistique Appliquée et Biométrie, Université d'Abomey-Calavi, 01
BP 526, Cotonou, Bénin.*

**Auteur correspondant ; E-mail : gilbertatindogbe@gmail.com*

Received: 05-09-2019

Accepted: 18-12-2020

Published: 31-12-2020

RÉSUMÉ

Le bois mort joue un rôle important dans le fonctionnement de l'écosystème forestier de par sa position dans les cycles de matière, le maintien de la fertilité des sols, le stockage temporaire du carbone, et par son rôle dans la structuration physique des sols. Cette recherche évalue sur la base de onze placettes carrées de 10.000 m², installées dans six (06) forêts classées et des zones cynégétiques des parcs nationaux W et Pendjari, le potentiel en bois morts, la structure spatiale des arbres morts et les facteurs influençant la mort des arbres dans les formations naturelles du Bénin. La structure spatiale est étudiée au moyen de la fonction K de Ripley et une régression multiple avec sélection de variables a permis d'identifier les facteurs biotiques et abiotiques qui ont un effet sur la densité en bois morts dans lesdites formations. Les paramètres dendrométriques des arbres morts dans les formations naturelles étudiées sont caractérisés par avec une densité à l'hectare de 32 tiges, un diamètre quadratique moyen de 17,2 cm et une surface terrière de 0,88 m².ha⁻¹. La structure spatiale affiche une distribution spatiale aléatoire et régulière des arbres morts sans aucune interaction positive entre arbres morts et vivants suggérant le feu comme principal facteur de mortalité des arbres. Les autres facteurs influençant le recrutement en bois morts sont les attaques des espèces animales saproxyliques ou autres ravageurs des bois et la sénescence. L'intégration des arbres morts dans les plans aménagements est alors indispensable pour assurer un très bon fonctionnement des écosystèmes forestiers du Bénin.

© 2020 International Formulae Group. All rights reserved.

Mots clés : Arbres morts, structure spatiale, causes de mortalité, Bénin.

Spatial structure and factors determining tree mortality in beninese forest formations

ABSTRACT

Dead wood plays an important role in the functioning of forest ecosystems through nutrient cycles, soil fertility balance and temporary carbon storage. This research evaluates the dead wood potential, spatial structure of dead trees and factors influencing tree mortality in natural woodlands in Benin. Data were collected in eleven square plots of 10,000 m², established in six classified forests and hunting areas of the W and Pendjari national

parks. The spatial structure was investigated using Ripley's K function, and a multiple regression with variable selection allowed the identification of the biotic and abiotic factors that have an effect on dead wood density in the study areas. The density of dead wood was 32 stems/hectare, while mean quadratic diameter and basal area were 17.2 cm and 0.88 m².ha⁻¹, respectively. There was random and regular spatial distribution of dead trees without a positive interaction between dead and living trees, thereby pointing to fire as the main factor of tree mortality. Other factors influencing tree mortality included attacks by saproxylic animal species and other wood pests, and senescence. This study suggests that an integration of dead trees in management plans may be essential for the proper functioning of Benin's forest ecosystems.

© 2020 International Formulae Group. All rights reserved.

Keywords: Dead wood, spatial structure, causes of mortality, Benin.

INTRODUCTION

Le bois mort est une composante majeure du stockage et du cycle de carbone et d'éléments nutritifs des écosystèmes forestiers (Goodale et al., 2002 ; Aakala, 2010). Il joue un rôle prononcé dans la dynamique des peuplements en facilitant la régénération de la strate arborescente (Kuuluvainen et Kalmari, 2003). En effet, le bois mort constitue un habitat et ou une ressource alimentaire pour une grande partie des espèces forestières (Bobiec et al., 2005). Stokland et al. (2004) estime à près d'un quart les espèces qui sont plus ou moins dépendantes de la présence de bois morts. Sa décomposition contribue également à la formation des sols et possède des fonctions telles que le contrôle de l'érosion (Hyvönen et Ågren, 2001 ; Nieto et Alexander, 2010). Mais, la présence de bois morts dans les forêts aménagées est considérée comme un gage de mauvaise gestion. Le volume réduit de bois mort est l'une des différences les plus apparentes entre les forêts sous aménagement intensif et les forêts naturelles (Aakala, 2010) et dans le même temps, constitue l'une des plus grandes menaces pour le maintien de la biodiversité (Kuuluvainen, 2009). La prise en compte du bois mort dans l'aménagement des forêts s'avère donc une condition préalable à la réalisation de la durabilité écologique à long terme et des objectifs de conservation de la biodiversité et de la gestion forestière (Kuuluvainen, 2009). Le volume total de bois mort a été alors incorporé parmi les indicateurs de biodiversité pour évaluer la durabilité de la gestion des forêts (EEA, 2007). Mais en termes de définition et d'utilisation, cet indicateur

pose quelques difficultés. Une grande quantité de bois morts n'est pas le seul facteur important pour garantir la biodiversité et le fonctionnement de l'écosystème (Heilmann-Clausen et al., 2004). La diversité du bois mort en termes de diamètre, de stade de décomposition et de répartition spatiale est aussi importante que son volume (Brunet et al., 2010).

La structure spatiale et le volume de bois mort fournissent des idées clés pour les applications de gestion des forêts axées sur la conservation, la promotion de la biodiversité et les différentes étapes de la succession des étages (Gossner et al., 2013). Si le but de l'aménagement est d'imiter la dynamique des écosystèmes forestiers naturels (Amanzadeh et al., 2013), il est important de comprendre comment les arbres morts sont structurés spatialement dans les formations naturelles pour en proposer le modèle dans les plans d'aménagement. Mais les études sur l'évaluation, la caractérisation et la structure spatiale des arbres morts dans les forêts naturelles sont rares surtout en milieu tropical. Cette étude évalue, caractérise le potentiel en bois morts sur pieds ou tombés et identifie les facteurs influençant sa production dans les formations forestières du Bénin.

MATERIEL ET METHODES

Milieu d'étude

La présente étude a eu lieu dans six forêts classées et deux parcs nationaux du Bénin. Ces forêts ont été choisies en fonction de leur richesse en bois morts d'après les résultats du premier inventaire forestier

national du Bénin. Il s'agit des forêts classées de Goungoun, de Toui-Kilibo, des Monts-Kouffé, de l'Ouémé Supérieur et des zones cynégétiques de la Pendjari (Parc Pendjari) et de la Djona du Parc W (Figure 1).

Données collectées

Un total de onze placettes carrées de 100 m x 100 m ont été choisies en considérant les unités d'échantillonnage de l'IFN (Sépulchré et al., 2008) où un nombre important de bois morts a été observé et qui se retrouvent dans des domaines classés de l'Etat. Il s'agit d'un choix raisonné de la répartition des placettes. Deux placettes ont été installées dans la Zone cynégétique de la Pendjari et dans les forêts classées des Monts-Kouffé et de Toui-Kilibo. Une seule placette a été installée dans les autres formations forestières. Les coordonnées des unités retenues ont servi de centre pour l'installation des placettes. Pour avoir une cartographie très précise de la position des arbres, chaque placette a été subdivisée en seize unités de 25 m x 25 m. Le sommet situé au sud-ouest de chaque unité, est pris comme référence pour les mesures de distances et d'azimuts. En plus des distances du centre de tous les arbres (morts et vivants) de diamètre supérieur ou égal à 5 cm au sommet de référence et de leur azimut, les mesures de diamètre à hauteur de poitrine, de la hauteur totale et du fût de tous les arbres de diamètre supérieur ou égal à 5 cm ont été aussi prises. Le stade de décomposition des arbres morts a été apprécié visuellement en fonction du degré de pourritures que présente l'arbre. Ainsi 4 différentes classes ont été retenues : les arbres morts récemment sont dans la classe I, les arbres morts avec 25 % de pourriture sont dans la classe II, ceux avec 25 à 50 % de pourriture sont dans la classe III puis dans la classe IV les arbres morts avec plus de 50 % de pourriture (Ifo et al., 2018). Aussi, la diversité animale vivant dans les arbres a été appréciée. Pour la diversité animale saproxylique vivant sur le site, une échelle allant de zéro à cinq a été établie suivant le nombre croissant d'espèces rencontrées en raison de la difficulté de

comptage systématique de la richesse spécifique et du nombre d'individus par espèces de tous les animaux vivants dans les arbres.

Analyses des données

Caractéristiques dendrométriques

Des paramètres dendrométriques ont été calculés par placette. Il s'agit de : la densité en nombre d'arbres (Na/ha), la surface terrière à l'hectare (G/ha), la tige de surface terrière moyenne (d_g) et les volumes fût et total de chaque arbre en utilisant les coefficients de forme proposés par Dawkins (1961) qui sont de 0,75 et de 0,55 respectivement.

Analyse de la structure spatiale des arbres

L'étude de la structure spatiale a pris en compte tous les arbres sur les placettes dont les diamètres à hauteur de poitrine étaient supérieurs ou égaux à 5 cm. Il s'agit de leur localisation, du diamètre et de l'espèce. Les données ont été traitées dans le logiciel R. Le package spatstat a été utilisé pour le tracé des courbes univariées et bivariées de la fonction de L de Besag.

L'hypothèse de base est que la distribution spatiale des arbres suit un processus homogène et isotrope (Goreaud et al., 1999) de densité λ dont la propriété de second ordre est caractérisée par une fonction $K(r)$ telle que $\lambda K(r)$ est l'espérance mathématique du nombre n_i de voisins à une distance r d'un point quelconque du semis, soit :

$$\lambda K(r) = E(n_i)$$

Lorsque la distribution des semis de points suit une distribution de Poisson (hypothèse nulle), $E(n_j) = \lambda \pi r^2$ et $K(r) = \pi r^2$. Pour $K(r) > \pi r^2$ et $K(r) < \pi r^2$, le processus est respectivement agrégé et régulier. Pour caractériser le processus et connaissant r , il faut déterminer la valeur de $K(r)$. Ainsi, par rapport à la définition de ce paramètre, on peut écrire, pour N semis de points sur une aire donnée de surface S (m²) et en fonction de r (en m).

$$\hat{K}(r) = \frac{1}{\hat{\lambda}} \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N \sum_{i \neq j} k_{ij}$$

Avec $\hat{\lambda} = N / S$, $k_{ij} = 1$ si la distance entre les points i et j est inférieure à r et $k_{ij} = 0$ si non. Cette expression est biaisée pour les points situés en bordure de l'aire d'étude, d'une part, et se caractérise par une variance instable et une complexité d'interprétation, d'autre part. Ainsi, pour stabiliser la variabilité de $K(r)$, on a recours à la fonction modifiée $L(r)$ de Bésag (1977) qui linéarise la fonction $K(r)$. Son estimateur s'écrit :

$$\hat{L}(r) = \sqrt{\frac{\hat{K}}{\pi}} - r$$

Cette transformation a l'avantage de simplifier l'interprétation. En effet, celle-ci est de valeur attendue nulle pour n'importe quelle valeur de r quand l'hypothèse nulle est vraie. Pour tester la signification de la fonction $L(r)$, 1000 simulations de Monte Carlo ont été effectuées. Ces simulations repositionnent de manière aléatoire tous les arbres de la placette pour générer les estimations de $L(r)$. Le processus a été répété pour les r variant entre 1 et 25 m par pas de 1 m. les limites de confiance à 95% correspondent aux percentiles de 2,5 % et 97,5 %.

L'hypothèse nulle est rejetée lorsque la valeur de $L(r)$ se situe au-dessus de la limite de confiance supérieure ou en dessous de la limite inférieure et révèle respectivement une distribution agrégative ou une distribution régulière des arbres morts (Haase et al., 1996).

L'étude de l'interaction entre les arbres morts et les arbres vivants a été faite à base de l'hypothèse nulle d'indépendance entre les différents groupes et réalisée avec l'estimateur de l'intertype $K_{12}(r)$ de Ripley dont la fonction modifiée est $L_{12}(r)$ (Diggle, 1983). Elle s'écrit :

$$\hat{L}_{12}(r) = \sqrt{\frac{\hat{K}_{12}(r)}{\pi}} - r$$

Dans cette expression, $\hat{K}_{12}(r)$ est l'estimateur de $K_{12}(r)$.

La fonction $L_{12}(r)$ quantifie le degré et le type d'association spatiale entre les arbres morts et les arbres vivants. Lorsque la valeur de $L_{12}(r)$ est différente de zéro à une distance r , l'hypothèse d'indépendance des groupes est rejetée. Comme précédemment, la signification statistique de cette différence sera testée par simulation de Monto Carlo. Chaque simulation consiste à attribuer de nouvelles coordonnées aux points d'une marque tout en laissant inchangés ceux de l'autre marque (Goreaud et Pélissier, 2003). On parlera d'attraction ou de répulsion entre deux marques lorsque $L_{12}(r)$ est respectivement au-dessus ou en dessous de l'intervalle de confiance.

Etude des facteurs influençant la mortalité des arbres

Les facteurs influençant la mortalité des arbres ont été étudiés au moyen d'une régression multiple avec sélection de variables. La densité des arbres morts par site a été choisie comme facteur à expliquer. La significativité des facteurs explicatifs (la densité du peuplement, le diamètre quadratique, la surface terrière, la hauteur moyenne, le volume moyen et le nombre d'animaux rencontrés) sur la variable expliquée a été testée. Le processus a été exécuté en plusieurs étapes. L'étape où le coefficient de Mallow est le plus faible avec un pouvoir prédicteur R^2 plus fort a été choisie pour déterminer les variables explicatives qui ont une influence potentielle sur la variable dépendante. Lorsque l'étape est choisie, les variables qui ont une probabilité inférieure à 15% sont choisies pour établir le modèle de la régression linéaire.

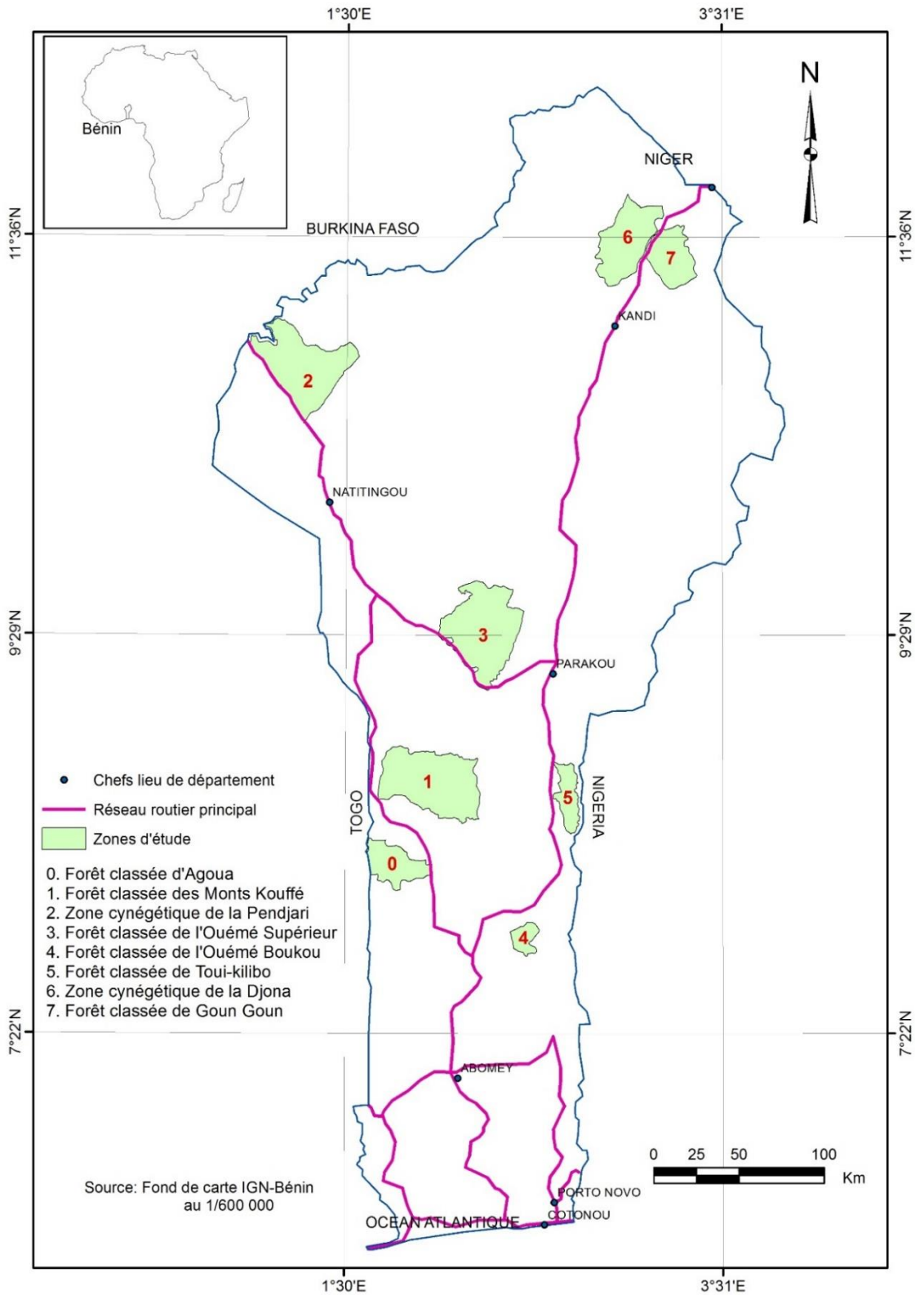


Figure 1 : Milieu d'étude.

RESULTATS

Caractéristiques dendrométriques des arbres

Les paramètres dendrométriques calculés pour l'ensemble des arbres (morts ou non) sur les surfaces échantillonnées sont présentés dans le Tableau 1. La densité de tous les arbres varie de 113 à 226 et 18 à 48 tiges par hectare avec des moyennes de 187,5 et 32,4 tiges par hectare respectivement pour l'ensemble des arbres et pour les arbres morts. Les fortes densités sont observées dans les formations fermées (savane boisée et forêt dense) des forêts classées de Toui-Kilibo, Ouémé supérieur et Monts-Kouffè et les faibles valeurs de la densité sont enregistrées dans les formations ouvertes (savane arborée et arbustive) des zones cynégétiques des parcs W et Pendjari. Le diamètre quadratique moyen est 18,2 cm pour tous les arbres et 17,2 cm pour les arbres morts. La surface terrière moyenne calculée pour l'ensemble des placettes est de 5,15 m².ha⁻¹ pour l'ensemble des arbres et 0,88 m².ha⁻¹ pour les arbres morts avec des valeurs extrêmes de 1,92 et 9,34 m².ha⁻¹ pour l'ensemble des arbres et 0,25 et 2,87 m².ha⁻¹ pour les arbres morts. Le volume total des arbres donne des valeurs élevées dans les formations fermées allant jusqu'à 87,27 m³.ha⁻¹ pour l'ensemble des arbres dans la forêt de Toui-Kilibo et 7,5 m³.ha⁻¹ pour les arbres morts dans la forêt classée de Goungoun. Les valeurs moyennes sont respectivement de 31,95 m³.ha⁻¹ pour l'ensemble des arbres et 3,46 m³.ha⁻¹ pour les arbres morts.

Le stade de décomposition des arbres morts est exprimé en pourcentage et présenté dans le Tableau 2. Sur l'ensemble des sites étudiés, les arbres morts avec 25% de pourriture sont les plus fréquents avec une moyenne de 58,5% sauf dans la zone cynégétique du parc W et le site 1 de la zone cynégétique du parc Pendjari où les arbres morts ayant un degré de pourriture inférieur à 25% prédominent. Aussi constate-t-on que les arbres morts présentant plus de 25% de pourriture sont absents dans les zones cynégétiques des parcs W et Pendjari.

Etude de la structure spatiale des arbres

La Figure 2 illustre la répartition spatiale des arbres de quelques sites étudiés (FC. Goun-Goun, FC Toui, FC Monts Kouffè). On constate que dans la forêt classée de Goungoun, la structure est agrégée, aléatoire dans la forêt classée de Toui-Kilibo et régulière dans la forêt classée des Monts-Kouffè.

Structure spatiale du peuplement initial des arbres de sites d'étude

La courbe de l'analyse univariée L(r) de la fonction de Besag (en trait plein) du peuplement initial sur les sites étudiés revient dans l'intervalle de confiance (en pointillé) pour des valeurs grandes de r, traduisant ainsi l'homogénéité de la répartition spatiale des arbres sur ces sites (Figure 3). Dans la zone cynégétique (ZC) du parc W, sur le site 1 de la forêt classée (FC) de Toui-Kilibo, le site 2 de la ZC de la Pendjari, dans la FC Goungoun et la FC de l'Ouémé-Boukou, la courbe L(r) reste au-dessus de la limite supérieure de l'intervalle de confiance entre 1 et 6 m avec un pic autour de 2 m. Les arbres sur ces sites sont repartis en agrégats avec une distance moyenne de 2 m entre voisins proches. Sur le site 1 de la ZC de Pendjari, dans la FC de l'Ouémé supérieur et d'Agoua, on observe dans un premier temps un pic positif dans un rayon d'environ 1 m puis un pic négatif dans un rayon d'environ 6 m. Ces sites sont caractérisés par une répartition agrégative des arbres dans un rayon de 1 m puis une tendance à la régularité dans un rayon de 6 m. Les deux sites de la FC des Monts-Kouffè sont caractérisés par une courbe de L(r) en dessous de la limite inférieure de la limite de confiance entre 1 et 5 m avec des pics négatifs à 3 et 4 m. Les arbres suivent une distribution régulière dans la FC des Monts-Kouffè.

La structure spatiale des arbres dans les formations végétales étudiées est agrégative dans de faibles rayons (inférieur ou égal à 3 m) et régulière dans des rayons plus grands (supérieur à 6 m).

Structure spatiale des arbres morts

L'analyse univariée de la structure spatiale des arbres morts présente des courbes L(r) qui restent comprises pour l'ensemble des sites étudiés entre les limites inférieure et supérieure de l'intervalle de confiance, 3065

témoignant de l'homogénéité de la répartition des arbres morts sur les sites d'étude et traduisant de la répartition spatiale aléatoire des arbres morts (Figure 4). Quelques spécificités selon les sites s'observent. Sur les sites 1 et 2 de la FC des Monts-Kouffè, le site 2 de la FC de Toui-Kilibo, le site 2 de la ZC de la Penjari et dans la ZC du W, les courbes se confondent à la limite inférieure de l'intervalle de confiance sans sortir de celui-ci, traduisant une légère tendance à la régularité dans des rayons variables de 1 à 6 m selon les sites. Dans les FC de Goungoun, de l'Ouémé Supérieur et de l'Ouémé-Boukou, des pics positifs touchant à peine la limite supérieure de l'intervalle de confiance sont observés. Ces sites sont caractérisés par une structure agrégée des arbres morts dans un rayon d'environ 1 m.

Analyse de l'interaction entre arbres morts et vivants

L'analyse de l'interaction entre arbres morts et vivants est faite par l'analyse bivariée de la fonction de Besag. Les courbes (Figure 5) révèlent une indépendance entre arbres morts et vivants sur la majorité des sites de recherche avec une légère tendance à la répulsion entre arbres morts et vivants. En effet la courbe $L_{12}(r)$ se confond à la limite inférieure de l'intervalle de confiance avec des pics dans des rayons allant de 1 à 3 m, sauf dans la FC de Goungoun où la courbe reste au-dessus de la borne supérieure de l'intervalle de confiance

avec un pic autour de 5 m. Sur le site 2 de la ZC de Pendjari, on note une légère tendance à l'attraction entre arbres morts et vivants dans un grand rayon de 17 m.

Facteurs influençant la mortalité des bois

La sélection de variables ayant une influence potentielle sur la variable dépendante "densité des arbres morts" par la méthode de régression pas à pas au seuil de 15 % montre que seules les variables 'diamètre quadratique' et 'diversité animale' présentent une influence potentielle sur la variable dépendante avec des probabilités $p=0,104$ et $p = 0,011$ (Tableau 3).

Le modèle est globalement significatif avec une probabilité de la régression $p = 0,0018$. La valeur du pouvoir explicatif du modèle est $R^2 = 79,4\%$. Les résidus sont normaux avec une probabilité de Ryan Joiner $p > 0,100$, indépendants (la statistique de Durban Waston est $q = 2,6$) avec une moyenne nulle (la probabilité du test t de Student est $p = 0,862$). L'équation de la régression est :

$$\sqrt{\text{Densité_bois_morts}} = 2,63587 + 0,0871797 \times \text{diamètre_quadratique} + 0,418995 \times \text{Diversité_animale}$$

La densité du bois mort est corrélée positivement avec le diamètre quadratique et la diversité animale.

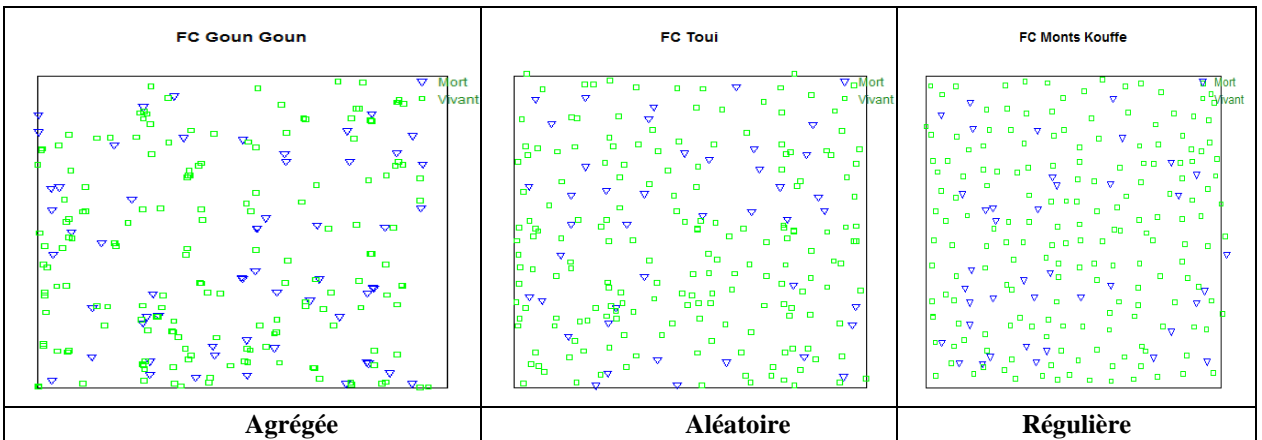


Figure 21 : Cartographie de la position des arbres dans quelques unités d'échantillonnage du domaine d'étude.

Tableau 1 : Caractéristiques dendrométriques des sites étudiés.

	Forêts classées ou zone cynégétique	Tout le peuplement				Arbres morts			
		Densité (tiges.ha ⁻¹)	Diamètre quadratique (m)	Surface terrière (m ² .ha ⁻¹)	Volume (m ³ .ha ⁻¹)	Densité (tiges.ha ⁻¹)	Diamètre quadratique (m)	Surface terrière (m ² .ha ⁻¹)	Volume (m ³ .ha ⁻¹)
Forêts classées	FC Ouémé-Boukou	180	18,25	4,7	33,07	38	19	1,08	5,3
	FC Toui-Kilibo 1	207	23,99	9,34	54,65	36	20,98	1,24	4,24
	FC Toui-Kilibo 2	226	22,53	9,00	87,27	42	19,11	1,2	7,45
	FC Agoua	192	18,1	4,94	32,32	33	15,34	0,61	2,78
	FC Monts-Kouffè 1	212	18,33	5,59	31,73	36	16,66	0,78	3,38
	FC Monts-Kouffè 2	212	18,00	5,4	31,62	32	15,14	0,58	2,49
	FC Ouémé supérieur	204	16,47	4,35	23,83	26	14,74	0,44	2,07
Parcs nationaux	FC Goungoun	166	21,57	6,07	23,34	48	27,58	2,87	7,5
	ZC W	113	14,74	1,92	8,85	19	13,52	0,27	0,97
	ZCP 1	181	14,24	2,88	13,73	28	13,53	0,4	1,71
	ZCP 2	170	13,61	2,47	11,01	18	13,18	0,25	0,96
	Moyenne ± Marge d'erreur	187,5 ± 21,0	18,2 ± 2,3	5,15 ± 1,61	31,95 ± 15,05	32,4 ± 6,2	17,2 ± 2,9	0,88 ± 0,50	3,46 ± 1,65

Tableau 2 : Stade de décomposition des bois morts exprimé en pourcentage.

Forêts classées ou zone cynégétique		Arbres morts récemment (%)	Arbres morts avec 25% de pourriture (%)	Arbres morts avec 25 à 50% de pourriture (%)	Arbres morts avec plus de 50% (%)
Forêts classées	FC Ouémé-Boukou	14,6	66,7	14,6	4,2
	FC Toui-Kilibo 1	29,0	47,4	23,7	00
	FC Toui-Kilibo 2	4,8	69,1	23,8	2,4
	FC Agoua	00	36,4	39,4	24,2
	FC Monts-Kouffè 1	2,5	95,0	2,5	00
	FC Monts-Kouffè 2	00	78,1	21,9	00
Parcs nationaux	FC Ouémé supérieur	00	64,7	35,3	00
	FC Goungoun	17,2	69,0	13,8	00
	ZCP 1	63,3	36,7	00	00
	ZCP 2	34,8	65,2	00	00
	ZC W	84,4	15,6	00	00
Moyenne ± Marge d'erreur		22,8 ± 19,0	58,5 ± 15,0	15,9 ± 9,6	2,8 ± 4,9

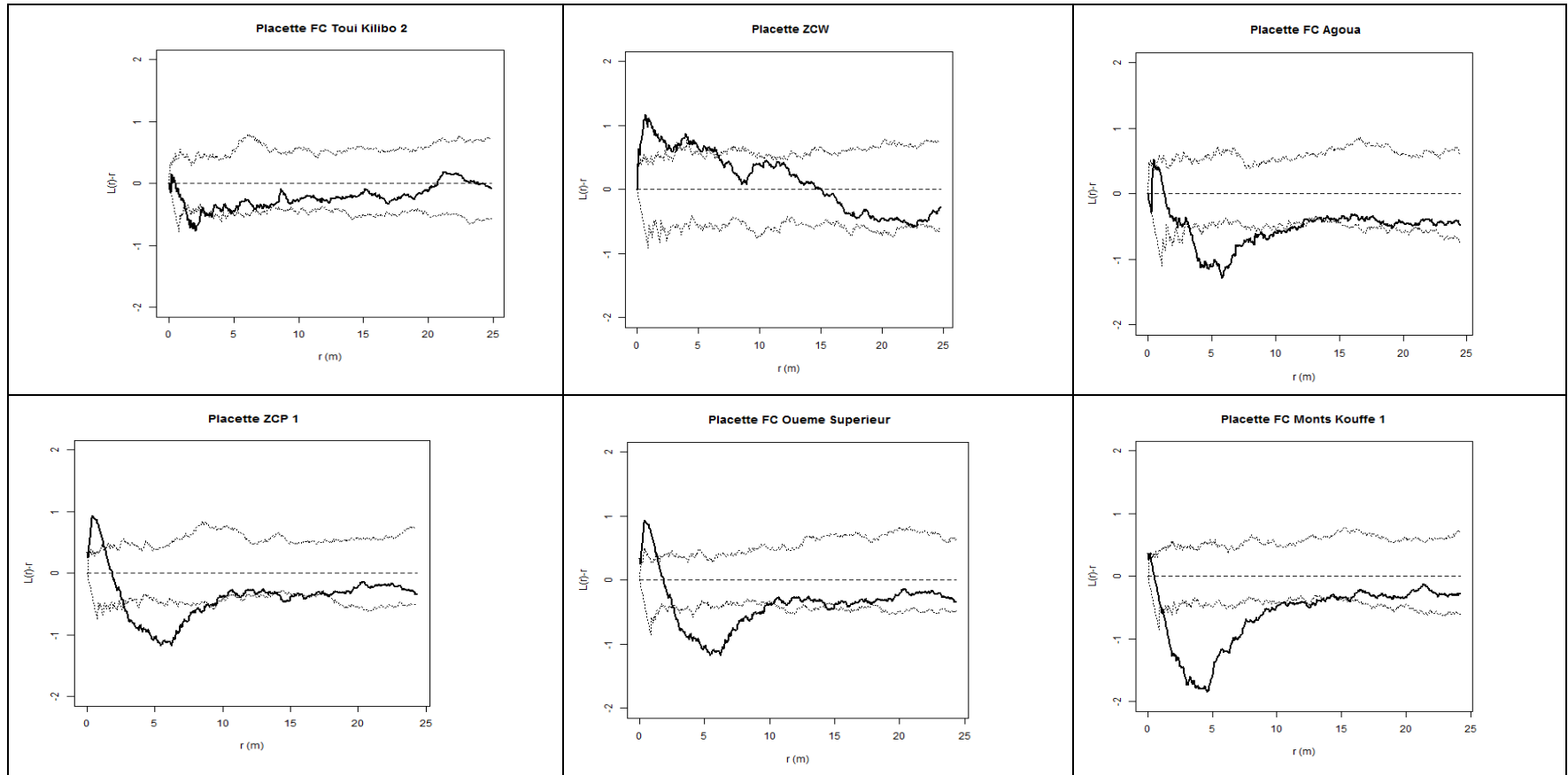


Figure 3: Courbe $L(r) - r$ (en trait plein) de répartition spatiale de l'ensemble des arbres de quelques unités d'échantillonnage du domaine d'étude et les intervalles de confiance correspondants (en pointillé).

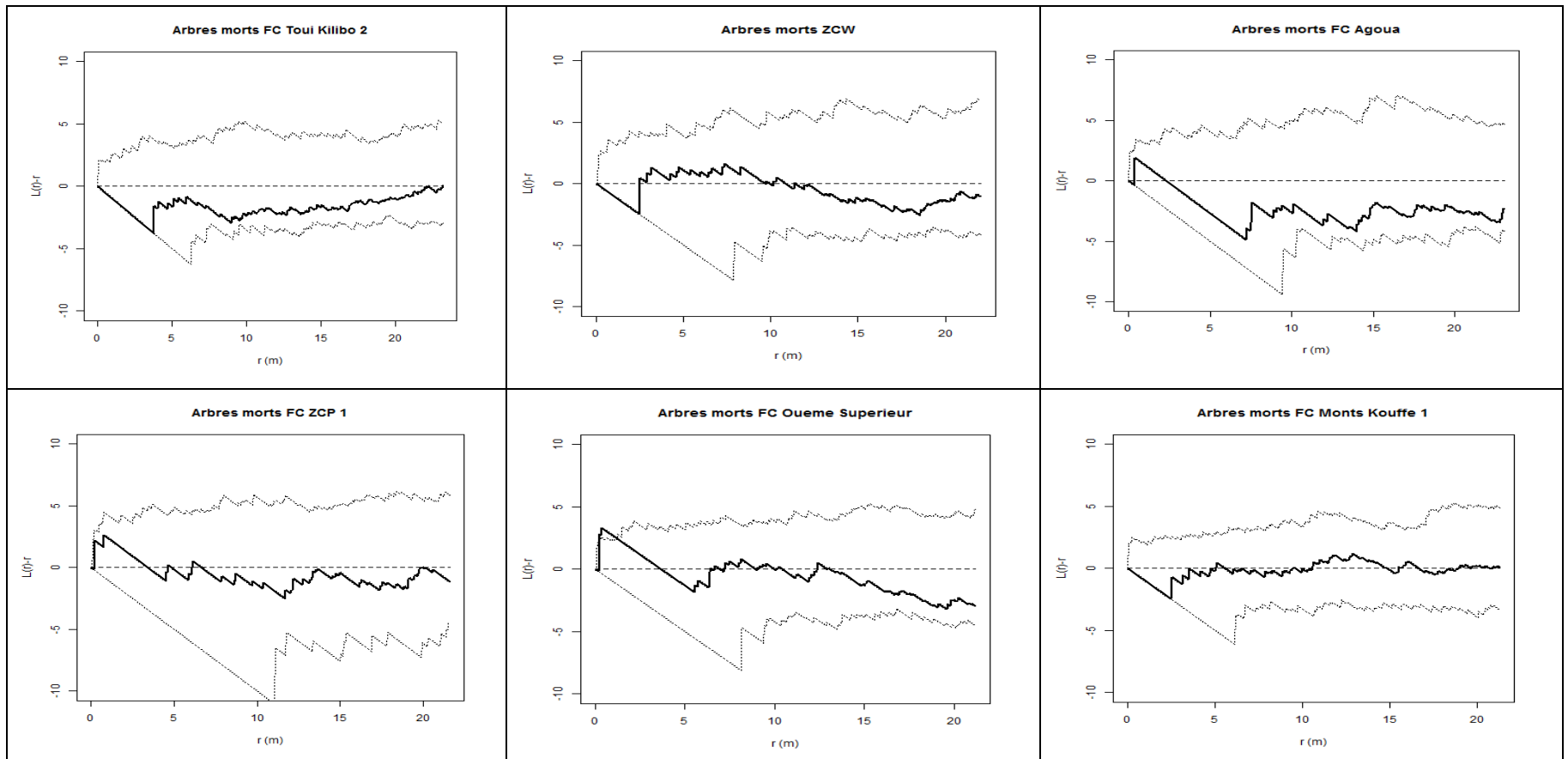


Figure 4 : Courbe $L(r) - r$ (en trait plein) de répartition spatiale des arbres morts de quelques unités d'échantillonnage et les intervalles de confiance correspondants (en pointillé).

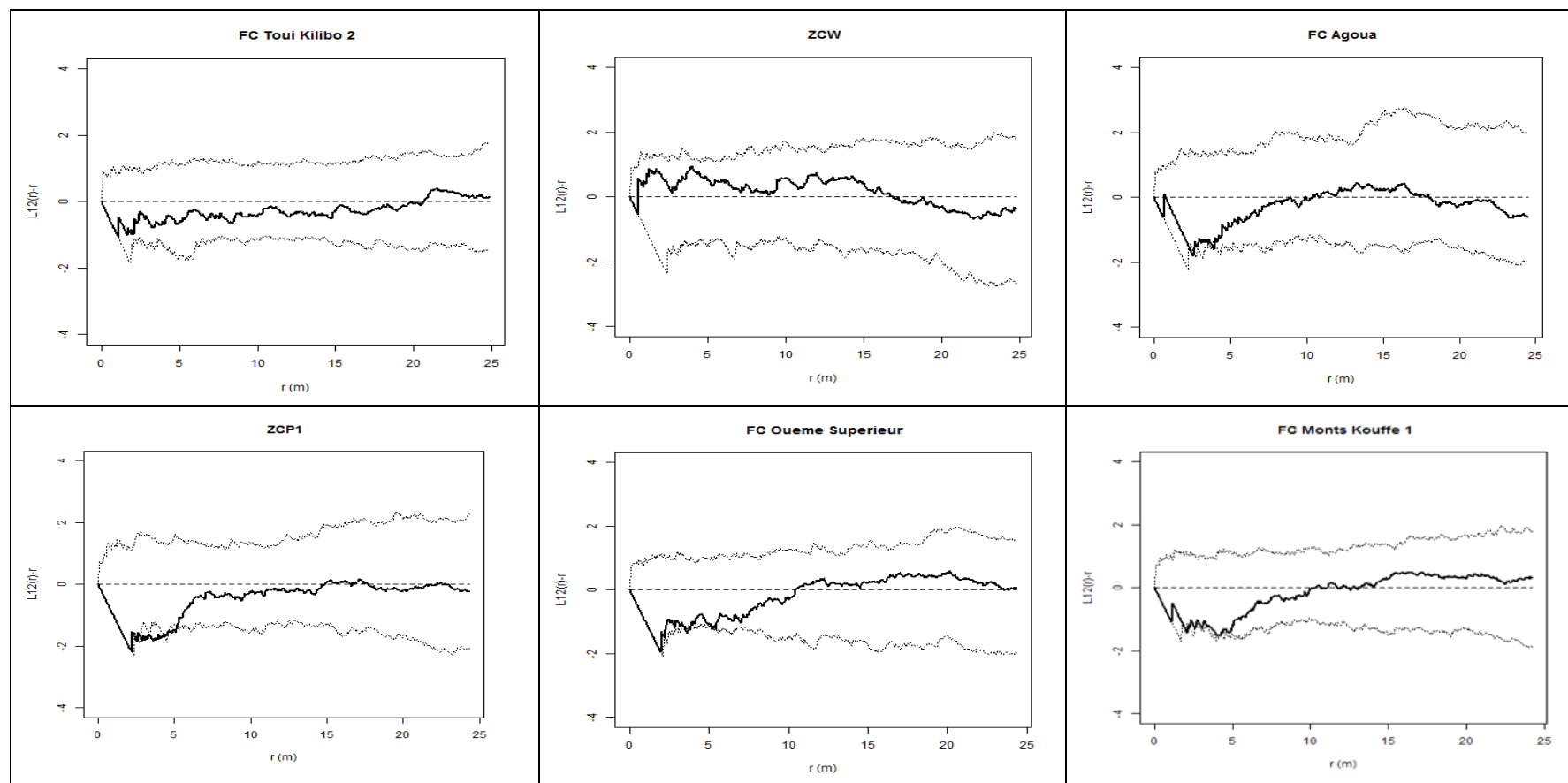


Figure 5 : Courbe $L_{12}(r) - r$ (en trait plein) de l'étude de l'interaction entre arbres morts et vivants sur quelques unités d'échantillonnage et les intervalles de confiance correspondants (en pointillé).

Tableau 3 : Analyse de la variance.

Source	Ddl	SCE seq	SCE ajusté	CM	F	P
Régression	2	5,50	5,50	2,75	15,55	0,0018
Diamètre quadratique	1	3,48	0,66	0,66	3,71	0,0902
Diversité animale	1	2,02	2,02	2,02	11,42	0,0096
Erreur	8	1,42	1,42	0,18		
Total	10	6,92				

Ddl=degré de liberté, SCE seq = somme des carrés des écarts séquentielle, SCE ajusté = somme des carrés des écarts ajustée, F=Statistique de Fisher, P=Probabilité.

DISCUSSION

Caractéristiques dendrométriques

La densité des arbres de diamètre à hauteur de poitrine supérieur ou égal à 10 cm dans les forêts étudiées varie entre 113 et 226 pieds/ha soit une moyenne de 187,5 pieds/ha pour l'ensemble des arbres ; et entre 18 et 48 pieds/ha soit une moyenne de 32,4 pieds/ha pour les arbres morts. Ces résultats corroborent ceux obtenus dans les domaines classés de l'Etat (Sépulchré et al., 2008) où une densité moyenne de 150 tiges par hectare a été obtenue. Pour les arbres morts, Amanzadeh et al. (2013) dénombrent entre 27 et 30 arbres morts dans les forêts naturelles à dominance *Fagus orientalis* du nord de l'Irlande. Le diamètre quadratique moyen est 18,2 cm pour tous les arbres et 17,2 cm pour les arbres morts. La surface terrière moyenne calculée pour l'ensemble des forêts est de 5,15 m².ha⁻¹ pour l'ensemble des arbres et 0,88 m².ha⁻¹ pour les arbres morts avec des valeurs extrêmes de 1,92 et 9,34 m².ha⁻¹ pour l'ensemble des arbres et 0,25 et 2,87 m².ha⁻¹ pour les arbres morts. Pour le volume des arbres les valeurs moyennes sont respectivement de 31,95 m³.ha⁻¹ pour l'ensemble des arbres et 3,46 m³.ha⁻¹ pour les arbres morts. Ces valeurs sont similaires à ceux obtenus dans les domaines classés de l'Etat lors de l'IFN de 2008 au Bénin (Sépulchré et al., 2008) où le volume moyen obtenu est de 37,42 m³.ha⁻¹.

Sur l'ensemble des arbres morts, 15,9 % présentent un degré de pourriture entre 25 et 50

% et seulement 2,8 % ont un degré de pourriture dépassant 50 % contre 81,3 % d'arbres morts présentant un degré de pourriture inférieur à 25 %. Ces chiffres indiquent que le stock de bois mort dans les forêts du Bénin est renouvelé constamment. Lors du passage du feu, les arbres morts initiaux servent de combustible et sont plus ou moins consommés. Le constat est plus alarmant dans les zones cynégétiques des parcs W et Pendjari où aucun arbre mort n'a atteint un degré de pourriture dépassant 50 %. Or, plus l'arbre mort est en stade avancé de décomposition qu'il héberge plus de microorganismes et autres espèces saproxyliques, et mieux encore, il contribue à l'enrichissement du sol à la régénération de la forêt et à la lutte contre l'érosion. Le mode de gestion des forêts qui consiste à utiliser les feux saisonniers comme instrument d'aménagement semble ne pas promouvoir la biodiversité dépendante du bois mort.

Structure spatiale des arbres

Les résultats concernant l'analyse de la structure spatiale affichent un changement de distribution spatiale de l'agrégation à l'aléatoire allant même jusqu'à la régularité pour les peuplements (arbres vivants plus morts) étudiés. Dans de faibles rayons (2 à 4 m), les arbres sont regroupés en agrégats puis distribués aléatoirement voire régulièrement sur des distances plus grandes. Selon les résultats observés dans les peuplements

initiaux, les arbres sont repartis en petits îlots de 4 m de rayon environ et distribués aléatoirement sur l'ensemble des sites. Ces modes de répartition des arbres sont influencés par ceux des espèces dominantes prises individuellement. Selon Kusumoto et al. (2013), la distribution horizontale des espèces résulte de la conjugaison de deux facteurs principaux : les exigences édaphiques qui conduisent à des variations locales de densité spécifique et le type de structure spatiale intrinsèque de l'espèce. A petite échelle sur de faibles surfaces où les conditions édaphiques peuvent être considérées homogènes, seule la structure spatiale intrinsèque des espèces à priori gouverne le modèle spatial des peuplements. En effet, les espèces abondantes présentent en général une distribution agrégative (Fonton et al., 2012). Djossa et al. (2008) ont observé une distribution agrégative pour *Vitellaria paradoxa* dans la Réserve de Biosphère de la Pendjari au Bénin. De même, Fandohan et al. (2008) ont observé une distribution en agrégats de petites tailles (bouquets) régulièrement repartis pour *Burkea africana* dans le complexe forestier de Wari-Marou. La distribution agrégative observée pour la répartition des espèces serait due, au mode de dissémination des espèces (Atindogbé, 2004, Kakpo et al., 2018), qui pour la plupart sont des ballochores présentant des diaspores expulsées par la plante elle-même. Ainsi, après la déhiscence, les graines mûres sont directement libérées aux pieds des semenciers. Les autres dominantes des sites d'étude sont des sarcochores qui sont des plantes dont les diaspores sont totalement ou partiellement charnues. On assiste donc à une forte concentration des semences aux pieds des sujets adultes et, par conséquent, à un nombre important de plants de ces espèces.

La répartition spatiale des arbres morts varie d'une structure aléatoire à régulière. On note une forte variabilité entre les différents sites étudiés. Une légère tendance au regroupement en petits agrégats de 1 m de rayon dans certaines forêts (Goungoun, Ouémé supérieur et Ouémé-Boukou) est observée. Le contraste avec la structure spatiale du peuplement initial dont sont issus ces arbres

morts révèle tout l'intérêt de l'étude de la structure spatiale des arbres morts.

Une mort agrégée des arbres aurait été à tort attribuée à des peuplements caractérisés par une structure agrégée des arbres. Mais les causes à l'origine de la mort de ces arbres sont d'une considération importante dans cette analyse. La distribution spatiale des arbres morts est influencée par un certain nombre de facteurs, y compris les caractéristiques des agents de mortalité et les prédispositions des arbres à ces agents (Ylisirniö et al., 2009). Selon que la cause de mortalité est sélective ou aléatoire, la structure diffère.

La comparaison des modèles de structure spatiale d'arbres morts dans des stades de développement contrastés fournit une évaluation simple de l'hypothèse de mortalité aléatoire, qui stipule que si la mortalité est un événement aléatoire et que chaque arbre dans le peuplement a une probabilité égale de mort, il n'y a pas d'interaction spatiale significative entre les arbres vivants et morts (Little, 2002). En revanche, une agrégation positive entre les arbres vivants et morts indiquerait que la compétition entre arbres contribue à la mortalité sélective des arbres dans le peuplement (Getzin et al., 2006). Les résultats de cette recherche révèlent une indépendance avec une légère tendance à la répulsion entre arbres morts et vivants sur dix des onze sites étudiés, ce qui prouve que la mortalité des arbres est aléatoire dans les forêts naturelles du Bénin. La mort des arbres dans les formations végétales naturelles du Bénin est un phénomène aléatoire. Et ce constat est le même sur tous les sites étudiés, malgré une structure spatiale agrégée et régulière des arbres morts observée sur certains sites. Ces résultats concordent avec ceux obtenus par Aakala et Fraver (2012) qui ont observé une mortalité aléatoire pour le pin rouge (*Pinus resinosa* Ait.) dans cinq vieux peuplements du Minnesota, aux États-Unis. En effet, la compétition intra spécifique est la cause la plus brandie comme facteur de mortalité des arbres en forêt. Les arbres dans les peuplements à haute densité souffrent souvent d'une mortalité élevée en raison d'une concurrence plus intense dans les voisinages. A l'opposé, les résultats de cette

recherche ne révèlent aucune interaction positive entre arbres morts et vivants sur les sites à forte densité. Cette observation suggère que la compétition n'influence pas le modèle spatial de mortalité des arbres dans les forêts naturelles étudiées. De même, le diamètre quadratique des arbres morts est proche de celui des survivants (18,12 contre 18,92 cm) et contraste l'hypothèse de la compétition entre arbres comme cause de la mortalité qui prédit que les individus dominés du fait de la carence en la ressource (lumière, nutriments, eau) disparaissent ou meurent.

La connaissance rigoureuse des modèles spatiaux de mortalité des arbres peut potentiellement fournir un aperçu de l'importance relative des divers agents de mortalité qui gouvernent la dynamique forestière. En effet, dans les forêts naturelles du Bénin, surtout celles de la zone soudanienne (écosystème de savane), le feu est récurrent, presque annuel et constitue l'un des facteurs principaux de la mortalité des arbres. C'est une cause non sélective de mortalité des arbres. Son intensité est variable et même sur une petite échelle, sa répartition peut être inégale. Lors du passage du feu, les arbres qui échappent sont ceux des espèces résistantes et ou de gros diamètre mais qui finissent, eux aussi, par céder au fil des années à force de subir des attaques répétées du feu. La mort par le feu est une hypothèse qui explique au mieux la mortalité aléatoire des arbres observés. Les travaux de van Mantgem et al. (2011) ont signalé des tendances aléatoires de mortalité après le passage de feu dans la Sierra Nevada.

Facteurs influençant la mort des arbres

La recherche des causes de la mort des arbres autre que le feu dans les formations naturelles du Bénin s'est intéressée au diamètre quadratique et à la quantité d'espèces animales (surtout les espèces saproxyliques) comme facteurs ayant un effet positif significatif sur le recrutement en bois morts. Le diamètre quadratique est un indicateur de mesure indirect de l'âge des arbres. La régression linéaire entre la densité de bois morts par site et le diamètre quadratique du site montre une corrélation positive entre ces deux variables.

Ainsi, le nombre de bois morts dans les forêts augmente quand la formation végétale prend de l'âge. La sénescence comme facteur de mortalité des arbres a été abordée par plusieurs biologistes. Mais, les baisses de vigueur et de croissance induites par la vieillesse nuisent à la capacité d'un arbre à résister à une variété d'agents dommageable. La plupart des agents pathogènes blessent les organismes qui ont été préétablis aux maladies (Cochard et Lefort, 2016). L'autre facteur de mortalité est la diversité des sites d'étude en espèces animales. Les principaux groupes d'animaux rencontrés sont les insectes, les myriapodes et les oiseaux. Les insectes sont les plus nombreux et représentés par les ordres tels que les isoptères, les hyménoptères et les odonates. Ces espèces sont pour la plupart des ravageurs, agents pathogènes des arbres ou dépendant directement ou indirectement d'un organe ou de tout l'arbre. Les attaques de ces animaux causent des dommages considérables à la survie des arbres et les prédisposent à la mort (Anani-Kotoklo et al., 2010 ; Sané et al., 2016). Ces attaques animales si elles sont sévères, tuent les arbres ou dans le meilleur des cas les rendent vulnérables à une attaque de feu ou à la résistance à la compétition. Il faudrait toutefois noter que la corrélation positive notée entre le nombre d'arbres morts présents par sites et le nombre d'espèces animales peut aussi s'expliquer par le fait que l'arbre mort offre à cette micro faune l'habitat et les ressources nécessaires à leur survie. Donc, il se peut qu'elle ait colonisé le milieu après l'établissement de la cohorte d'arbres morts.

Conclusion

L'étude des arbres morts est d'une importance considérable pour des objectifs d'aménagement et de conservation de la biodiversité. Le présent travail s'est penché sur le sujet de recherche en évaluant la quantité de bois morts dans les forêts du Bénin. Cette étude a révélé que les bois morts sont essentiellement constitués d'arbres morts récemment (stade de décomposition non avancée). La répartition spatiale est aléatoire sans interaction significative avec les arbres vivants. Les feux de végétation, l'effet des animaux

saprophytiques et autres ravageurs et l'âge (la senescence) sont identifiés comme facteurs qui expliquent le recrutement en bois morts dans les formations naturelles du Bénin. L'impact du feu, phénomène récurrent dans les écosystèmes de savane des milieux tropicaux, est perceptible à travers la structure spatiale indépendante observée entre arbres morts et vivants qui excluent l'hypothèse de la compétition comme facteur responsable de la mort des arbres. Il serait donc intéressant que d'autres recherches suivent sur une longue période la cohorte d'arbres morts pour mieux ressortir la cause de la mortalité et les différentes implications sur le niveau de biodiversité. Dans les zones cynégétiques des parcs W et Pendjari où le feu est un instrument d'aménagement, le potentiel en bois morts est très faible et constitué essentiellement d'arbres morts non décomposés, avec pour corollaire la menace de la survie des espèces animales dépendantes directement ou indirectement des arbres morts. Il serait souhaitable que des études soient conduites dans l'objectif de déterminer l'impact de ce mode d'aménagement sur le niveau de la biodiversité.

CONFLIT D'INTERETS

Les auteurs déclarent qu'ils n'ont aucun conflit d'intérêt concernant ce travail.

CONTRIBUTIONS DES AUTEURS

GA, GFL et NHF ont conçu le protocole de l'étude, GA étant l'investigateur principal et NHF le superviseur. GFL et AA ont participé activement à la réalisation du travail et à la rédaction du manuscrit. Tous les auteurs ont corrigé le manuscrit et approuvé la soumission.

REMERCIEMENTS

Les auteurs remercient la Fondation Internationale pour la Science, pour avoir financé cette étude, à travers le projet de bourse de recherche IFS N° D/5624. Ils remercient également tous les lecteurs qui ont contribué à l'amélioration de la qualité scientifique du manuscrit.

RÉFÉRENCES

- Aakala T, Fraver S. 2012. Spatially random mortality in old-growth red pine forests of northern Minnesota. *Can. J. For. Res.*, **42**: 899-907. DOI: <https://doi.org/10.1139/x2012-044>.
- Aakala T. 2010. Coarse woody debris in late-successional *Picea abies* forests in northern Europe: Variability in quantities and models of decay class dynamics. *Forest Ecology and Management*, **260**(5): 770-779. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.05.035>.
- Amanzadeh B, Sagheb-Talebi K, Foumani BS, Fadaie F, Camarero JJ, Linares JC, Highway T, Azad C, Branch U. 2013. Spatial Distribution and Volume of Dead Wood in Unmanaged Caspian Beech (*Fagus orientalis*) Forests from Northern Iran. *Forests*, **4**: 751-765. DOI: <https://doi.org/10.3390/f4040751>.
- Anani-Kotoklo E, Kassene BD, Nyamador W, Ketoh GK, Glitho AI. 2010. Attaques des arbres par les termites sur le campus de l'Université de Lomé (Togo). *Int. J. Biol. Chem. Sci.*, **4**(1): 61-68. DOI: 10.4314/ijbcs.v4i1.54231.
- Atindogbé G. 2004. : *Analyse de la structure spatiale des arbres : Application à l'enrichissement des savanes boisées en zone soudanienne au Bénin*. Mémoire d'Ingénieur Agronome, Faculté des Sciences Agronomiques, Université d'Abomey-Calavi, Bénin.
- Besag J. 1977. Contribution to the discussion of Dr Ripley's paper. *J. R. Stat. Soc.*, **39**: 193-195. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.2517-6161.1977.tb01615.x>.
- Bobiec A, Gutowski JM, Laudenslayer WF, Pawlaczyk P, Zub K. 2005. The Afterlife of a Tree. Warsaw. WWF Poland.
- Brunet J, Fritz O, Richnau G. 2010. Biodiversity in European beech forests. A review with recommendations for sustainable forest management. *Ecol. Bull.*, **53**: 77-94. DOI: <https://www.jstor.org/stable/41442021>.

- Cochard B, Lefort F. 2016. Cas de suie de l'érabie et de chancre du peuplier dans le canton de Genève. *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen*, **167**(2): 98–104. DOI: <https://doi.org/10.3188/szf.2016.0098>.
- Dawkins HC. 1961. Estimating total volume of some Caribbean trees. *Caribbean Forestry*, **22** (3-4): 62-63.
- Diggle JP. 1983. *Statistical analysis of spatial point patterns*. New York, USA: Academic Press.
- Djossa BA, Fahr J, Wiegand T, Ayihouénou BE, Kalko EKV, Sinsin BA. 2008. Land use impact on *Vitellaria paradoxa* C.F. Gaertn. Stand structure and distribution patterns: a comparison of the Biosphere Reserve of Pendjari and farmed lands in Atacora district in Benin. *Agroforest. Syst.*, **72**: 205-220. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10457-007-9097-y>.
- EEA. 2007. *Halting the Loss of Biodiversity by 2010: Proposal for a First Set of Indicators to Monitor Progress in Europe*. European Environment Agency: Luxembourg.
- Fonton HN, Atindogbe G, Fandohan B. 2012. Structure spatiale des arbres des savanes boisées et forêts claires des zones soudaniennes : implication pour les enrichissements forestiers. *Biotechnol. Agron. Soc. Environ.*, **16**(4): 429-440.
- Getzin S, Dean C, He F, Trofymow JA, Wiegand K, Wiegand T. 2006. Spatial patterns and competition of tree species in a Douglas-fir chronosequence on Vancouver Island. *Ecography*, **29**: 671–682. DOI: <https://www.jstor.org/stable/30243158>.
- Goreaud F, Péliissier R. 2003. Avoiding misinterpretation of biotic interactions with the intertype K12-function: population independence vs. random labelling hypotheses. *J. Veg. Sci.*, **14**(5): 681-692. DOI: 10.1111/j.1654-1103.2003.tb02200.x.
- Goreaud F, Courbaud B, Collinet F. 1999. Spatial structure analysis applied to modeling of forest dynamics: a few examples. In *Empirical and Process Based Models for Forest Tree and Stand Growth Simulation*, Amaro A, Tomé M, (ed). Novas Technologias: Oeiras-Portugal; 155-172.
- Goodale CL, Apps MJ, Birdsey RA, Field CB, Heath LS, Houghton RA, Jenkins JC, Kohlmaier GH, Kurz W, Liu S, Nabuurs G-J, Nilsson S, Shvidenko AZ. 2002. Forest carbonsinks in the northern hemisphere. *Ecol. Appl.*, **12**: 891–899. DOI:10.2307/3060997.
- Gossner MM, Lachat T, Brunet J, Isacson G, Bouget C, Brustel H, Brandl R, Weisser WW, MÜLLER J. 2013. Current near-to-nature forest management effects on functional trait composition of saproxylic beetles in Beech Forests. *Conserv. Biol.*, **27**: 605–614. DOI: 10.1111/cobi.12023.
- Haase P, Pugnaire FI, Clark SC, Incoll LD, 1996. Spatial patterns in two-tiered semi-arid shrubland in southeastern Spain. *J. Veg. Sci.*, **7**: 527-534.
- Heilmann-Clausen J, Christensen M. 2004. Does size matter? On the importance of various dead wood fractions for fungal diversity in Danish beech forests. *For. Ecol. Manag.*, **201**: 105–117. DOI:10.1016/j.foreco.2004.07.010.
- Hyvönen R, Ågren GI. 2001. Decomposer invasion rate, decomposer growth rate, and substrate chemical quality: how they influence soil organic matter turnover. *Can. J. For. Res.*, **31** : 1594-1601. DOI: 10.1139/cjfr-31-9-1594.
- Ifo SA, Binsangou S, Mbemba M. 2018. Décomposition des gros débris ligneux dans les forêts tropicales humides du bassin du Congo. *Int. J. Biol. Chem. Sci.*, **12**(2): 837-849. DOI: 10.4314/ijbcs.v12i2.18.
- Kakpo SB, Yehouénou Tessi DR, Gbètoho AJ, Aoudji AKN, Ganglo JC. 2018. Répartition spatiale de *Cola millenii* K. Schum., *Dialium guineense* Wild. et *Azelia africana* Smith ex Pers. dans les forêts secondaires du Sud Bénin (Afrique de l'Ouest). *Int. J. Biol. Chem. Sci.*, **12**(1): 353-362. DOI: <https://dx.doi.org/10.4314/ijbcs.v12i1.28>

- Kusumoto B, Enoki T, Kubota Y. 2013. Determinant factors influencing the spatial distributions of subtropical lianas are correlated with components of functional trait spectra. *Ecol. Res.*, **28**: 9-19. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11284-012-0993-x>.
- Kuuluvainen T. 2009. Forest management and biodiversity conservation based on natural ecosystem dynamics in northern Europe: the complexity challenge. *Ambio.*, **38**(6): 309–315. DOI: <https://doi.org/10.1579/08-A-490.1>.
- Kuuluvainen T, Kalmari R. 2003. Regeneration microsites of *Picea abies* seedlings in a windthrow area of a boreal old-growth forest in southern Finland. *Ann. Bot. Fennici.*, **40**: 401–413. DOI: <https://www.jstor.org/stable/23726798>.
- Little LR. 2002. Investigating competitive interactions from spatial patterns of tree in multi-space boreal forests: The random mortality hypothesis revisited. *Can. J. Bot.*, **80**: 93–100. DOI: <https://doi.org/10.1139/b01-141>.
- Nieto A, Alexander KNA. 2010. *European Red List of Saproxyllic Beetles*. Publications Office of the European Union: Luxembourg. http://ec.europa.eu/environment/nature/conservation/species/redlist/downloads/European_saproxyllic_beetles.pdf.
- Sané CAB, Rouland-Lefevre C, Grechi I, Rey J-Y, Vayssières J-F, Diame L, Diarra K. 2016. Diversité, nuisance et modes de gestion des termites (Isoptera) dans les agrosystèmes sénégalais. *Int. J. Biol. Chem. Sci.*, **10**(1): 134-154. DOI: <http://dx.doi.org/10.4314/ijbcs.v10i1.10>.
- Sépulchré F, Adanmayi J, Brasseur M, Forster H. 2008. Méthodologie et résultats d'inventaire au niveau national. Projet Bois de Feu – Phase II (PBF II), Ministère de l'Environnement et de la Protection de la Nature, République du Bénin, 81p.
- Stokland JN, Tomter SM, Söderberg U. 2004. Monitoring and Indicators of Forest Biodiversity in Europe: From Ideas to Operationality. In *EFI Proceedings on Development of Dead Wood Indicators for Biodiversity Monitoring: Experiences from Scandinavia*, Marchetti M (ed). Florence: Italy; 207-226.
- van Mantgem PJ, Stephenson NL, Knapp E, Battles J, Keeley JE. 2011. Long-term effects of prescribed fire on mixed conifer forest structure in the Sierra Nevada, California. *For. Ecol. Manage.*, **261**(6): 989–994. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.12.013>.
- Ylisirniö A-L, Berglund H, Aakala T, Kuuluvainen T, Kuparinen A-M, Norokorpi Y, Hallikainen V, Mikkola K, Huhta E. 2009. Spatial distribution of dead wood and the occurrence of five saproxyllic fungi in old-growth timberline spruce forests in northern Finland. *Scandinavian Journal of Forest Research*, **24**(6): 527-540. DOI: 10.1080/02827580903362489.