

**Analyse ontogénique des conséquences de la  
perturbation anthropique du mutualisme fourmi-  
plante sur la dynamique des populations de  
*Khaya senegalensis* au Bénin**

Présenté par

**Léïla Syntiche WOLO**

pour l'obtention du Master en Développement de l'Université Senghor

Département Environnement

Spécialité : Gestion des Aires Protégées et de la Biodiversité

Directeur de mémoire : Dr Ir Orou Gande GAOUE

le 19 Octobre 2023

Devant le jury composé de :

**Dr Ir Brice SINSIN** Président

Professeur Titulaire (CAMES), Université  
d'Abomey Calavi, Bénin

**Dr Ir Orou Gande GAOUE** Directeur de mémoire

Associate Professor, Université de Tennessee,  
Knoxville, USA

**Dr Ir Etotépé A. SOGBOHOSSOU**, Examinatrice

Maître de Conférences (CAMES), Directrice du  
Département Environnement de l'Université  
Senghor à Alexandrie, Egypte

## Remerciements

Nous remercions le Seigneur pour sa grâce et sa santé qui nous ont permis d'accomplir ce travail. Nous remercions également tous ceux qui ont contribué, de près ou de loin, à sa réussite.

En particulier, nous adressons nos plus sincères remerciements à :

- Dr Ir Etotépé A. SOGBOHOSSOU, Directrice du Département de l'Environnement de l'Université Senghor à Alexandrie en Egypte, pour tous les efforts consentis à l'égard de notre formation, son soutien et ses conseils précieux, qui ont contribué de manière significative à notre réussite.
- Dr. Ir Orou G. GAOUE, Associate Professor au Département d'Ecologie et de Biologie Evolutive de l'Université de Tennessee à Knoxville aux USA, pour son encadrement et son soutien précieux. Nous avons beaucoup appris de lui, en particulier sa rigueur scientifique, son esprit analytique, son équité, sa simplicité et son amour du travail bien fait.
- Ir Nadejda Baro SERO, doctorante au Département d'Ecologie et de Biologie Evolutive de l'Université de Tennessee à Knoxville aux USA, pour sa disponibilité et réponse à nos préoccupations et qui nous a apporté son soutien indéfectible tout au long de ce travail.
- Dr Ir Jacob K. MOUTOUAMA pour sa disponibilité, pour son soutien précieux, ses suggestions et ses corrections, qui ont été des facteurs déterminants dans la réussite de ce mémoire.
- Ir Matthieu KIKI et Ir Yannick AKIN pour leur aide précieuse, leurs suggestions pertinentes et leurs corrections minutieuses, qui ont été déterminantes dans la réussite de ce travail. Nous les remercions également pour leur soutien tout au long de notre stage, à travers leurs conseils et leur encadrement.
- L'équipe pédagogique de l'Université Senghor d'Alexandrie et le corps professoral, pour la formation qu'ils nous ont dispensée et leur constante sollicitude.
- Tous nos camarades de la 18<sup>ème</sup> promotion de l'Université Senghor à Alexandrie en Egypte.
- Nos parents, en particulier mon tuteur TCHABI Samuel, qui nous ont soutenus tout au long de cette formation et de la réalisation de ce présent travail, par leurs conseils et leur soutien financier. Que Dieu vous le rende au centuple.

## **Dédicace**

Nous dédions le présent mémoire à :

- notre mère AHOKPOSSI Bernadette.
- ma sœur WOLO Aisatou Laurette Indira

## Résumé

Le maintien des interactions entre les espèces est fondamental pour la conservation durable de la diversité biologique. Les perturbations anthropiques chroniques, en modifiant les interactions bénéfiques entre espèces, peuvent directement limiter la coexistence des espèces et réduire la biodiversité. Notre compréhension des conséquences d'une telle perturbation du mutualisme au niveau de la population est limitée car la plupart des modèles ne mesurent pas la réponse des populations tout au long de l'ontogenèse. En Afrique de l'Ouest, les fourmis tresseuses (*Oecophylla longinoda*) défendent les acajous d'Afrique (*Khaya senegalensis*) contre les foreurs de tiges (*Hypsipyla robusta*), et elles bénéficient en retour de l'habitat (des feuilles pour faire leurs nids) et du miellat des cochenilles trouvés sur les nouvelles branches. L'émondage fréquent des branches et du feuillage de l'acajou africain par les peulhs a conduit à la perturbation de ces relations mutualistes. Dans cette étude, des données démographiques d'une étude de quatre années (2013 - 2016) sur les acajous d'Afrique et leurs fourmis tresseuses ont été utilisées pour paramétrer un modèle de projection intégral (IPM) dépendant de la taille qui intègre le nombre de nids de fourmis tresseuses en tant que variable aléatoire au niveau de l'arbre et le taux d'émondage. Ce modèle a permis de faire une analyse approfondie de l'impact de la réduction du nombre de nids de fourmis tresseuses sur la démographie et la dynamique à long terme des populations de *K. senegalensis* ; et de comprendre l'effet indirect de l'exploitation non-létale des arbres par les exploitants sur la productivité en fruit et la dynamique à long terme au-delà de la réduction directe du feuillage photosynthétique qui est prélevé par les éleveurs peulhs. Le modèle a montré que la réduction du nombre de nids de fourmis tresseuses a un effet positif sur la probabilité de fructification et le nombre de fruit produit par adultes de *K. senegalensis*, mais un effet négatif significatif sur la survie des individus. L'émondage fréquent a un effet positif négligeable sur la probabilité de fructification et le nombre de fruit produit par adultes. Les simulations suggèrent également que le mutualisme entre les fourmis tresseuses et *K. senegalensis* peut avoir un impact positif sur la dynamique des populations à long terme, mais cet impact est négligeable. Cependant, ces résultats indiquent de même que l'émondage a un impact positif négligeable sur la dynamique à long terme de *K. senegalensis*. Ces résultats démontrent l'intérêt de mener des études à long terme allant au-delà des quatre années d'étude sur les mécanismes expliquant les défenses chimiques, les impacts de la composition de la communauté de plante lié à ce mutualisme pour la gestion et conservation durable des populations de ces espèces qui sont en voie de disparition aujourd'hui dans nos forêts et en particulier dans les aires protégées.

**Mots clés :** émondage, *Khaya senegalensis*, mutualisme fourmi-plante, ontogenèse

## Abstract

Maintaining interactions between species is fundamental for the sustainable conservation of biological diversity. Chronic anthropogenic disturbances, by disruption beneficial interactions between species, can directly limit the coexistence of species and reduce biodiversity. Our understanding of the consequences of such disruption of mutualism at the population level is limited because we often fail to model the response of populations across ontogeny. In West Africa, weaver ants (*Oecophylla longinoda*) defend African mahogany trees (*Khaya senegalensis*) from shoot borers (*Hypsipyla Robusta*), and they receive in return habitat (leaves to make their nests) and honeydew from scale insects found on new branches. Heavy and frequent branch and foliage pruning of African Mahogany by Fulani people has led to the disruption of such mutualistic relationships. I used demographic data from four years (2013 - 2016) study of African Mahogany trees and their weaver ants to parametrize an integral projection model which integrates the number of dead and alive weaver ant nests as an individual tree level random variable. This model allowed an in-depth analysis of the whole life cycle impact of the reduction in the number of weaver ants nests on the demography and the population dynamics of African Mahogany. This model also allowed to understand the indirect effect of non-lethal trees harvesting by people on their productivity and dynamics beyond the direct reduction of photosynthesizing foliage which are removed by harvesters. The model showed that reducing the number of braider ant nests had a positive effect on the probability of fruiting and the number of fruits produced by *K. senegalensis* adults, but a significant negative effect on the survival of individuals. Frequent pruning has a negligible positive effect on the probability of fruiting and the number of fruits produced per adult. Simulations also suggest that mutualism between weaver ants and *K. senegalensis* may have a positive impact on long-term population dynamics, but this impact is negligible. However, these results also indicate that pruning has a negligible positive impact on the long-term dynamics of *K. senegalensis*. These results demonstrate the interest in carrying out long-term studies going beyond the four years of study on the mechanisms leading to chemical defenses, the impacts of the composition of the plant community linked to this mutualism for management and conservation. sustainable populations of these species which are endangered today in our forests and in particular in protected areas.

**Key-words:** ant plant mutualism, *Khaya senegalensis*, pruning, ontogeny

## Liste des abréviations utilisés

- Dbh : Diamètre à hauteur de poitrine d'homme
- *K. senegalensis* : *Khaya senegalensis*
- IPM : Modèle de Projection Intégral

## Tables des matières

Remerciements .....	i
Dédicace .....	ii
Résumé.....	iii
Mots clés : émondage, <i>Khaya senegalensis</i> , mutualisme fourmi-plante, ontogenèse .....	iii
Abstract .....	iv
Key-words: ant plant mutualism, <i>Khaya senegalensis</i> , pruning, ontogeny.....	iv
Liste des abréviations utilisés.....	v
Tables des matières.....	1
1. Introduction .....	3
1.1. Problématique et justification.....	3
1.2. Objectifs et Hypothèses de recherche .....	8
1.2.1. Objectifs .....	8
1.2.2. Hypothèses de recherche.....	8
2. Revue de littérature .....	10
2.1. Définition des concepts clés .....	10
2.2. Espèces d'études .....	11
2.2.1. <i>Oecophylla longinoda</i> .....	11
2.2.2. <i>Khaya senegalensis</i> (Desr.) A. Juss .....	12
2.3. Actions anthropiques dans les populations naturelles de <i>Khaya senegalensis</i> .....	13
3. Matériel et méthode.....	14
3.1. Milieu d'étude .....	14
3.2. Méthode de collecte des données .....	14
3.2.1. Sélection des populations .....	14
3.2.2. Données démographiques .....	15
3.3. Analyse des données .....	17
3.3.1. Analyse statistique .....	17
3.3.2. Construction du Modèle de Projection Intégrale (IPM) dépendant de la taille	20
3.3.3. Intégration numérique .....	21
4. Résultats.....	24

4.1.	Impact de la réduction du nombre de nids de fourmis tresseuses sur les différents taux vitaux démographiques et la dynamique des populations à long terme des populations de <i>K. senegalensis</i> .....	25
4.1.1.	Impact de la réduction du nombre de nids de fourmis tresseuses sur les différents taux vitaux démographiques de <i>K. senegalensis</i> .....	25
4.1.2.	Impact de la réduction du nombre moyen de nids de fourmis tresseuses sur le taux de croissance à long terme des populations de <i>K. senegalensis</i> .....	27
4.2.	Effet du taux élevé d'émondage sur la productivité en fruit et la dynamique des populations à long terme de <i>K. senegalensis</i> .....	27
4.2.1.	Effet du taux élevé d'émondage sur la productivité en fruit de <i>K. senegalensis</i> ...	27
4.2.1.	Effet du taux moyen d'émondage sur le taux de croissance à long terme des populations de <i>K. senegalensis</i> .....	29
5.	Discussion.....	31
5.1.	Impact de la réduction du nombre de nids de fourmis tresseuses sur les différents taux vitaux démographiques et la dynamique des populations à long terme de <i>K. senegalensis</i> .....	32
5.1.1.	Impact de la réduction du nombre de nids de fourmis tresseuses sur les différents taux vitaux démographiques de <i>K. senegalensis</i> .....	32
5.1.2.	Impact de la réduction du nombre moyen de nids de fourmis tresseuses sur le taux de croissance à long des populations de <i>K. senegalensis</i> .....	35
5.2.	Effet du taux élevé d'émondage sur la productivité en fruit et la dynamique des populations à long terme de <i>K. senegalensis</i> .....	37
5.2.1.	Effet du taux élevé d'émondage sur la productivité en fruit de <i>K. senegalensis</i>	37
5.2.2.	Effet du taux moyen d'émondage sur le taux de croissance à long terme des populations de <i>K. senegalensis</i> .....	38
6.	Conclusion et perspectives .....	39
7.	Références bibliographiques .....	41
8.	Liste des illustrations .....	49
9.	Liste des tableaux.....	50

## 1. Introduction

### 1.1. Problématique et justification

Les interactions protectrices entre fourmis et plantes sont au cœur de la survie, de la croissance et de la reproduction de multiples organismes, et jouent ainsi un rôle important dans la régulation de la dynamique des populations et le fonctionnement des écosystèmes (Doublet, 2020; Holland *et al.*, 2002; José Melo Teles Gomes *et al.*, 2021; Maron *et al.*, 2014; Palmer & Brody, 2013). Ces mutualismes font partie des interactions positives où les plantes produisent un nectar extrafloral riche en glucides et en acides aminés qui attirent différentes espèces de fourmis (Thurman *et al.*, 2019). En échange de cette ressource, les fourmis protègent à leur tour la plante hôte contre les herbivores. Bien que ces interactions soient souvent considérées comme vitales pour la dynamique des populations (Ford *et al.*, 2015; Thurman *et al.*, 2019) et la conservation durable de la biodiversité, elles sont menacées par les activités humaines telles que la récolte des Produits Forestiers Non Ligneux (fruits, graines, écorces, latex, etc.) et l'exploitation du bois.

Un obstacle majeur, est alors de savoir quand et comment les perturbations humaines de ce type d'interaction influencent la démographie de leurs partenaires à long terme (Ford *et al.*, 2015). Etant donné que la plupart des études ont mis en évidence les conséquences démographiques de cette relation entre la plante hôte et les fourmis sur la dynamique des populations (Doublet, 2020; Ford *et al.*, 2015; Gomes *et al.*, 2021; Maron *et al.*, 2014), les mécanismes sous-jacents aux changements démographiques à long terme résultant de la perturbation anthropique de ces interactions restent encore complexes et mal compris (Jackson *et al.*, 2014; Lynch & Savage, 2023). Les études ont montré que les effets de la perturbation humaine du mutualisme peuvent être indirects et difficiles à prévoir. Certains facteurs possibles incluent les effets de la déforestation, la pollution et les changements climatiques sur les ressources et les menaces auxquelles les plantes sont confrontées ; l'échelle temporelle et spatiale (Jackson *et al.*, 2014; Liere *et al.*, 2012). Par exemple, la déforestation peut réduire la disponibilité des sites de nidification pour les fourmis, ce qui peut à son tour affecter la taille de la population de fourmis. La pollution peut également affecter la qualité des ressources dont dépendent les plantes et les fourmis. Cela peut entraîner des changements dans les interactions mutualistes, dont il peut être difficile de prédire les effets à long terme. La question fondamentale ici est alors de savoir comment améliorer notre compréhension des mécanismes sous-jacents aux changements démographiques à long terme résultant de la perturbation anthropique des interactions mutualistes.

Les écologistes considèrent généralement des expériences manipulatives, en supprimant les fourmis de certains individus et en comparant leur démographie avec celle des arbres à fourmis (Dorrestein *et al.*, 2019; Hood *et al.*, 2022) pour comprendre ce problème. La plupart de ces expériences de suppression de fourmis ont été menées à petite échelle, en utilisant par

exemple des barrières collantes autour des troncs ou des branches, parfois en combinaison avec des appâts empoisonnés ciblés. Cependant, elles sont limitées dans leur capacité à fournir des informations sur l'impact de la suppression des fourmis sur les grands arbres dont les communautés de fourmis ne peuvent pas être supprimées. Pour cette raison, la majorité des expériences ont été des suppressions à petite échelle sur les herbacées et arbustes et fournissent des informations importantes sur comment ces expériences manipulatoires pourraient influencer la reproduction de la plante hôte mais ne considèrent pas tous les indices vitaux démographiques de la plante hôte. Par exemple, une méta-analyse portant sur la suppression des fourmis présente sur une espèce de plante, a révélé qu'elle entraînait deux fois plus de dommages causé par les herbivores influençant la reproduction de la plante hôte (Riginos *et al.*, 2015) et 25 % moins de fruits et de graines, par rapport aux arbres avec des fourmis (Rosumek *et al.*, 2009). Les études empiriques antérieures dans l'agroforesterie du cacao ont constaté une réduction de 27-50 % de la productivité de cette espèce de plante (Gras *et al.*, 2016; Wielgoss *et al.*, 2014). À l'inverse, la productivité n'a pas été affecté par la suppression des fourmis dans les plantations d'agrumes (Piñol *et al.*, 2012). Des preuves contraires ont également montré que la récolte de produits forestiers non ligneux (PFNL) a un effet positif sur le taux de croissance de la population (par exemple, Ford *et al.*, 2015), tandis que d'autres études révèlent qu'elle peut avoir un effet neutre sur la dynamique de la population. Néanmoins, un problème clé qui a entravé une meilleure compréhension des résultats est qu'il a été possible de trouver des impacts significatifs de la suppression des fourmis sur tous les taux vitaux démographiques et la dynamique des populations des espèces de plantes sur lesquelles les manipulations ont été effectuée.

Pringle (2014), Rusman *et al.* (2019) et Styrsky & Eubanks (2006) ont démontré que la perturbation du mutualisme peut influencer fortement tous les processus démographiques (c'est-à-dire tous les indices vitaux tels que la croissance, la reproduction et la survie) de la plante hôte et entraîner l'extinction de la population. Ces résultats corroborent avec les études de De Angeli *et al.* (2021) qui ont montré un changement des schémas démographiques et une extinction des populations d'une espèce de palmier récolté pour les PFNL. Par ailleurs, dans une savane kenyane, la perturbation du mutualisme entre *Acacia drepanolobium* et la fourmi indigène *Crematogaster spp* a engendré des conséquences démographiques graves sur l'ensemble de la population. Dans cette étude, les résultats ont suggéré une diminution considérable de la survie, la croissance et de la reproduction des arbres adultes non protégés avec un taux d'herbivorie élevé (Hays *et al.*, 2022). Dans le même temps, une étude a été réalisée dans la réserve d'Olpejeta, examinant l'impact du feu sur *Acacia drepanolobium* avant et après les épisodes d'incendies entre 2003 et 2007, pour évaluer les conséquences démographiques sur l'ensemble de la population (Sensenig *et al.*, 2017). Cette étude a montré que les grands arbres étaient plus susceptibles de mourir d'un incendie que les juvéniles, tandis que les densités de semis augmentaient après un incendie (Sensenig *et al.*, 2017). Même avec des densités de semis accrues, les zones brûlées ont attiré un grand nombre d'herbivores, réduisant la possibilité de recrutement de semis en adultes. Les incendies ont également considérablement réduit la floraison chez *A. drepanolobium*, affectant ainsi la

production de fruits. Bien que les incendies aient causé la mort d'adultes d'*A. drepanolobium*, l'effet le plus significatif était le renversement des arbres dans la classe de hauteur des semis au fur et à mesure que les arbres repoussaient. Cette étude fournit un examen approfondi de la façon dont l'investissement de la plante hôte dans la défense biotique varie au cours du cycle de vie. La prise en compte explicite de l'ontogenèse de la plante hôte est alors cruciale pour améliorer notre compréhension des conséquences démographiques de la perturbation anthropique des mutualismes fourmis-plantes sur la dynamique des populations. Car les populations de plantes à longue durée de vie sont démographiquement hétérogènes, et la considération du cycle de vie permet de suivre l'hétérogénéité démographique.

En effet, l'ontogenèse de la plante est un facteur crucial qui peut déterminer le résultat et les conséquences démographiques de la perturbation des interactions protectrices fourmis-plantes (Rusman *et al.*, 2020). Tout d'abord, les plantes attaquées tôt dans le développement produisent des inflorescences plus petites que les plantes non endommagées et les plantes attaquées tard dans le développement du fait de l'augmentation du taux d'herbivorie (Hoffmeister *et al.*, 2016). A titre d'exemple palpable, les plantes juvéniles endommagées subissent des coûts d'herbivorie plus élevés que les plantes à fleurs en raison de la réduction du feuillage photosynthétique et des autres produits qui sont prélevés par les exploitants. Les grands arbres quant à eux sont plus résistants au stress provoqué par la perturbation en raison d'un investissement accru dans la croissance induit par la concurrence pour la lumière (de Vries *et al.*, 2019). Par conséquent, une attaque précoce dans la vie de la plante hôte pourrait réduire l'espérance de vie de la plante hôte et influencer les taux vitaux (Gaoue *et al.*, 2013). De plus, l'abondance et l'identité des fourmis impliquées dans l'interaction peuvent changer au cours de l'ontogenèse de la plante hôte (Dutton *et al.*, 2016; Lucas-Barbosa, 2016; Villamil, 2017; Vries *et al.*, 2017) et la perturbation peut engendrer des conséquences démographiques graves sur l'ensemble de la population. Étonnamment, malgré le fait que la prise en compte du cycle de vie des partenaires est cruciale pour ces études démographiques, ceux-ci ont rarement été inclus dans des systèmes naturels plus vastes. Bien que ces systèmes sont plus complexes, donc beaucoup plus difficiles à étudier et à modéliser, la plupart des recherches devront être spécifiques et se concentrer sur des espèces d'arbres en intégrant dans les systèmes naturels le cycle de vie complet de la plante hôte pour être en mesure de concevoir la stratégie de gestion de la conservation durable la plus précise (Lomascolo, 2015; Palmer & Brody, 2013; Rogers *et al.*, 2017).

Un outil très approprié pour de telles études démographiques est l'utilisation des modèles mathématiques qui sont des modèles utilisés en écologie (Brooks *et al.*, 2019; Caswell, 2019). Ces modèles sont de précieux outils utilisés pour examiner comment différents types et intensités d'activités de récolte influencent le taux de croissance et la persistance des populations (par exemple, Gaoue, 2015; Isaza *et al.*, 2017; Neeraja *et al.*, 2022). Ils sont basés sur l'idée que la structure de la population, c'est-à-dire la répartition des individus par âge, sexe et catégorie de reproduction, et les interactions biotiques entre espèces sont un facteur important qui détermine la dynamique de la population. De plus, ils sont utilisés dans un large

éventail d'applications, notamment la gestion des ressources naturelles, la conservation de la biodiversité et la compréhension des effets de la perturbation humaine des mutualismes fourmis plantes par exemple sur la dynamique des populations. Ce sont également de puissants outils utilisés pour évaluer les risques d'extinction et identifier les actions qui peuvent être prises pour protéger les populations. A titre d'exemple palpable, on peut citer les modèles de projection matriciels (MPMs) qui sont les plus utilisés pour estimer les taux de croissance démographique et identifier les paramètres démographiques qui ont le plus d'impact sur les individus (Lediuk *et al.*, 2016). Ils sont basés sur une matrice de population qui représente la dynamique de la population au fil du temps. Cette matrice indique le nombre d'individus qui passeront d'une catégorie à l'autre d'une année à l'autre. Par exemple, la matrice peut indiquer que 10% des jeunes arbres survivront et deviendront adultes, que 50% des adultes survivront et se reproduiront, et que 20% des adultes mourront. Ces paramètres sont utilisés plus tard pour définir quels individus devraient être prioritaires dans les actions de gestion (Kerr *et al.*, 2016). Mais le problème des MPMs pour les espèces qui ont de stade ontogénétique, réside dans la définition arbitraire des individus en classes d'états discrets, ce qui peut générer des estimations inadéquates des taux de croissances des populations et également affecter l'interprétation des analyses de perturbations anthropiques (Rees *et al.*, 2014). Comme alternative aux modèles matriciels, les modèles de projection intégrale (IPMs) ont été développés pour atténuer provisoirement les problèmes des MPMs (Zuidema *et al.*, 2010) et il existe aujourd'hui une large gamme de méthodes disponibles pour analyser les populations avec des cycles de vie complexes (Coulson *et al.*, 2010; Ellner & Schreiber, 2012; Jongejans *et al.*, 2011). Ces modèles sont des extensions des modèles matriciels qui conservent les propriétés essentielles des matrices telles que le taux de croissance démographique, la sensibilité, l'élasticité et les estimations d'âge (Zuidema *et al.*, 2010) et prennent en compte tous les stades d'évolution des espèces. Au lieu de regrouper la plante hôte en classes d'états discrets, une variable continue est utilisée (hauteur, Dbh par exemple), produisant des résultats plus robustes (Merow *et al.*, 2014; Zuidema *et al.*, 2010). Aussi, l'utilisation des modèles de projection intégrale (IPMs) permet d'incorporer les interactions biotiques, de comprendre les modifications du cycle de vie des arbres ou colonies de fourmis et les conséquences démographiques de la perturbation humaine de ces interactions biotiques sur la dynamique des populations.

Dans cette étude, nous étudions comment les interactions positives entre espèces peuvent être bénéfique pour la démographie et influencer la dynamique des populations de la plante hôte en étudiant la démographie de *Khaya senegalensis*, une espèce de grande taille à longue durée de vie dans le contexte de la perturbation à médiation humaine de son interaction avec la fourmi tresseuse *Oecophylla longinoda* au Bénin. Ainsi, avec l'augmentation des rapports de surexploitation de cette espèce pour le bois et d'autres usages par les populations indigènes, il y a eu peu d'études sur la façon dont de telles perturbations du mutualisme pourraient influencer les indices vitaux tels que la survie, la croissance et la reproduction des arbres de grande taille comme *Khaya senegalensis* au cours des différents stades ontogéniques dans les systèmes naturels plus vastes. Alors, pour tester l'effet de la

perturbation anthropique du mutualisme entre *Khaya senegalensis* et la fourmi tresseuse *Oecophylla longinoda*, nous avons combiné quatre années d'études (2013-2016) démographiques sur l'acajou d'Afrique et leur fourmis tresseuses pour paramétriser un modèle de projection intégral (IPM) intégrant le nombre de nids de fourmis tresseuses mortes et vivantes comme variable aléatoire individuelle au niveau de l'arbre et dépendant du taux d'émondage et répondre aux questions suivantes :

- Quel est l'impact de la réduction du nombre de nids de fourmis tresseuses (*Oecophylla longinoda*) sur la démographie et la dynamique des populations à long terme de *Khaya senegalensis* au Bénin ?

Nous avons testé l'impact de la réduction du nombre de nids de fourmis tresseuses *Oecophylla longinoda* sur les taux de survie, croissance et de reproduction de *Khaya senegalensis* en utilisant les IPMs intégrant le nombre de nids de fourmis tresseuses comme variable aléatoire individuelle au niveau de l'arbre et le taux d'émondage. Ce modèle nous a permis de faire une analyse approfondie de l'impact de la réduction du nombre de nids de fourmis tresseuses sur la démographie et la dynamique des populations à long terme. Nous avons utilisé ces simulations pour demander :

- comment l'exploitation non-létale par les exploitants peut influencer indirectement la productivité en fruit et la dynamique des populations à long terme de *Khaya senegalensis* au-delà de la réduction directe du feuillage photo synthétisant qui est prélevé par les exploitants ?

Plus précisément, nous avons évalué comment l'émondage peut influencer la productivité de fruits et le taux de croissance à long terme de l'ensemble des populations de la plante hôte *Khaya senegalensis*.

## 1.2. Objectifs et Hypothèses de recherche

### 1.2.1. Objectifs

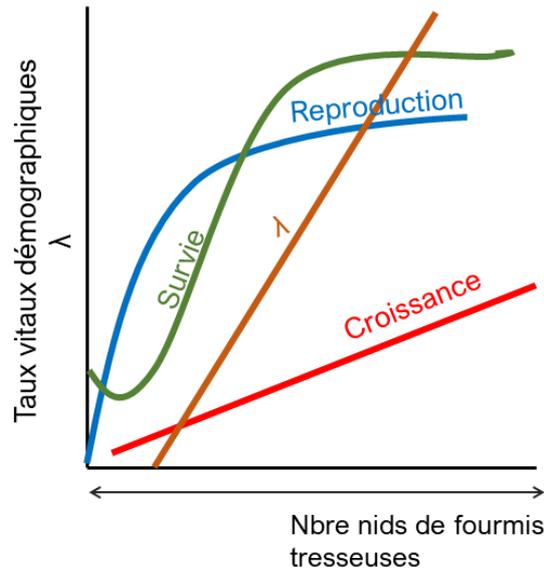
L'objectif général de ce travail est de construire un modèle de projection intégrale pour tester l'effet de la perturbation anthropique du mutualisme entre *Oecophylla longinoda* et *Khaya senegalensis* sur la démographie et la dynamique des populations à long terme de *Khaya senegalensis* au Bénin. Spécifiquement, il s'agira de :

- analyser l'impact de la réduction du nombre de nids de fourmis tresseuses (*Oecophylla longinoda*) sur la démographie et la dynamique des populations à long terme de *Khaya senegalensis* au Bénin ; et
- comprendre l'effet indirect de l'exploitation non-létale sur la productivité en fruit et la dynamique des populations à long terme de *Khaya senegalensis* au-delà de la réduction directe du feuillage photosynthétique qui est prélevé par les exploitants.

### 1.2.2. Hypothèses de recherche

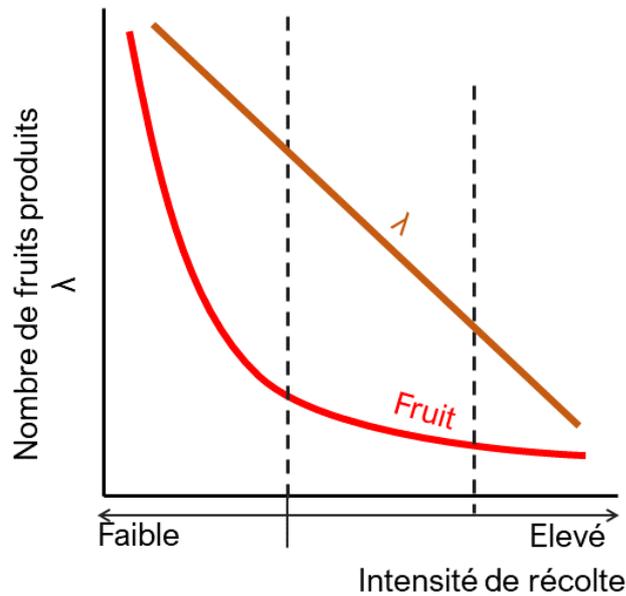
Nous posons l'hypothèse que :

- la réduction du nombre de nids de fourmis tresseuses (*Oecophylla longinoda*) diminue les taux de survie, croissance et de reproduction des individus de *Khaya senegalensis* et le taux de croissance à long terme des populations (Figure 1) car les fourmis sont connues pour garder les organes reproducteurs et protéger les arbres (Ford *et al.* 2015; Holland, De Angelis, et Bronstein 2002) et la perturbation du mutualisme entre les fourmis tresseuses et *K. senegalensis* peut affecter négativement les processus démographiques et la dynamique des populations à long terme (Lynch et Savage 2023 ; Hays *et al.* 2022) ; et



**Figure 1** Taux vitaux démographiques et taux de croissance de la population à long terme comme fonction du nombre de nids de fourmis tresseuses (Hypothèse de recherche 1)

- le taux élevé d'émondage diminue le nombre de fruits produits par adulte et la croissance à long terme des populations de *Khaya senegalensis* au Bénin (Figure 2). Ce qui a été démontré par un consortium de recherche dirigé par (Gaoue, 2015; Gaoue *et al.*, 2011, 2013; Gaoue & Ticktin, 2007, 2008).



**Figure 2** Taux vitaux démographiques et taux de croissance de la population à long terme comme fonction du taux d'émondage (Hypothèse de recherche 2)

## 2. Revue de littérature

### 2.1. Définition des concepts clés

Dans cette section, certains concepts clés sont définis afin de faciliter une meilleure compréhension de l'étude.

**Probabilité de survie (= survie dans cette étude)** : c'est le pourcentage d'individus qui survivent d'une année sur l'autre ou de  $t$  à  $t+1$ .

**Taux de croissance (= croissance dans cette étude)** : c'est la vitesse à laquelle un individu augmente en taille et en masse.

**Probabilité de fructification** : c'est le pourcentage d'individus qui produisent des fruits d'une année sur l'autre ou de  $t$  à  $t+1$ .

**Recrutement des semis** : en démographie, c'est le processus d'ajout de nouveaux individus à une population végétale (LePage *et al.*, 2000). Il est défini comme le nombre d'individus qui survivent et s'établissent pour contribuer à la population. C'est également un facteur important qui détermine la dynamique des populations végétales.

**Distribution par taille des individus** : c'est une mesure de la répartition des individus d'un arbre en fonction de leur taille (diamètre à hauteur de poitrine d'homme ou hauteur des individus par exemple).

**Ontogenèse d'une plante** : c'est le processus de développement d'une plante depuis sa fécondation jusqu'à sa mort (Dibos, 2010).

**Taux vitaux démographiques** : ce sont des indicateurs qui mesurent la survie, la croissance, la reproduction et la mortalité d'une population de plantes. Ils sont utilisés pour comprendre la dynamique des populations de plantes et pour prévoir leur évolution future.

**Démographie de la plante** : c'est l'étude des populations, c'est-à-dire des groupes d'individus de la même espèce qui vivent dans un même endroit. Elle implique très souvent la survie, la fertilité et croissance, le clonage et comment ils varient dans le temps et l'espace.

**Dynamique des populations** : fait référence à la fluctuation des populations dans le temps et l'espace.

## 2.2. Espèces d'études

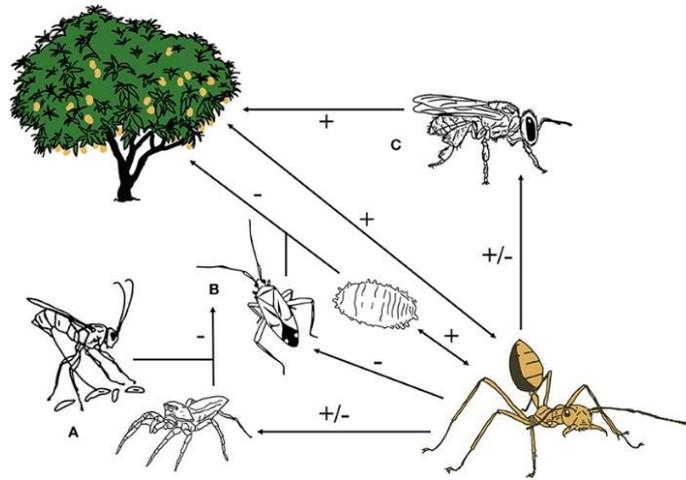
### 2.2.1. *Oecophylla longinoda*

La fourmi tresseuse africaine *Oecophylla longinoda* est une espèce d'insecte endémique de l'Afrique appartenant à la famille des Formicidae (Vayssières *et al.*, 2022), et abondante dans les forêts humides jusqu'aux savanes sèches de la zone sahélienne méridionale sur des hôtes sauvages (arbres, arbustes et lianes) et des arbres fruitiers cultivés (Osseni *et al.*, 2020). Elle est reconnaissable à sa couleur rouge distincte (Figure 3). En tant qu'espèce prédatrice arboricole, elle construit des nids de feuilles tissées à l'intérieur des cimes des arbres et joue un rôle crucial pour la conservation en Afrique subsaharienne (Vayssières *et al.*, 2022) comme agent de lutte biologique contre les ravageurs des fruits et protège la plante hôte contre les herbivores et les foreurs de pousses qui pourraient causer des dommages.



**Figure 3** (a) Nid de fourmi tresseuse africaine récolté dans une population de *Khaya senegalensis* au Bénin ; (b) *Oecophylla longinoda* ; et (c) *Oecophylla longinoda* sur un individu de *Gardenia erubescences* dans une population de *Khaya senegalensis* au Nord Benin.

Elle entretient également une relation mutuellement bénéfique avec les hémiptères, qui agissent comme une source de glucides et de protéines pour de nombreuses espèces de plantes hôtes (Lim *et al.*, 2008). Cette interaction, communément appelé mutualisme fourmis-hémiptères, est l'un des exemples les plus connus de mutualisme alimentaire pour la protection entre les fourmis et les hémiptères producteurs de miellat. Il englobe différents représentants des sous-ordres Auchenorrhyncha (cigales et cicadelles) et Sternorrhyncha (pucerons, psylles, cochenilles et aleurodes), anciennement regroupés sous le nom d'homoptères. Les homoptères visités sont protégés par les fourmis, tandis qu'ils fournissent du miellat et parfois des sources de protéines solides.



**Figure 4** Exemple d'interaction entre fourmis, plantes et d'autres insectes (hémiptère et autres).

### 2.2.2. *Khaya senegalensis* (Desr.) A. Juss

*Khaya senegalensis* (Desr.) A. Juss. est un arbre semi-caducue à longue durée de vie que l'on trouve dans deux régions écologiques contrastées du Bénin, en Afrique de l'Ouest : une région soudanaise plus sèche et une région soudano-guinéenne humide (Gaoue et Ticktin 2008). C'est une espèce d'arbre très importante de la famille des Meliaceae (Isaza *et al.*, 2017), pouvant atteindre 30 m de haut et jusqu'à 3m de circonférence, avec une cime dense et un fût court recouvert d'une écorce écailleuse gris foncé (Figure 5) (Keay, 1989). Les feuilles sont spiralées, regroupées vers l'extrémité des branches où on retrouve une substance très sucrée produite par les cochenilles, appelées miellat. Cette substance attire les fourmis tresseuses qui se nourrissent du miellat trouvé sur les branches et sont également susceptibles d'attaquer les insectes herbivores qui tentent de consommer les bourgeons reproducteurs, les fleurs ou les fruits à proximité. Les fourmis jouent à leur tour un rôle protecteur pour les acajous d'Afrique (*Khaya senegalensis*) et les défendent aussi contre les foreurs des pousses (*Hypsipyla robusta*), améliorent l'hygiène des colonies productrices de miellat en éliminant les individus morts et les exuvies (Mouratidis *et al.*, 2021) et en transportant les producteurs de miellat vers des parties appropriées de la plante. En échange, elles reçoivent un habitat (des feuilles pour faire leurs nids) et du miellat des cochenilles trouvées sur les nouvelles branches. Cette interaction mutuellement bénéfique entre les fourmis et *Khaya senegalensis* est essentielle à la survie de l'arbre.



**Figure 5** Arbre de *Khaya senegalensis* dans la population de Sakarou au Nord du Bénin, Afrique de l’Ouest.  
Photo de terrain, 2023

### 2.3. Actions anthropiques dans les populations naturelles de *Khaya senegalensis*

Mais deux principales catégories d’actions anthropiques sont observées dans les populations naturelles de *K. senegalensis* affectant ainsi la croissance, la survie, la reproduction (Gaoue et Ticktin 2010) et les interactions positives entre les deux espèces, voire la disparition des populations (Gaoue 2015 ; Gaoue *et al.* 2013 ; Gaoue et Ticktin 2008 ; Phillips *et al.* 2023). Parmi ces actions, l’émondage lourd et fréquent des branches et du feuillage par les éleveurs peulhs est très récurrent. Car cette espèce d’arbre est fortement récoltée par ces éleveurs pour le feuillage destiné à nourrir le bétail (Gaoue et Ticktin 2009). Les déclinés signalés des populations de cette espèce, a aussi des implications à la fois biologiques et culturelles, car le bétail fait partie intégrante des cultures de ces exploitants et des moyens de subsistance. Ce qui explique la forte pression exercée sur cette espèce par les peulhs. Aussi, la plupart des individus dans les populations de *Khaya senegalensis* subissent une forte pression d’écorçage pour des usages médicaux. L’écorce d’acajou d’Afrique est récoltée par les agriculteurs locaux (Gaoue et Ticktin 2008) et est utilisée comme un médicament important pour traiter diverses maladies, notamment le paludisme, les maladies gastro-intestinales et l’anémie (Arbonnier 2000). De plus, il est très prisé pour son bois (CTFT 1988). Les autres formes de pressions sont l’abattage, les feux précoces qui sont relatives à la recherche d’espaces par les populations indigènes, recherche de terres pour l’agriculture et à l’incivisme de la population (Osseni *et al.*, 2020).

### 3. Matériel et méthode

#### 3.1. Milieu d'étude

Le Bénin (6°–12°50 N et 1°–3°40E) (Afrique de l'Ouest) se trouve dans le Dahomey Gap, un couloir sec de savane qui divise le bloc de forêt tropicale africaine en deux parties. Le climat est sec, avec des régions subéquatoriales guinéo-congolaise (6°25–7°30 N), soudano-guinéenne (7°30–9°30 N) et soudanienne (9°30–12°N). L'étude a été conduite dans les régions soudano-guinéenne et soudanienne, où l'on trouve *K. senegalensis*. La région soudano-guinéenne (Figure 5) est la plus humide et a une saison des pluies plus longue et un habitat plus diversifié que la région soudanienne qui est sèche avec des précipitations plus faibles, moins de mois pluvieux et une température moyenne plus élevée (tableau 1).

#### 3.2. Méthode de collecte des données

##### 3.2.1. Sélection des populations

29 populations d'acajou d'Afrique ont été préalablement enquêtées dans les zones d'études avant 2013 (Gaoue et Ticktin 2010). À partir de cet ensemble de populations, 12 populations d'acajou africain ont été sélectionnées (Tableau 1) pour des études démographiques. Ces populations ont été choisies pour leur différence en ce qui concerne le niveau du feuillage, les conditions écologiques et la situation géographique. Les populations ont été sélectionnées de façon aléatoire en fonction de ces différentes caractéristiques : trois populations fortement exploitées en termes de feuillage (populations à forte récolte) et trois populations moins exploitées (populations à faible récolte) dans chaque région (tableau 1). Au total, six populations ont été sélectionnées dans la région soudano-guinéenne plus humide et six dans la région soudanienne plus sèche (Figure 6). Dans la région soudanienne, les populations étaient situées dans des forêts galeries, car c'est là que presque toutes les populations de *K. senegalensis* se trouvaient. Dans la région soudano-guinéenne, les autres populations étaient sélectionnées dans divers types d'habitats (forêt galerie, forêt dense sèche, boisés) car il n'y avait pas suffisamment de populations dans un type de végétation. Aussi, les populations à forte récolte avaient plus de 50 % des arbres émondés (branches récoltées par les éleveurs) et celles qui sont à faible récolte, <5 % d'arbres émondés (Gaoue & Ticktin, 2007). Aucune population n'avait d'intensité de récolte intermédiaire (Tableau 1). Il n'existait pas de populations non exploitées dans les deux régions écologiques. L'émondage a eu lieu principalement sur les individus adultes (diamètre à hauteur de poitrine [dhp] > 30 cm ; Gaoue & Ticktin 2007).

**Tableau 1** Description des 12 populations de *K. senegalensis* sélectionnées dans deux régions écologiques du Bénin. L'intensité de la récolte fait référence à la récolte du feuillage et de l'écorce. Les populations à forte récolte ont > 50 % d'arbres élagués et < 10 % d'arbres écorcés ; les populations à faible récolte ont < 5 % d'arbres élagués et < 5 % d'arbres écorcés.

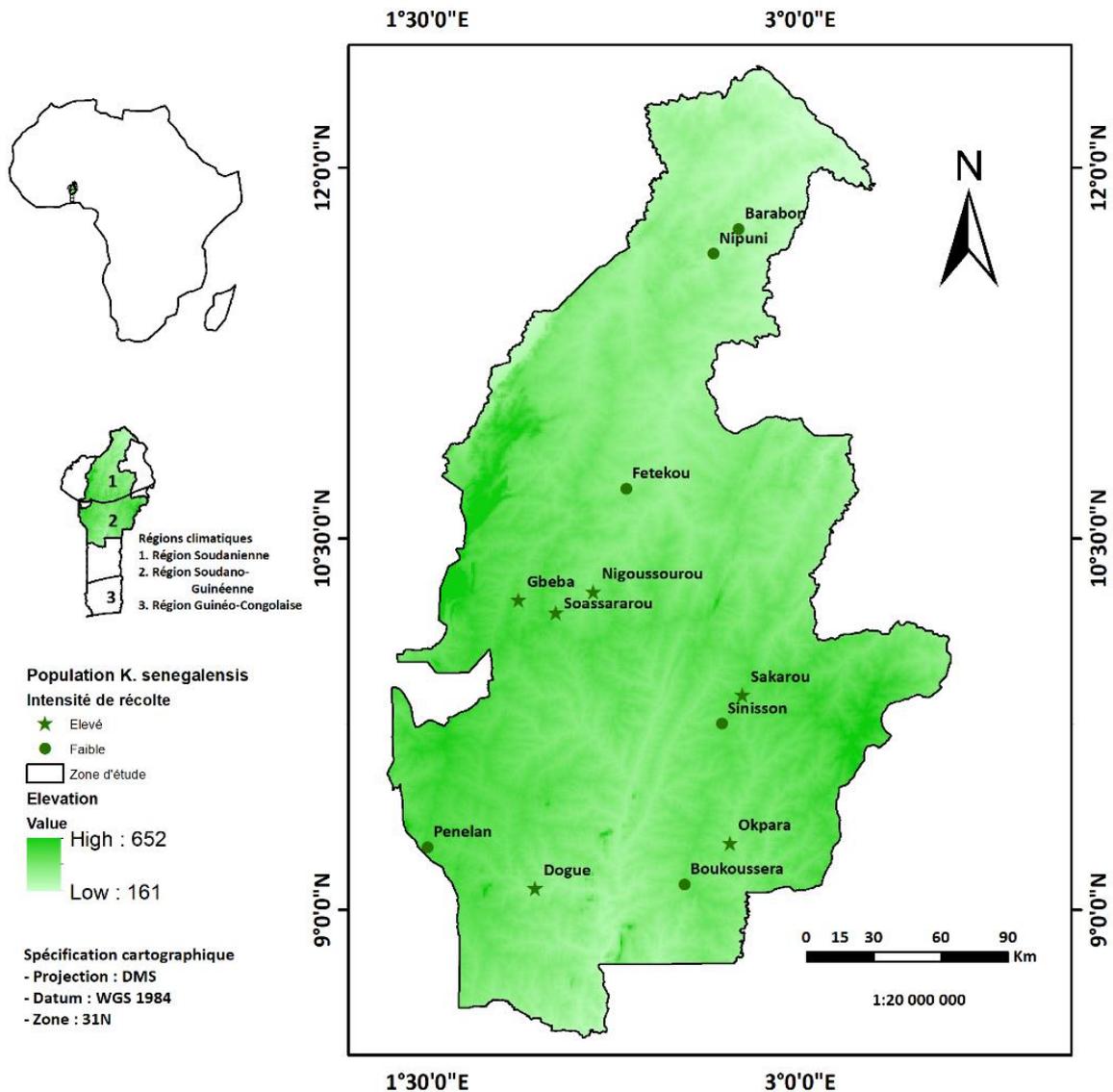
Région écologique	Population	Coordonnées	Habitat	Intensité de récolte
Soudano – Guinéenne	Dogue	N9°05'–E1°56'	Boisé	Elevé
	Okpara	N9°16'–E2°43'	Boisé	Elevé
	Sakarou	N9°52'– E2°46'	Forêt sèche	Elevé
	Boukoussera	N9°06'–E2°32'	Forêt sèche	Faible
	Sinisson	N9°45'– E2°41'	Boisé	Faible
	Penelan	N9°15'– E1°30'	Galerie	Faible
Soudanienne	Barabon	N11°45'–E2°45'	Galerie	Faible
	Nipuni	N11°39'–E2°39'	Galerie	Faible
	Fetekou	N10°42'–E2°18'	Galerie	Faible
	Gbeba	N10°15'–E1°52'	Galerie	Elevé
	Nigoussourou	N10°17'–E2°10'	Galerie	Elevé
	Soassararou	N10°12'–E2°01'	Galerie	Elevé

### 3.2.2. Données démographiques

En décembre 2013, les 12 populations connues de *K. senegalensis* précédemment identifiées pour des études démographiques sont localisées sur toute l'aire de distribution de l'espèce au Bénin (Gaoue 2015 ; Gaoue *et al.* 2013 ; Gaoue et Ticktin 2008). Dans chaque population identifiée, deux placettes rectangulaires permanentes de 0,5 ha (50 × 100 m dans les bois et les forêts sèches et denses et 10 × 500 m dans les forêts galeries, où la largeur de la forêt est rarement > 10 m) ont été installées et tous les individus de *K. senegalensis* avec un dbh > 5 cm sont marqués avec des tags en aluminium. Dans chaque placette, cinq quadrats carrés de 0,1 ha (10 × 10 m) ont été installés (à chaque coin de la placette de 0,5 ha et une au centre de la placette) pour recueillir les données démographiques sur les semis (diamètre basal <5 cm). De décembre 2013 à Décembre 2016 (Décembre est le mois de fructification), les données démographiques sont recueillies sur chaque individu dans les populations de *K. senegalensis* identifiées. Ces données comprennent le Dbh (Diamètre à hauteur de poitrine d'homme) pour les adultes et le diamètre au collet pour les semis, le nombre de fruits produits par chaque adulte, le nombre de nids de fourmis tresseuses (mort et vivant) sur les arbres adultes, le nombre d'individus morts ou vivants, et le taux d'émondage. Le diamètre au collet est la seule mesure prise au niveau semis parce que la récolte n'était pas effectuée à ce niveau et il n'y a avait de nids de fourmis tresseuses sur ces individus à ce stade.

Le nombre de fruits par arbre était estimé sur trois à 18 arbres fruitiers par population (Gaoue & Ticktin, 2007). Lorsque le nombre de fruits par arbre était inférieur à 100, tous les fruits de l'arbre étaient comptés. Lorsque le nombre de fruits était supérieur à 100, le nombre de fruits par branche est compté sur 25% des branches fruitières et extrapolé au nombre total de

branches fruitières. A partir de la deuxième année de collecte des données (2014-2016), les nouveaux semis qui émergent sont collectés. Le nombre total de fruit produit entre 2013 et 2016 a été utilisé, pour estimer la probabilité de fructification et établir dans un délai d'un an, le rapport du nombre de semis à t+1 sur le nombre de fruit à t. Le diamètre à hauteur de poitrine d'homme (Dbh) et le diamètre au collet ont été utilisé comme mesure de taille et considéré comme prédicteurs des taux vitaux démographiques parce qu'ils sont de meilleurs prédicteurs des taux démographiques que l'âge et la hauteur. La figure 5 présente la distribution géographique des 12 populations de *Khaya senegalensis* dans lesquelles les placettes permanentes ont été installées pour la collecte des données démographiques.



**Figure 6** Distribution géographique des 12 populations de *Khaya senegalensis* au Bénin, Afrique de l'Ouest.

### 3.3. Analyse des données

#### 3.3.1. Analyse statistique

Pour comprendre les conséquences de la perturbation anthropique du mutualisme sur la démographie et la dynamique des populations à long terme de *K. senegalensis* au Bénin, des modèles linéaires généralisés à effet mixte (GLMMs) et linéaires simple à effet mixte (LMMs) ont été ajustés à l'aide du package `glmtmb` dans le logiciel R, pour construire les régressions des taux vitaux démographiques dépendantes du diamètre au collet uniquement pour la probabilité de survie et le taux de croissance des semis à  $t+1$  parce que ces semis ne portaient pas de nids de fourmis tresseuses et la récolte n'est pas effectuée à ce stade. Cependant, des régressions des taux vitaux dépendantes du diamètre à hauteur de poitrine d'homme (Dbh), du nombre de nids de fourmis tresseuses et du taux d'émondage ont été ajustées pour la probabilité de survie à  $t+1$ , le taux de croissance individuelle à  $t+1$ , la probabilité de fructification à  $t+1$ , et le nombre de fruits produit par adulte à  $t+1$ . Les différentes populations échantillonnées dans les deux régions d'étude (Soudanienne et Soudano-guinéenne) où ces individus sont présents ont été incluses comme effet aléatoire pour contrôler les différences spatiales qui pourraient avoir un impact sur les taux vitaux démographiques de *K. senegalensis*. Le critère d'information d'Akaike (AIC) a été utilisé pour déterminer s'il fallait supprimer ou conserver un terme à effet fixe donné, en conservant les facteurs qui réduisaient la valeur AIC du modèle. Les modèles complets ont été réduits dans un processus progressif vers l'arrière, abandonnant séquentiellement le terme à effet fixe dans le modèle qui augmentait le plus l'AIC. Les meilleurs modèles ayant le plus petit AIC étaient dépendants du diamètre à hauteur de poitrine d'homme ( $x$ ), du nombre de nids de fourmis tresseuses ( $z$ ) et du taux d'émondage ( $h$ ) avec interaction entre nombre de nids de fourmis tresseuses ( $z$ ) et taux d'émondage ( $h$ ) (à l'exception du modèle ajusté pour la croissance qui ne dépendait pas de l'interaction entre les deux facteurs) pour les adultes et diamètre au collet ( $x$ ) uniquement pour les semis. Pour modéliser la probabilité de survie (ou survie dans cette étude) des adultes  $S_A(x, z, h)$  (Equation 1 et 4) dépendante du Dbh, du nombre de nids de fourmis tresseuses ( $z$ ) et du taux d'émondage ( $h$ ), et des semis  $S_S(x)$  (Equation 2 et 5) dépendante uniquement du diamètre au collet ( $x$ ), un modèle linéaire généralisé à effet mixte (GLMM) à structure d'erreur binomiale a été utilisé avec une fonction de lien  $Logit_A$  pour les adultes et  $Logit_S$  pour les semis. La probabilité de fructification des adultes  $f_f(x, z, h)$  (Equation 3 et 6) dépendante de la taille ( $x$ ), du nombre de nids de fourmis tresseuses ( $z$ ) et du taux d'émondage ( $h$ ), a été modélisée aussi à l'aide d'une distribution d'erreur binomiale de lien  $Logit_A$ .

$$\text{Logit}_A(x, z, h) = \log \frac{S_A(x, z, h)}{1 - S_A(x, z, h)} = \beta_1 + \beta_2x + \beta_3z + \beta_4h \quad (1)$$

$$\text{Logit}_S(x, z, h) = \log \frac{S_S(x)}{1 - S_S(x)} = \beta_5 + \beta_6x \quad (2)$$

$$\text{Logit}_A(x, z, h) = \log \frac{f_f(x, z, h)}{1 - f_f(x, z, h)} = \beta_7 + \beta_8x + \beta_9z + \beta_{10}h \quad (3)$$

Exponentiation des deux côtés de chaque équation et résolution de  $S_A(x, z, h)$ ,  $S_S(x)$  et  $f_f(x, z, h)$  :

$$S_A(x, z, h) = \frac{\text{Exp}(\beta_1 + \beta_2x + \beta_3z + \beta_4h)}{1 + \text{Exp}(\beta_1 + \beta_2x + \beta_3z + \beta_4h)} \quad (4)$$

$$S_S(x) = \frac{\text{Exp}(\beta_5 + \beta_6x)}{1 + \text{Exp}(\beta_5 + \beta_6x)} \quad (5)$$

$$f_f(x, z, h) = \frac{\text{Exp}(\beta_7 + \beta_8x + \beta_9z + \beta_{10}h)}{1 + \text{Exp}(\beta_7 + \beta_8x + \beta_9z + \beta_{10}h)} \quad (6)$$

Une distribution négative binomiale est utilisée pour modéliser le nombre de fruit produit par chaque adulte dépendant de la taille ( $x$ ), du nombre de nids de fourmis tresseuses ( $z$ ) et du taux d'émondage ( $h$ ), avec une variance augmentant linéairement avec la moyenne du nombre de fruits produit par adulte  $f_n(x)$  à l'aide du package nlme dans R (Equation 7).

$$f_n(x, z, h) = \text{Exp}(\beta_{11} + \beta_{12}x + \beta_{13}z + \beta_{14}h) \quad (7)$$

Le taux de croissance (ou croissance dans cette étude) des semis dépendant du diamètre au collet ( $x$ ) et celui des adultes dépendant du diamètre à hauteur de poitrine d'homme (Dbh) ( $x$ ), du nombre de nids de fourmis tresseuses ( $z$ ) et du taux d'émondage ( $h$ ) ont été ajusté à l'aide d'un modèle linéaire à effet mixte (LMM) (Equation 8 et 11) avec une distribution d'erreur normale de moyenne  $\mu_A$  et  $\mu_S$  (Équations 9 et 12) et d'écart type  $\sigma_A$  et  $\sigma_S$  pour les

adultes et semis respectivement. Parce que la variance était hétérogène, la fonction des moindres carrés généralisés (gls) a été utilisée à l'aide du package nlme pour modéliser les variance  $\sigma_A^2$  et  $\sigma_S^2$  comme fonction des valeurs ajustées  $\hat{y}_A$  et  $\hat{y}_S$  (Équations 10 et 13) pour les adultes et semis respectivement. Le critère d'information d'Akaike (AIC) (Crawley, 2012) était utilisé aussi à cette étape de l'analyse, pour comparer deux modèles de variance : en fonction exponentielle et en fonction puissance dépendante des différents facteurs fixes. Le meilleur modèle était celui avec la fonction de variance exponentielle pour les adultes et semis car il avait le plus petit AIC (Équation 6 et 9).

Pour adultes :

$$g_A(y, x, z, h) = \text{dnorm}(\mu_A, \sigma_A) \quad (8)$$

$$\mu_A(x, z, h) = \beta_{15} + \beta_{16}x + \beta_{17}z + \beta_{18}h \quad (9)$$

$$\sigma_A^2 = \Phi_A \exp(-\gamma_A \hat{y}_A) \quad (10)$$

Pour les semis :

$$g_S(y_S) = \text{dnorm}(\mu_S, \sigma_S) \quad (11)$$

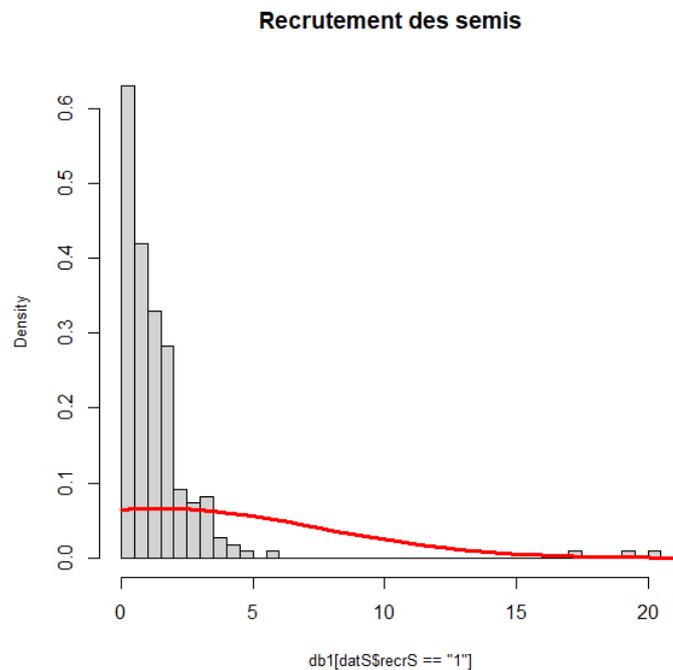
$$\mu_S(x) = \beta_{19} + \beta_{20}x \quad (12)$$

$$\sigma_S^2 = \Phi_S \exp(-\gamma_S \hat{y}_S) \quad (13)$$

Dans l'équation (10),  $\gamma_A$  représente la variance exponentielle dépendante du Dbh ( $x$ ), du nombre de nids de fourmis tresseuse ( $z$ ) et du taux d'émondage ( $h$ ) et  $\Phi_A$  est la variance résiduelle pour les adultes et dans l'équation (13),  $\gamma_S$  représente la variance exponentielle dépendante du diamètre au collet ( $x$ ) et  $\Phi_S$ , la variance résiduelle pour les semis. L'ajustement de ces différents modèles des taux vitaux démographiques à différents stades d'évolution de la plante, a permis de tester lors de l'analyse statistique, l'impact de la réduction du nombre de nids de fourmis tresseuses sur les différents taux vitaux démographiques (H1) et en deuxième partie tester l'effet du taux élevé d'émondage sur la productivité en fruit (probabilité de fructification et nombre de fruit produit par adulte) de *K. senegalensis* (H2).

### 3.3.2. Construction du Modèle de Projection Intégrale (IPM) dépendant de la taille

Les trois années de données démographiques collectées ont été utilisées pour paramétrer le modèle de projection intégral dont le noyau général  $K$  est constitué du noyau des semis et adultes de *K. senegalensis*. Ce modèle a utilisé les modèles de taux vitaux démographiques décrits ci-dessus, ainsi que la probabilité d'établissement pour les nouveaux semis ( $pe = 0.023$ ) qui est le ratio du nombre total de fruits produits par les adultes à  $t$  et du nombre total de nouveaux semis recrutés à  $t+1$  (Total fruit = 19106 fruits et Nbre de recrut = 440 semis recrutés) et de la distribution par taille des nouveaux semis ( $\mu = 1.4790$ ,  $\sigma = 0.0704$ , Figure 7), pour projeter les taux de croissance démographique à long terme ( $\lambda$ ) des populations de *K. senegalensis* en fonction du nombre moyen de nids de fourmis tresseuses et du taux moyen d'émondage.



**Figure 7** Distribution par taille des semis

Parce que le recrutement des semis (Figure 7) n'est pas directement associé au mutualisme et les semis ne sont pas récoltés, nous n'avons pas modélisé la probabilité d'établissement pour les nouveaux semis ( $pe$ ) ou la taille des semis en fonction du nombre de nids de fourmis tresseuses et du taux d'émondage.

Le modèle de projection intégral prend la forme de :

$$n(y, z, h, t+1) = \int_L^U K(x, y, z, h) n(x, z, h, t) dx$$

où  $n(x, z, h, t)$  représente le vecteur du nombre d'individus de taille  $y$  (diamètre à hauteur de poitrine d'homme et diamètre au collet à  $t+1$ ) avec nids de fourmis tresseuses  $z$ , et émondé à un taux  $h$ .  $[L, U]$  représente l'intervalle de tous les tailles possible (c'est-à-dire Dbh et diamètre au collet),  $L = 0.9 * \text{minimum (Diamètre au collet)}$  et  $U = 1.1 * \text{maximum (Diamètre à hauteur de poitrine d'homme, Dbh)}$ . Le vecteur  $n(x, z, h, t)$  résume l'état de l'ensemble des populations à  $t$ ;  $n(x, z, h, t) dx$  le nombre d'individus compris entre  $x$  et  $x+dx$  à l'instant  $t$  avec nids de fourmis tresseuses et un taux d'émondage  $h$ . La fonction  $K(x, y, z, h)$  est appelée noyau  $K$  et représente la surface non négative de tout les transitions possibles (c'est-à-dire la survie, croissance et fertilité ou fécondité) des individus de taille  $x$  au temps  $t$ , avec nids de fourmis tresseuses  $z$  et un taux d'émondage  $h$  à la taille  $y$  au temps  $(t+1)$  et est composé de trois fonctions : la fonction de survie, de croissance et de fertilité.

Le noyau Kernel  $K$  de notre modèle a pris la forme de :

$$K(x, y, z, h) = P(y, x, z, h) + P_s(y, x) + F(y, x, z, h)$$

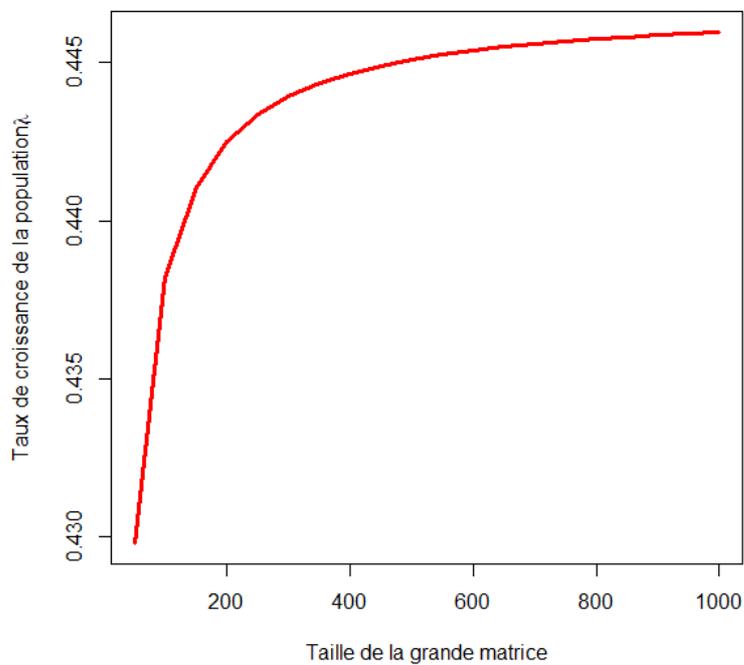
La fonction de survie-croissance  $P(y, x, z, h)$  représente la probabilité de survie-croissance des adultes à  $t+1$ ,  $P_s(y, x)$  la probabilité de survie-croissance des semis à  $t+1$  et la fonction de fertilité est  $F(y, x, z, h)$  est le produit de la fonction du nombre de fruit produit par adulte  $f_n(y, x, z, h)$  à  $t+1$ , la probabilité de fructification des adultes à  $t+1$   $f_f(y, x, z, h)$ , la probabilité d'établissement pour les nouveaux semis ( $pe$ ) et la fonction de distribution de taille des nouveaux semis.

### 3.3.3. Intégration numérique

Pour tester l'impact de la réduction du nombre moyen de nids de fourmis tresseuses et du taux moyen d'émondage sur le taux de croissance à long terme de l'ensemble des 12 populations, le noyau  $K$  a été intégré numériquement sur tous les diamètres des individus possibles (Ellner & Rees, 2006) utilisant la règle du point médian pour générer un IPM dépendant de la taille ( $x$ ), du nombre de nids de fourmis tresseuses ( $z$ ) et du taux d'émondage ( $h$ ). Le résultat était une grande matrice, qui avait des propriétés mathématiques similaires aux modèles de projection matricielle (Caswell, 2019). La dynamique des populations a ensuite été décrite comme dans un modèle matriciel classique  $n(t+1) = Kn(t)$  (Caswell, 2019), qui peut donner le même résultat que les modèles matriciels (Ellner & Schreiber, 2012; Rees

et al., 2014). La valeur propre dominante de  $K$  représentait le taux de croissance démographique à long terme, calculé à l'aide du package popbio dans R (Stubben & Milligan, 2007)

Nous avons construit un IPM pour les 12 populations de *K. senegalensis* et déterminer le taux de croissance  $\lambda$  à long terme. Le package popbio (Stubben & Milligan, 2007) est utilisé pour estimer le taux de croissance moyen à long terme dépendant du nombre de nids de fourmis tresseuse et du taux d'émondage de l'ensemble des 12 populations en général dans la version 4.2.3 de R. Un modèle linéaire simple a été utilisé pour tester l'impact de la réduction du nombre de nids de fourmis tresseuses et du taux moyen d'émondage sur les différents taux de croissance moyen à long terme estimé par le modèle.



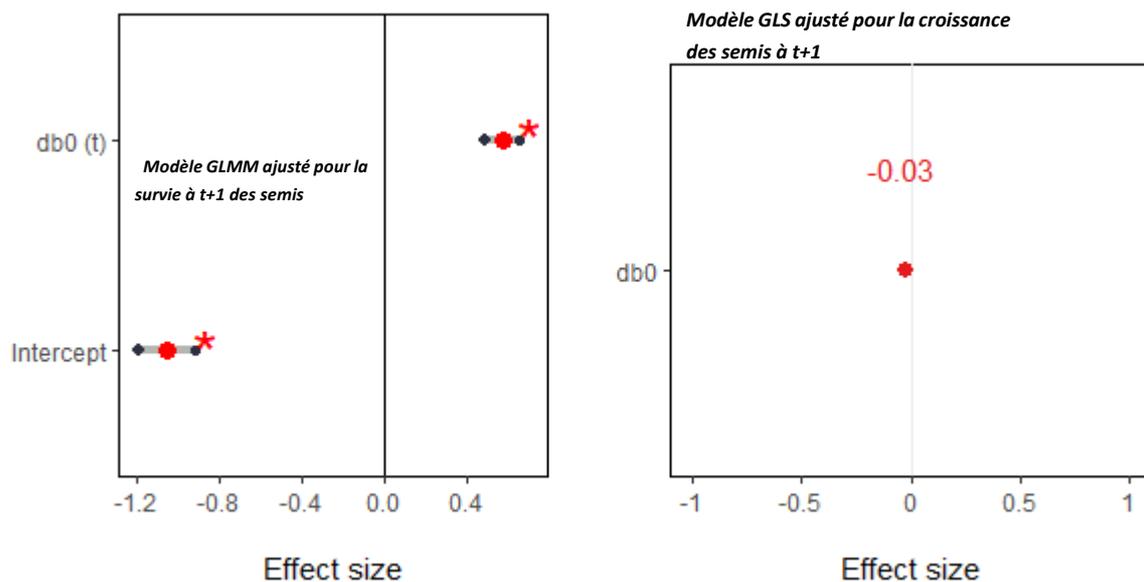
**Figure 8** Tracer du lambda pour différentes grandes tailles de la matrice grâce aux différentes valeurs propres ( $\lambda$ ) de la matrice. La valeur propre dominante ici représente le taux de croissance asymptotique ou le taux de croissance à long terme de l'ensemble des populations ( $\lambda$ ).

**Tableau 2** Notations utilisées dans le document

<b>Fonctions et notations</b>	<b>Significations</b>
t	Temps initial de l'évaluation de la transition
t+1	Temps après un an
x	Diamètre à t
y	Diamètre à t+1
z	Nombre de nids de fourmis tresseuses
h	Taux d'émondage
$S_A(x, z, h)$	Probabilité de survie des adultes de t à t+1
$S_S(x)$	Probabilité de survie des semis de t à t+1
$f_f(x, z, h)$	Probabilité de fructification de t à t+1
$f_{fn}(x, z, h)$	Nombre de fruit produit par adulte de t à t+1
$g_A(y, x, z, h)$	Taux de croissance des adultes de t à t+1
$g_S(y, x,)$	Taux de croissance des semis de t à t+1
$n(x,z,h, t+1)$	Etat de la population à t
$n(y,x,z,h,t+1)$	Etat de la population au temps t+1
$\lambda$	Taux de croissance de la population

## 4. Résultats

La taille (Le diamètre à hauteur de poitrine d'homme ou le diamètre au collet) était un bon prédicteur pour la probabilité de survie des semis à  $t+1$  (Figure 9), le taux de croissance individuelle des adultes (Figure 14), la probabilité de fructification à  $t+1$  (Figure 14), et du nombre de fruit produit par adulte de *K. senegalensis* (Figure 14). En revanche, il n'existait aucun effet significatif de la taille (Dbh ou diamètre au collet) sur la probabilité de survie des adultes et le taux de croissance des semis à  $t+1$ . De surcroît, les différents modèles ajustés ont montré une variance de ces différents taux vitaux démographiques au niveau individuel suggérant alors que l'effet aléatoire a un effet significatif et doit être pris en compte dans les modèles de dynamique des populations. Les différences de valeurs AIC entre les modèles les mieux ajustés décrivant ces relations diamètre à hauteur de poitrine d'homme - taux vitaux démographiques indiquent aussi que l'inclusion de la taille dans les modèles améliore considérablement l'ajustement (Burnham & Anderson, 2002). Cela soutient l'utilisation de la taille comme meilleur prédicteur et suggère alors que la taille est une variable importante à prendre en compte dans les modèles de dynamique des populations de *K. senegalensis*. D'autres paramètres pourraient expliquer l'effet non significatif observé pour la probabilité de survie des adultes et le taux de croissance des semis à  $t+1$ .

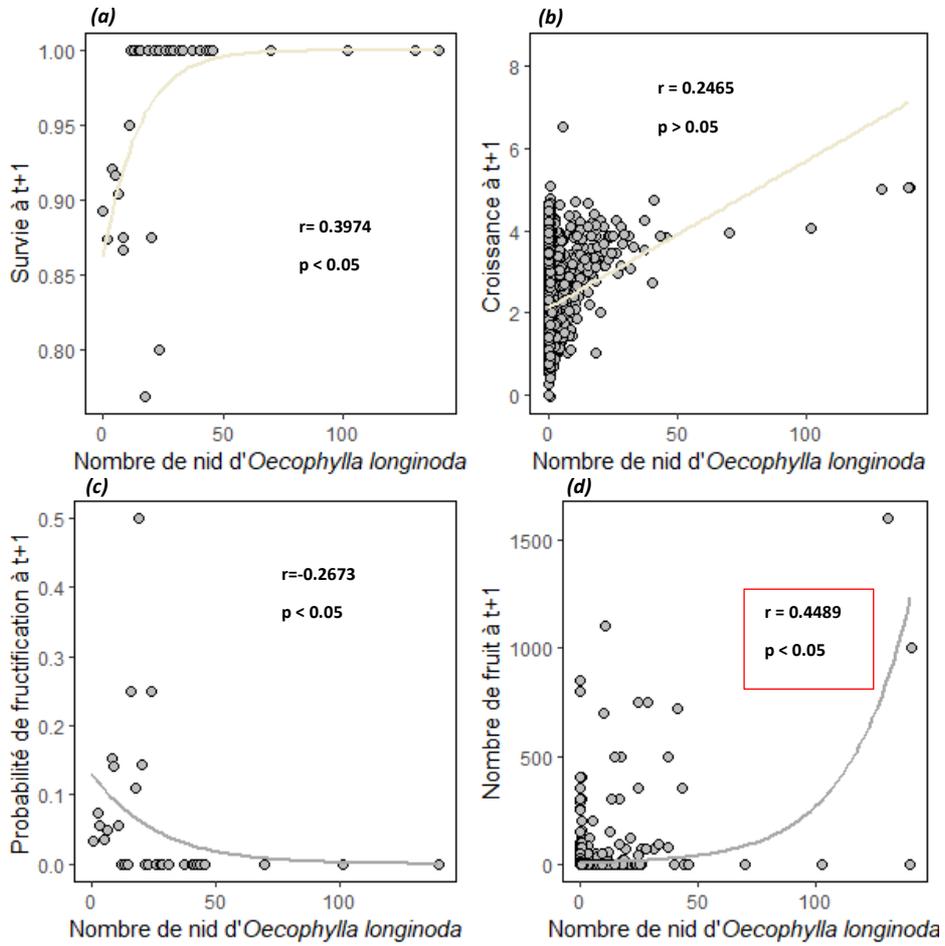


**Figure 9** Taille des effets fixes des modèles de régression ajustés pour la construction du Modèle de Projection Intégral (IPM) pour les semis. db0 (t) représente le diamètre au collet des semis à t.

#### 4.1. Impact de la réduction du nombre de nids de fourmis tresseuses sur les différents taux vitaux démographiques et la dynamique des populations à long terme des populations de *K. senegalensis*

##### 4.1.1. Impact de la réduction du nombre de nids de fourmis tresseuses sur les différents taux vitaux démographiques de *K. senegalensis*

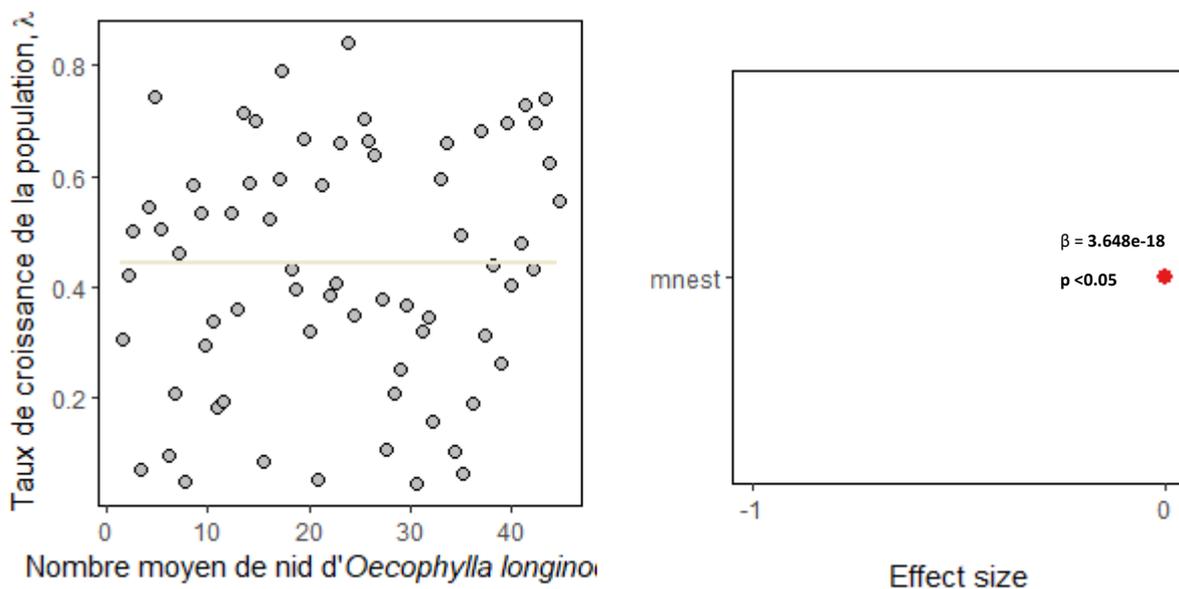
Les résultats contredisent l'hypothèse selon laquelle la réduction du nombre de nids de fourmis tresseuses aurait un impact négatif sur les différents taux vitaux démographiques de *K. senegalensis* et montrent qu'il n'existe aucun effet significatif de la réduction du nombre de nids de fourmis tresseuses sur la croissance ou le taux de croissance individuelle à t+1 ( $\beta = 0.0015 \pm 0.0009$ ,  $p = 0.0853$ , Figure 10 et Figure 14), ce qui n'est pas attendu. En revanche, il existe un effet positif significatif de la réduction du nombre de nids de fourmis tresseuses sur la probabilité de fructification à t+1 ( $\beta = 0.06401 \pm 0.0244$ ,  $p = 0.00856$ , Figure 10 et Figure 14) et le nombre de fruit produit par adulte à t+1 ( $\beta = 0.0251 \pm 0.0101$ ,  $p = 0.0127$ , Figure 10 et Figure 14). Fait surprenant, la réduction du nombre de nids de fourmis tresseuses a un effet négatif significatif sur la survie à t+1 ( $\beta = 0.1501 \pm 0.0603$ ,  $p = 0.0128$ , Figure 10 et Figure 14) et l'interaction positive entre le nombre de nids de fourmis tresseuses et le taux d'émondage a un effet négatif sur la survie ( $\beta = -0.0078 \pm 0.0754$ ,  $p = 0.0012$ , Figure 10 et Figure 14), et négatif non significatif sur la probabilité de fructification ( $\beta = 0.0681 \pm 0.0024$ ,  $p = 0.3667$ , Figure 10 et Figure 14) et le nombre de fruit produit par adulte à t+1 ( $\beta = 0.1460 \pm 0.1328$ ,  $p = 0.2718$ , Figure 10 et Figure 14), suggérant alors que la perturbation du mutualisme fourmi-plante qui semble être facultative pour *K. senegalensis* dans le cadre de cette étude pourrait avoir un impact positif sur la reproduction ou la fécondité de *K. senegalensis*. En conclusion, ces résultats présentés sont surprenants, car les fourmis tresseuses sont connues pour être des mutualistes importants pour les arbres et suggèrent que la présence de nids de fourmis tresseuses sur l'arbre n'est peut-être pas un facteur limitant la reproduction de *K. senegalensis*.



**Figure 10 :** Taux vitaux démographiques (probabilité de survie (nommée survie ici) (a), taux de croissance ou la croissance (b), probabilité de fructification (c) et nombre de fruit produit (d)) comme fonction du nombre de nids de fourmis tresseuses au niveau individuel. Les différents points correspondent aux individus. La ligne en couleur gris est l'ajustement des modèles avec un  $p < 0.05$  et celle en couleur jaune pâle l'ajustement des modèles avec un  $p > 0.05$ .  $r$  représente la corrélation linéaire de Pearson qui explique la relation entre les différents taux vitaux démographiques et le nombre de nids de fourmis tresseuses de *K. senegalensis*.

#### 4.1.2. Impact de la réduction du nombre moyen de nids de fourmis tresseuses sur le taux de croissance à long terme des populations de *K. senegalensis*

L'hypothèse selon laquelle la réduction du nombre moyen de nids de fourmis tresseuses diminuerait le taux de croissance à long terme des populations de *K. senegalensis* est rejeté. Les arbres avec leur état de garde de nids de fourmis tresseuses avaient prévu un taux de croissance démographique de  $0.443 < 1$ , suggérant que les populations déclinent même en présence du mutualisme. Ces résultats ont montré qu'il existe un effet positif non significatif de la réduction du nombre moyen de nids de fourmis sur la dynamique des populations à long terme de *K. senegalensis* ( $\beta = 3.648e-18 \pm 2.106e-18$ ,  $p = 0.0879$ , Figure 11) suggérant alors que le mutualisme entre *K. senegalensis* et les fourmis tresseuses n'est peut-être pas un facteur majeur de la dynamique des populations de *K. senegalensis*.



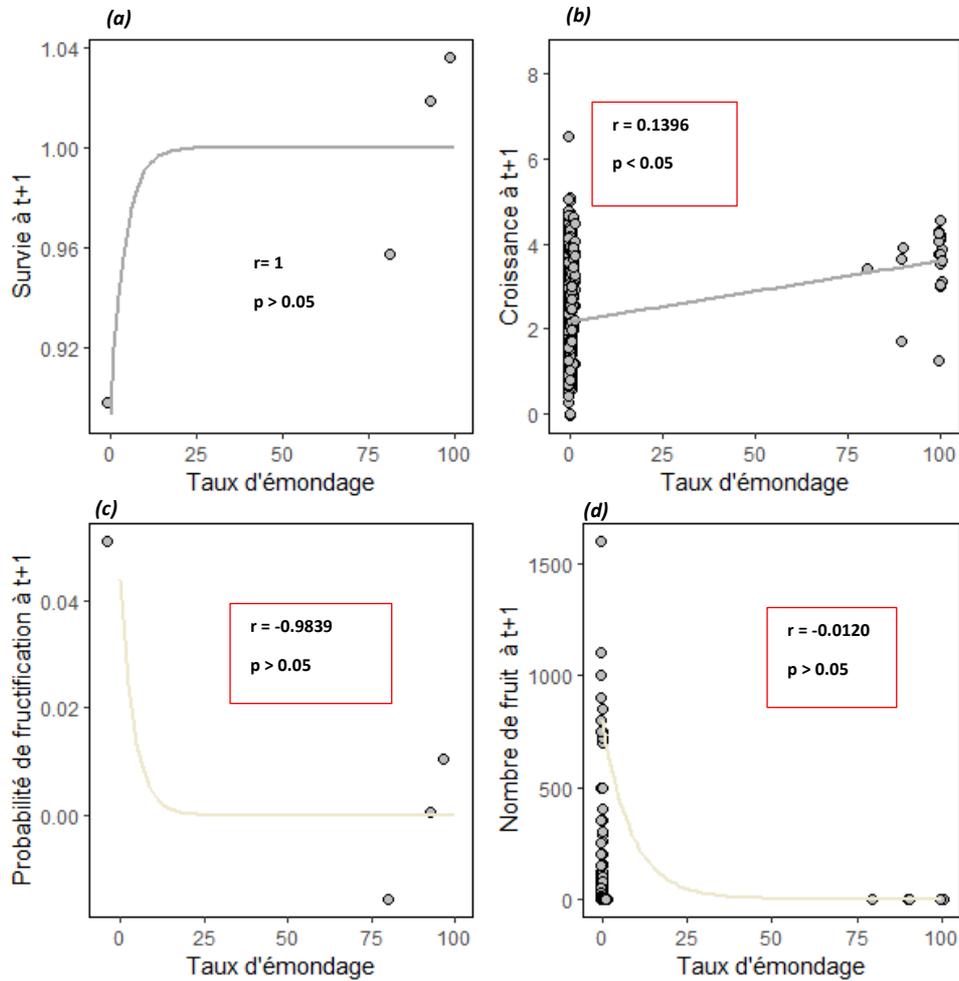
**Figure 11** Taux de croissance à long terme des populations de *K. senegalensis* échantillonnées comme fonction du nombre moyen de nids de fourmis tresseuses sur l'arbre (a) et taille de l'effet fixe du modèle de régression linéaire simple ajusté (b). mnest correspond au facteur nombre moyen de nid de fourmi tresseuse du modèle regression linéaire ajusté.

#### 4.2. Effet du taux élevé d'émondage sur la productivité en fruit et la dynamique des populations à long terme de *K. senegalensis*

##### 4.2.1. Effet du taux élevé d'émondage sur la productivité en fruit de *K. senegalensis*

Au-delà de la réduction du feuillage photo-synthétisant qui est prélevé par les exploitants, les résultats illustrent qu'il existe un effet positif non significatif du taux élevé d'émondage sur la probabilité de fructification ( $\beta = -2.03509 \pm 2.1224$ ,  $p = 0.3374$ , Figure 12 et Figure 14) et le nombre de fruit produit par adulte de *K. senegalensis* ( $\beta = -1.8118 \pm 1.7571$ ,  $p = 0.3025$ , Figure

12 et Figure 14). Ce qui contredit l'hypothèse initiale qui suggèrerait que cette augmentation de l'intensité de récolte pourrait réduire la productivité de *K. senegalensis*. Ce résultat suggère que l'émondage pourrait être une meilleure pratique de gestion et de conservation durable des arbres à cycle de vie long comme *Khaya senegalensis* (Figure 14), à condition de mettre en place des stratégies pour maintenir le mutualisme entre la fourmi tresseuse et *K. senegalensis*. Maintenant au-delà de ce résultat, nous avons tester l'effet du taux élevé d'émondage sur la croissance et la survie à t+1 pour comprendre l'impact réel de l'émondage sur ces deux paramètres. Les résultats montrent ici qu'il existe un effet positif négligeable du taux élevé d'émondage sur la survie ( $\beta = 0.0006 \pm 0.0148$ ,  $p = 0.9679$ , Figure 12 et Figure 14) mais négatif significatif sur la croissance individuelle à t+1 de *K. senegalensis* ( $\beta = -0.0014 \pm 0.0005$ ,  $p = 0.0108$ , Figure 12 et Figure 14).

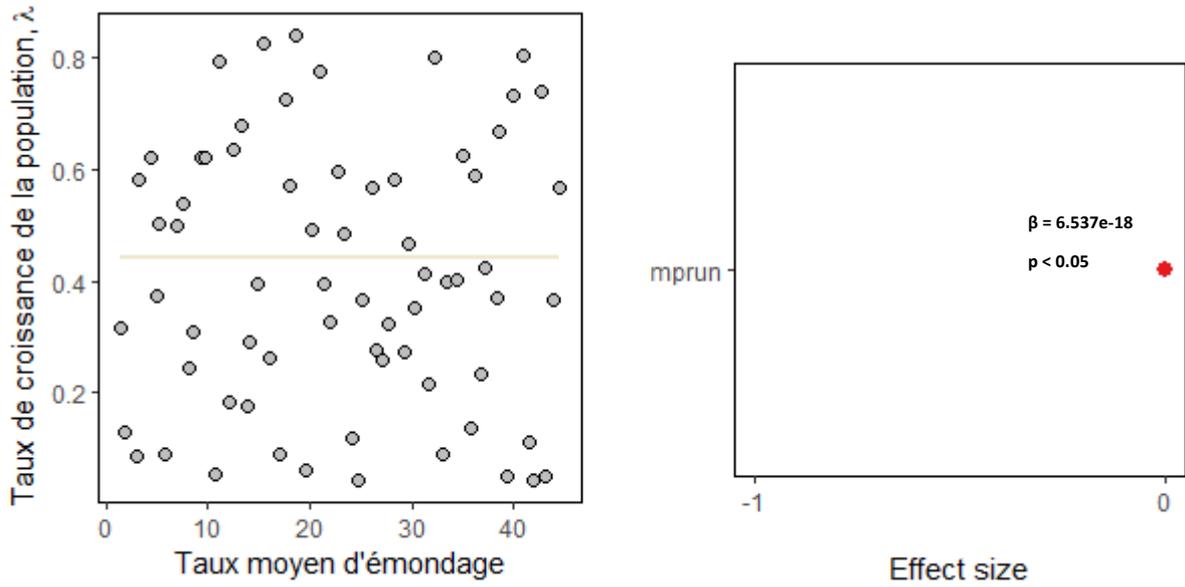


**Figure 12** Taux vitaux démographiques (survie (a), croissance (b), probabilité de fructification (c) et nombre de fruit produit (d)) comme fonction du taux d'émondage au niveau individuel. Les différents points correspondent aux individus. La ligne en couleur gris est l'ajustement des modèles avec un  $p < 0.05$  et celle en couleur jaune pâle l'ajustement des modèles avec un  $p > 0.05$ .  $r$  représente la corrélation linéaire de Pearson qui explique la relation entre les différents taux vitaux et le taux d'émondage de *K. senegalensis*. Les statistiques encadrés en rouge indiquent les tendances contraires aux résultats obtenus de modèles de regression car tous les facteurs ne sont pas pris en compte (Voir Figure 9 et 14).

#### 4.2.1. Effet du taux moyen d'émondage sur le taux de croissance à long terme des populations de *K. senegalensis*

Les résultats illustrent ici qu'il n'existe aucun effet significatif du taux moyen élevé d'émondage ( $\beta = 6.537e-18 \pm 3.774e-18$ ,  $p = 0.0879$ , Figure 13) sur la croissance à long terme de l'ensemble des populations de *K. senegalensis*. Mais, il a été observé un impact positif de l'émondage sur la croissance à long terme de l'ensemble des populations. Fait surprenant, le taux de croissance reste inchangé. Ce constat est surprenant, car on s'attendait à ce que l'émondage, qui élimine les branches mortes et nuisibles des arbres, améliore la croissance des arbres et, par conséquent, leur capacité à produire des fruits. Cependant, les résultats de l'étude suggèrent que l'émondage n'a pas d'impact significatif sur la croissance à long terme des populations. Mais, il est possible que l'émondage ait un impact positif sur la croissance

des populations mais que cet impact soit compensé par le mutualisme. D'autres études sont nécessaires pour confirmer ces résultats et comprendre les mécanismes sous-jacents.



**Figure 13 :** Taux de croissance à long terme des populations de *K. senegalensis* échantillonnées comme fonction du taux moyen d'émondage sur l'arbre (a) et taille de l'effet fixe du modèle de régression linéaire simple ajusté (b). mprun correspond au facteur taux moyen d'émondage du modèle regression linéaire ajusté.

## 5. Discussion

Les résultats de cette étude affirment l'hypothèse selon laquelle la taille (diamètre à hauteur de poitrine d'homme ou diamètre au collet) est un meilleur prédicteur et suggèrent qu'il est une variable importante à prendre en compte dans les modèles de dynamique des populations des arbres à cycle de vie long comme *Khaya senegalensis*. En effet, ces résultats illustrent que la taille était un bon prédicteur pour la probabilité de survie des semis à t+1, le taux de croissance individuelle des semis et adultes à t+1, la probabilité de fructification à t+1, et le nombre de fruit produits à t+1. Toutefois, ils suggèrent que les semis de *Khaya senegalensis* dont le diamètre au collet est plus élevé ont une probabilité de survie plus élevée à l'année suivante. Cela est probablement dû à plusieurs facteurs, notamment la résistance accrue aux perturbations anthropiques et aux maladies, ainsi que la capacité à accéder à plus de ressources. Pour la croissance, les résultats de cette étude montrent que plus la taille des semis et adultes de *Khaya senegalensis* augmente, plus la croissance individuelle est plus rapide. Cela pourrait s'expliquer par une meilleure absorption des nutriments et de l'eau, et de la dépendance de ces espèces aux fourmis tresseuses qui jouent un rôle très important dans la protection de l'arbre. En outre, la fructification dépendante de la taille est également un facteur important qui favorise la démographie de *Khaya senegalensis*, car elle permet la reproduction. En conclusion, ces résultats suggèrent que la taille est une variable importante à prendre en compte dans les modèles de dynamique des populations des grands arbres comme *Khaya senegalensis*, même si nous n'avons pas trouvé un effet significatif sur la survie des grands arbres. Mais des études démographiques à long terme allant au-delà des quatre années d'études sont nécessaires pour confirmer cette hypothèse.

Cependant, il est important de noter que cette étude a été menée sur 12 populations de *Khaya senegalensis* échantillonnées de façon aléatoire sur toute l'aire de distribution de l'espèce. Cela suggère que l'effet aléatoire et la taille de notre échantillon ont un impact significatif sur notre modèle. Il est alors possible que les tailles des individus qui ne sont pas prise en compte lors de l'échantillonnage pourrait avoir un effet significatif sur la survie à t+1 des adultes. Des recherches supplémentaires sont nécessaires pour comprendre ces mécanismes. Conformément à cela, les résultats de cette étude ont des implications importantes pour la conservation de *Khaya senegalensis*. La taille est une variable qui peut être influencée par les perturbations anthropiques. Par conséquent, l'émondage associé à une réduction du nombre de nids de fourmis tresseuses sur l'arbre peut réduire la taille des arbres. Cela peut avoir un impact négatif sur la dynamique des populations à long terme de *Khaya senegalensis*, car les individus de petite taille sont moins susceptibles de survivre, de se reproduire et de produire des fruits. En effet, la mise en place de stratégie de gestion pour la conservation des populations de *Khaya senegalensis* doit inclure notamment les interactions biotiques, l'émondage pour assurer une gestion et une conservation durable de cette espèce qui est en voie de disparition au Bénin. Quelles sont alors les conséquences démographiques de la

perturbation anthropique du mutualisme entre la fourmi tresseuse et *Khaya senegalensis* sur les processus démographiques et la dynamique à long terme de *Khaya senegalensis* au Bénin ?

5.1. Impact de la réduction du nombre de nids de fourmis tresseuses sur les différents taux vitaux démographiques et la dynamique des populations à long terme de *K. senegalensis*

5.1.1. Impact de la réduction du nombre de nids de fourmis tresseuses sur les différents taux vitaux démographiques de *K. senegalensis*

L'hypothèse selon laquelle la réduction du nombre de nids de fourmis tresseuses sur l'arbre diminuerait les différents taux vitaux démographiques des individus de *K. senegalensis* est rejetée pour cette étude. Les résultats ont montré qu'il n'existe aucun effet significatif de la réduction du nombre de nids de fourmis sur le taux de croissance à t+1 des individus mais il existe un effet positif significatif sur la survie à t+1 suggérant alors que la croissance au fil des années des individus de *K. senegalensis* ne dépend pas forcément du mutualisme fourmi-plante mais la survie des individus est liée à ce mutualisme. En revanche, il existe un effet positif significatif de la réduction du nombre de nids de fourmis sur la probabilité de fructification et le nombre de fruits produit par adulte de *K. senegalensis*.

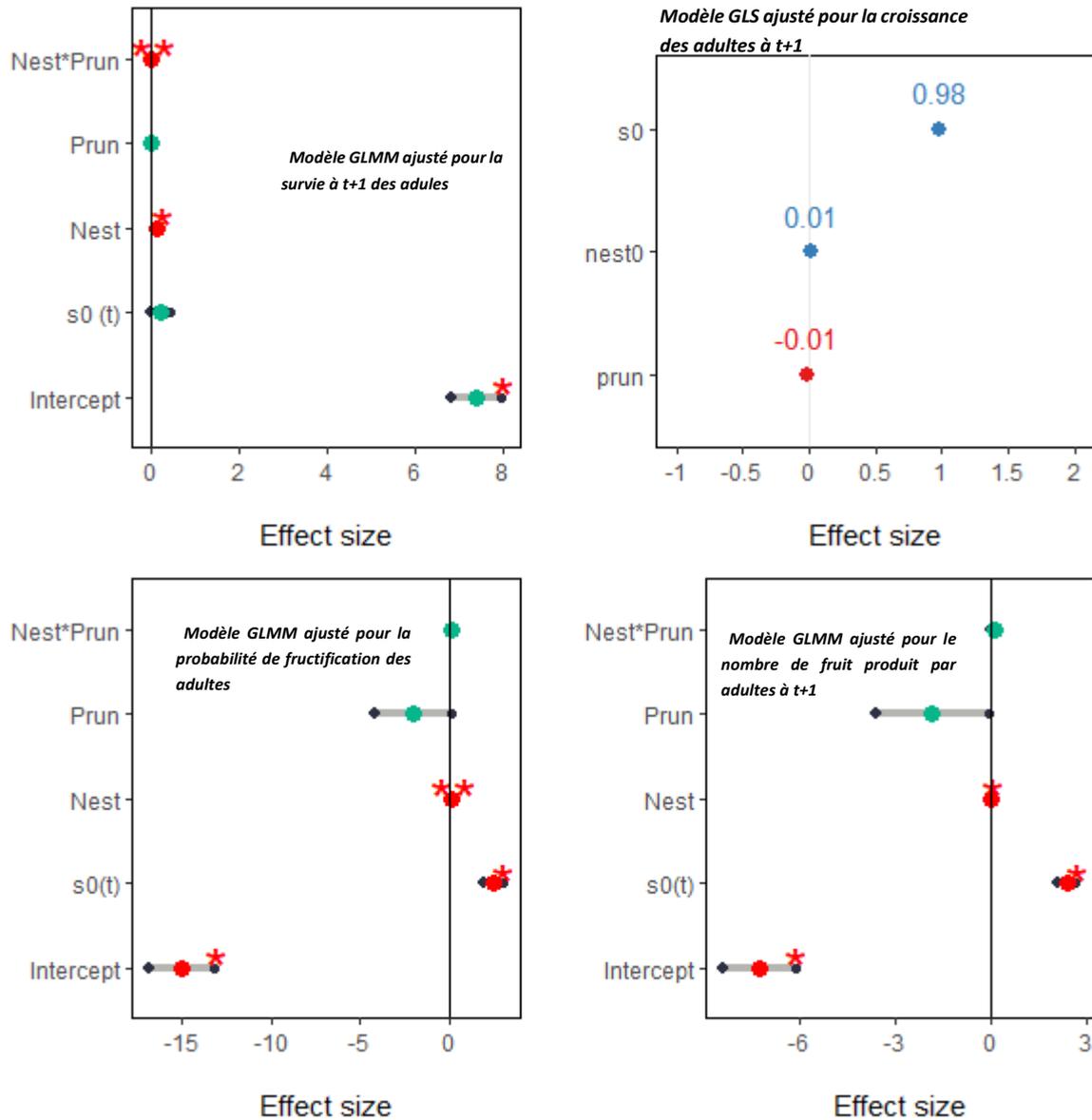
Cette dernière observation est contre toute attente, car les fourmis tresseuses sont connues pour garder les organes reproducteurs et protéger les arbres contre les herbivores et les autres prédateurs (Ford *et al.*, 2015). On pourrait donc s'attendre à ce qu'une réduction du nombre de nids de fourmis expose les arbres à un risque plus élevé de prédation, ce qui pourrait se traduire par une diminution de la production de fruits. Ce qui suggère alors qu'il est possible que les fourmis tresseuses jouent un rôle important dans la production de fruits, en contribuant à la reproduction ou la fécondité et que la réduction du nombre de nids de fourmis soit compensée par d'autres facteurs environnementaux.

Une autre explication possible est que la protection des individus de *K. senegalensis* par les fourmis peut cependant être conflictuelle puisque ces dernières peuvent interférer avec le processus de pollinisation de la plante (Ness, 2006). Des études antérieures sur cette association ont démontré un conflit entre le comportement des fourmis et la reproduction de la plante hôte, entraînant une très faible productivité des arbres (Malé *et al.*, 2015). Ce conflit s'exprime par la destruction des boutons floraux par les fourmis. Ce qui interfère avec l'activité des pollinisateurs, entraînant des conséquences potentiellement négatives sur la reproduction de la plante (Malé *et al.* 2015 ; Ibarra-Isassi et Oliveira 2018). Des preuves contraires ont été trouvées dans les études de Canedo-Júnior *et al.* (2018), LeVan et Holway (2015) et Wielgoss *et al.* (2014) qui ont révélé que la perturbation du mutualisme fourmi-plante hôte réduirait la reproduction des arbres. Cependant, les preuves trouvées dans cette

étude et dans d'autres (Styrsky & Eubanks, 2006) indiquent que les effets positifs de la perturbation du mutualisme sur la reproduction pourrait dépendre aussi d'autres facteurs, notamment le niveau d'intensité de récolte des PFNLs et le taux d'herbivorie sur l'arbre. Généralement y a peu d'herbivorie sur les individus de *K. senegalensis* et Il est possible que les arbres émondés attirent davantage de prédateurs alternatifs, ce qui peut compenser le manque de fourmis. Cela semble être le cas sur les plantes taillées où la réduction des fourmis peut permettre à d'autres prédateurs (dans ce cas, les abeilles, les papillons, les mouches ou les araignées) d'augmenter la productivité de fruits de la plante hôte. Ces prédateurs pollinisent les fleurs des arbres, ce qui contribue à la formation des fruits. Les prédateurs d'insectes, tels que les araignées clubionides par exemple, sont bénéfiques pour les arbres car ils pollinisent les fleurs et contribuent à la formation des fruits. Une densité élevée de ces insectes sur les arbres émondés pourrait limiter considérablement l'herbivorie et les effets négatifs des fourmis sur la reproduction des grands arbres comme *K. senegalensis* au Bénin.

Contrairement à la fructification, la réduction du nombre de nids de fourmis sur les arbres *Khaya senegalensis* a diminué significativement la probabilité de survie mais l'effet est négligeable pour la croissance à t+1. De surcroît, le taux élevé d'émondage associé à l'abondance de nids de fourmis tresseuses sur l'arbre a réduit la survie à t+1 des arbres. Cela suggère que le mutualisme entre les fourmis tresseuses et les arbres comme *Khaya senegalensis* pourrait fournir un avantage qui est essentiel à la survie mais négligeable pour la croissance des individus au fil des années. Dans ce contexte, la relation pourrait évoluer vers le commensalisme ou l'amensalisme. Il existe plusieurs raisons possibles à ce résultat. Par exemple, le coût du mutualisme pour les arbres pourrait être trop faible pour avoir un impact significatif sur la croissance à l'année suivante. Cependant, si un mutualisme qui aidait autrefois à la pollinisation évolue vers le commensalisme, cela pourrait entraîner une diminution de la productivité et ralentir la croissance des individus. Maintenant, on se demande pourquoi ce mutualisme a un impact négligeable sur la croissance des individus de *K. senegalensis*. On sait que les fourmis peuvent améliorer la productivité des plantations de cajou, manguier, mangrove ailleurs. Le fait que ce mutualisme n'ait qu'un effet négligeable chez *Khaya senegalensis* suggère que le processus de défense chimique de cette plante, qui produit beaucoup plus d'alcaloïdes et de phénols pour se protéger des insectes herbivores leur permet de se passer de la protection des fourmis (Sánchez-Sánchez *et al.*, 2017). Cette hypothèse est soutenue par des études antérieures qui ont montré que ces produits chimiques anti-herbivores produits par les plantes sont l'un des produits allélochimiques végétaux les plus courants dans l'écosystème (Beninger *et al.*, 2004). Les alcaloïdes, en particulier ceux dérivés de la quinolizidine, comme la cytosine et la spartéine, sont des moyens de dissuasion alimentaire efficace contre les herbivores. Ces molécules sont biosynthétisées dans les racines à partir d'acides aminés (Ziegler & Facchini, 2008) et sont probablement impliquées dans la défense contre les insectes herbivores. Dans d'autres études, les auteurs ont démontré que les composés phénoliques par exemple, sont produits par les plantes

principalement pour leur croissance, leur développement et leur protection. Ils constituent une partie essentielle des métabolites secondaires des plantes et jouent un rôle vital dans diverses activités physiologiques et mécaniques et pourraient agir comme attractifs pour les organismes bénéfiques et comme substances toxiques contre les ravageurs et les agents pathogènes envahisseurs (Pratyusha 2022; Alasalvar *et al.* 2001 ; Beninger *et al.* 2004). Pratyusha (2022) a également montré dans une étude récente que les composés phénoliques, qui sont produits par les plantes pour se protéger des insectes herbivores, sont souvent plus abondants lorsque les plantes sont soumises à une pléthore de conditions de stress et de perturbation. C'est le cas des arbres *Khaya senegalensis* au Bénin, qui sont surexploités et soumis à un niveau élevé de stress environnemental (Gaoue, Horvitz, et Ticktin 2011; Gaoue *et al.* 2013 ; Phillips *et al.* 2023). Dans ce contexte, ce syndrome de défense chimique et physique où la plante secrète plus de composés chimiques en condition de stress pourrait augmenter la probabilité de survie et la croissance des grands arbres comme *K. senegalensis* au fil des années. En conséquence, il est possible que *Khaya senegalensis* utilisent une combinaison de stratégies de défense, notamment le mutualisme avec les fourmis, la production de composés phénoliques et des adaptations physiques, telles que l'épaisseur des feuilles pour se maintenir. Par conséquent, l'étude de l'effet de chaque stratégie de défense de manière isolée pourrait ne pas être représentative de l'effet réel de ces stratégies sur la survie, la reproduction et la croissance des arbres à long terme. Dans ce cas, tester l'effet de l'un sans l'autre peut ne pas relever d'effet à long terme. Étant donné que les effets de la présence de nids de fourmis tresseuses sur la croissance de la population à long terme peuvent différer des effets sur les taux vitaux démographiques, davantage d'études mesurant les effets mutualistes sur les taux de croissance à long terme de la population de la plante hôte sont nécessaires pour mieux comprendre comment la perturbation anthropique du mutualiste peut impacter réellement la dynamique des populations à long terme de *K. senegalensis* au Bénin.



**Figure 14** Taille des effets fixes sur les différents taux vitaux démographiques des modèles de régression ajustés pour la construction du Modèle de Projection Intégral (IPM).  $s_0(t)$  représente le diamètre des individus à  $t$  ; Nest, le nombre de nids de fourmis tresseuses à  $t$ , Prun, le taux d'émondage à  $t$ .

### 5.1.2. Impact de la réduction du nombre moyen de nids de fourmis tresseuses sur le taux de croissance à long des populations de *K. senegalensis*

Nous avons testé l'impact de la réduction du nombre de nids de fourmis sur la dynamique des populations à long terme de *K. senegalensis* au Bénin (*Figure 9 et Figure 14*). Les résultats montrent que l'abondance des nids de fourmis tresseuses est associée à une augmentation de la croissance à long terme des populations, mais cet effet n'est pas significatif. Ce résultat est surprenant, car on s'attendait à ce que les fourmis protègent les arbres des herbivores et

favorisent ainsi la dynamique des populations à long terme de *K. senegalensis* et qu'une réduction de ces fourmis sur l'arbre pourrait réduire le taux de croissance à long terme. De surcroît, le taux de croissance à long terme des populations de *K. senegalensis* en général est inférieur à 1, ce qui suggère que les populations sont en déclin. Ce déclin pourrait être dû à la perte du mutualisme fourmi-plante. Ces résultats suggèrent que les fourmis peuvent augmenter la croissance à long terme de la population en maintenant un taux de survie élevé des plantes si la récolte par éleveurs peulhs est relativement moins fréquente et/ou hétérogène (Bruna *et al.*, 2014). Ainsi la protection de la plante hôte notamment grâce à leurs défenses chimiques et physiques en ces conditions de stress et la réduction du nombre de nids de fourmis sur l'arbre pourrait être l'un des avantages les plus importants à la dynamique à long terme des populations (Stanton & Palmer, 2011).

Cependant, les processus démographiques de la plante hôte peuvent également jouer un rôle important dans la dynamique à long terme des populations (Ford *et al.*, 2015) mais que ce soit des processus qui ne sont pas trop important pour le fitness des espèces à cycle de vie long comme *K. senegalensis*. Par exemple, Brodie *et al.* (2009), Feldman et Morris (2011) et Geib et Galen (2012) ont constaté que les effets des mutualismes liés à la reproduction des arbres sur les populations de plantes hôte ayant une survie adulte élevée étaient assez faibles, probablement en raison de la faible influence de la reproduction sur la croissance de la population. Alternativement, les études d'élasticité montrent que pour les espèces à long durée de vie, la survie est le processus le plus important relativement à la croissance ou la reproduction (Manlik *et al.* 2016 ; Hernández-Yáñez, Kim, et Che-Castaldo 2022 ; Cruz-Rodríguez, López-Mata, et Valverde 2009). Si la réduction du nombre de nids de fourmis n'a pas d'effet significatif sur la croissance individuelle à t+1 des arbres mais sur la survie à t+1 dans le cadre de cette étude, alors il n'a probablement pas d'effet sur la dynamique à long terme des populations. Cependant, il est possible que le nombre de nids de fourmis ait un effet sur la dynamique à court terme. Par exemple, une étude a montré qu'une abondance élevée de fourmis associée à une croissance plus rapide des arbres *Acacia drepanolobium* au Kenya (Palmer *et al.* 2010) a un effet significatif sur la dynamique des populations à court terme. A cet effet, on se demande pourquoi le partenaire plante maintiendrait un tel mutualisme malgré que cela serait devenu du commensalisme puisque les fourmis en profitent toujours mais cela n'améliore pas du tout le taux de croissance à long terme de la population ? Une réponse possible est que les fourmis aident à protéger les plantes contre l'émondage, qui est un problème majeur pour les populations de *K. senegalensis* au Bénin. Cette hypothèse est similaire aux résultats obtenus qui stipulait qu'il existe un effet négatif significatif du taux élevé d'émondage associé à l'abondance des nids de fourmis sur les différents taux vitaux démographiques de *K. senegalensis* (Figure 9 et Figure 14) suggérant que le mutualisme est alors un facteur très important à prendre en compte pour *K. senegalensis* même si cette interaction est devenu facultative. Cette protection par le mutualisme facultatif

pourrait expliquer pourquoi les fourmis ont un effet positif négligeable sur la dynamique des populations à long terme.

Chez *K. senegalensis*, l'exploitation a eu un impact négatif sur la dynamique des populations de *K. senegalensis*. Ce qui a été démontré par un consortium de recherche dirigé par (Gaoue, 2015; Gaoue *et al.*, 2011, 2013). Une question importante ici est alors savoir quel est l'impact du taux élevé d'émondage uniquement sur la productivité en fruit et la dynamique des populations à long terme de *K. senegalensis*. Nous discutons de cette possibilité ci-dessous.

## 5.2. Effet du taux élevé d'émondage sur la productivité en fruit et la dynamique des populations à long terme de *K. senegalensis*

### 5.2.1. Effet du taux élevé d'émondage sur la productivité en fruit de *K. senegalensis*

Dans cette étude, il a été émis l'hypothèse que le taux élevé d'émondage réduirait la productivité en fruit des individus de *K. senegalensis*. Fait intéressant, nous avons constaté qu'il existe un effet positif négligeable du taux élevé d'émondage sur la probabilité de fructification à t+1 ou la production de fruits à t+1 de *K. senegalensis* (Figure 9 et Figure 14). Mais lorsque le taux d'émondage et le nombre de nids de fourmis tresseuses diminuent simultanément sur l'arbre, cela augmente significativement la probabilité de fructification et la productivité en fruit à l'année suivante. Ce qui suggère que la reproduction de *K. senegalensis* dépend du mutualisme facultatif entre la fourmi tresseuse et plante hôte et l'intensité de récolte. Par conséquent, la tolérance de la productivité en fruit de *K. senegalensis* à l'émondage pourrait être provoqué par une augmentation des taux de photosynthèse induite par les perturbations (Hamerlynck *et al.* 2016 ; Suchocka *et al.* 2021 ; Feng *et al.* 2021) et la défense chimique et physique observé chez *K. senegalensis* en condition de stress. Nie *et al.* (2021) et Menzel (2005) ont fourni des preuves à l'appui de cette hypothèse et révèlent que l'émondage des arbres est un facteur important qui favorise la reproduction des arbres grâce à une augmentation du taux de photosynthèse. Ainsi, les blessures causées par l'émondage peuvent stimuler la production de phytohormones, qui peuvent stimuler la productivité. Comme ce qui est observé chez *K. senegalensis* où les arbres produisent plus de composés chimiques toxiques ou des structures physiques pour se protéger des herbivores et des maladies. Ce qui peut augmenter productivité et compenser la perte de biomasse.

Maintenant, au-delà de tout ceci, les résultats ont montré que le taux élevé d'émondage a un effet positif négligeable sur la survie mais négatif significatif sur la croissance à t+1 des arbres. Ce dernier constat est contre toute attente car l'émondage est une meilleure pratique qui contribue à une gestion durable des forêts et qui peut favoriser la croissance. Une réponse possible est que les arbres pourraient être confrontés à un compromis entre croissance, mutualisme et fonctionnement de défense (Y.-L. Feng *et al.* 2009 ; Li *et al.* 2019 ; Major *et al.* 2017) après l'émondage. Car les plantes investissent plus de ressources en condition de

perturbation dans la défense, réduisant ainsi l'investissement dans la croissance (Colom & Baucom, 2021). Des preuves similaires sont trouvées lors des expériences de terrain dans les mêmes régions où l'étude a été menée et ont montré que lorsque l'investissement en nids de fourmis tresseuses diminue, *K. senegalensis* investit plus dans la production de phénols ou durcit ses feuilles à juger par le ratio C/N qui augmente avec la proportion de carbone C dans les feuilles qui le rend dure. En conséquence, cet investissement dans les défenses chimiques pourrait avoir un effet négatif sur leur croissance. En revanche, le taux élevé d'émondage avait un effet positif négligeable sur le taux de croissance indiquant un impact dans la réponse compensatoire des arbres à la perte de biomasse (Hamerlynck *et al.*, 2016) lors de l'émondage par les éleveurs pour le bétail (Gaoue *et al.*, 2013). Ces résultats suggèrent que l'émondage peut être une menace pour la croissance de *K. senegalensis*, mais qu'il peut également être une stratégie de survie à condition de le pratiquer de manière responsable pour éviter des effets négatifs sur la survie des arbres. Des recherches supplémentaires sont nécessaires pour mieux comprendre les mécanismes par lesquels l'émondage affecte la dynamique des populations à long terme de *K. senegalensis*.

### 5.2.2. Effet du taux moyen d'émondage sur le taux de croissance à long terme des populations de *K. senegalensis*

L'effet positif négligeable du taux moyen d'émondage sur la dynamique des populations à long terme de *K. senegalensis* observé ici est une conclusion importante (*Figure 9 et Figure 14*). Elle suggère que l'émondage n'est pas un facteur majeur de mortalité ou de déclin des populations de cette espèce. Cependant, il est important de noter que cette conclusion est basée sur une étude limitée à une période de 4 ans. Il est possible que l'émondage et le mutualisme puissent avoir des effets à plus long terme sur les populations de *K. senegalensis*. Par exemple, l'émondage peut être une pratique bénéfique pour les arbres, mais il est important de l'appliquer de manière responsable pour éviter des effets négatifs sur la santé des arbres (Badrulhisham & Othman, 2016). Augmenter par exemple la variance de la récolte, avec certains individus non récoltés et d'autres fortement récoltés et d'autres légèrement récoltés pourrait offrir une mosaïque d'arbres avec une charge de récolte différente et donc une aptitude différente qui peuvent se compenser. Des exemples d'un tel système de gestion existent dans l'écologie du feu ou l'écologie du pâturage où une mosaïque de végétation à l'échelle spatiale à différents niveaux de pâturage ou de combustion du feu peut assurer une meilleure productivité primaire et secondaire (Scasta *et al.* 2023 ; Powell *et al.* 2018 ; Nolte 2014). Par conséquent, une bonne gestion de l'émondage pourrait être vitale pour la conservation durable des populations de *K. senegalensis* dans les deux régions où l'étude a été menée afin de soutenir la structure et les processus démographiques de l'espèce. Cette pratique pourrait être un outil de gestion efficace pour assurer la dynamique à long terme des populations de *K. senegalensis*.

## 6. Conclusion et perspectives

L'hypothèse selon laquelle la réduction du nombre de nids de fourmis tresseuses sur l'arbre aurait diminué les différents taux vitaux démographiques de *K. senegalensis* et le taux de croissance à long terme de *K. senegalensis* est rejeté dans le cadre de cette étude. Les résultats montrent que cette réduction induite par l'émondage fréquent observé dans les populations de *K. senegalensis* a un effet positif sur la fructification des individus de *K. senegalensis*, mais un effet négatif significatif sur leur survie. En revanche, le taux élevé d'émondage a un effet positif négligeable sur la productivité en fruit des arbres. Les simulations suggèrent que le mutualisme entre les fourmis tresseuses et *K. senegalensis* peut avoir un impact positif sur la dynamique des populations à long terme, mais cet impact est négligeable. Cependant, elles indiquent que l'émondage peut affecter positivement la productivité en fruit et la dynamique à long terme de *K. senegalensis*, mais l'effet observé est aussi négligeable. Le fait de maintenir cette interaction bénéfique qui semble être facultative pour *K. senegalensis* en mettant en place une bonne stratégie de récolte (par exemple augmenter la variance de la récolte) et mener des études sur de longues périodes (au-delà des quatre années d'études) en particulier sur la composition de la communauté de la plante hôte et les mécanismes de défenses chimiques des arbres peut améliorer notre compréhension des conséquences de la perturbation du mutualisme fourmi-plante sur la démographie et la dynamique des populations à long terme de *K. senegalensis* au Bénin. Ces réflexions démontrent l'intérêt d'adopter une approche démographique à long terme pour étudier aussi les implications de la diversification du taux d'émondage pour la gestion et conservation durable des populations de cette espèce qui est en voie de disparition aujourd'hui au Bénin.

En effet, la diversification du taux d'émondage pourrait être une stratégie de gestion durable plus efficace que l'homogénéisation des taux de récolte. Cette stratégie pourrait aider à protéger les arbres qui dépendent du mutualisme fourmi-plante, la diversité génétique des populations d'arbres et les services écosystémiques fournis par les arbres. Des recherches supplémentaires sont nécessaires pour explorer les implications de ces résultats pour la conservation des arbres et des forêts. Ces recherches pourraient porter sur les éléments suivants : (1) la meilleure façon de diversifier le taux de récolte pour protéger les arbres ; (2) la manière de garantir que la diversification des taux d'émondage ne conduise pas à une diminution de la productivité des arbres et (3) les implications de la diversification du taux d'émondage pour la conservation des services écosystémiques fournis par cette espèce.

Il est aussi important de noter que la diversification des taux de récolte n'est pas une solution miracle pour la gestion et la conservation durable de cette espèce dans nos forêts. Il est nécessaire de trouver un équilibre entre la maximisation des rendements et la protection de la durabilité des populations d'arbres en tenant compte d'autres facteurs environnementaux pour assurer une gestion et une conservation durable des populations de cette espèce qui sont en voie de disparition aujourd'hui au Bénin.

## **Implications pour la conservation**

Les politiques relatives aux espèces menacées et à la conservation des écosystèmes en Afrique accusent souvent des décennies de retard par rapport aux sciences nouvelles. Par exemple, les lois et règlements sur les espèces en voie de disparition et d'autres statuts de conservation ne tiennent généralement pas compte des interactions entre les espèces, les traits d'histoire de vie de ces espèces probablement parce que les mécanismes expliquant ces différents facteurs environnementaux ne sont pas bien compris. Par conséquent, en ne tenant pas compte des connaissances actuelles, les scientifiques et les gestionnaires des forêts en particulier ceux des aires protégées peuvent nuire aux espèces et aux systèmes qu'ils sont chargés de protéger. Cependant, les gestionnaires et les scientifiques devraient alors envisager d'intégrer les interactions bénéfiques entre espèces et de diversifier les taux de récolte des Produits Forestiers Non Ligneux pour protéger ces espèces qui dépendent du mutualisme dans les forêts, en particulier dans les aires protégées où ces populations sont en abondance. Ainsi adopter une approche démographique à long terme pour des études expliquant les processus de défenses chimiques qui contribuent à la protection de ces espèces, comprendre les traits d'histoire de vie liés à ces espèces pourraient aider à garantir que les forêts et nos aires protégées en particulier continuent de fournir des biens et des services importants pour les humains et la nature. Aussi, ces interactions bénéfiques sont liées à la composition de la communauté de la plante hôte et donc investiguer l'impact de cette diversité sur la dynamique des populations pourrait aider à mieux comprendre les mécanismes sous-jacents au changement démographiques à long terme résultant de la perturbation anthropique de ces interactions mutualistes. Ceci pourra aider à mettre en place des stratégies de gestion et de conservation durable de ces espèces qui sont en voie de disparition aujourd'hui dans nos pays et en particulier dans les aires protégées où ils sont en abondance.

## 7. Références bibliographiques

- Alasalvar, C., Grigor, J. M., Zhang, D., Quantick, P. C., & Shahidi, F. (2001). Comparison of Volatiles, Phenolics, Sugars, Antioxidant Vitamins, and Sensory Quality of Different Colored Carrot Varieties. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, *49*(3), 1410-1416. <https://doi.org/10.1021/jf000595h>
- Badrulhisham, N., & Othman, N. (2016). Knowledge in Tree Pruning for Sustainable Practices in Urban Setting : Improving Our Quality of Life. *Procedia - Social and Behavioral Sciences*, *234*, 210-217. <https://doi.org/10.1016/j.sbspro.2016.10.236>
- Beninger, C. W., Abou-Zaid, M. M., Kistner, A. L. E., Hallett, R. H., Iqbal, M. J., Grodzinski, B., & Hall, J. C. (2004). A Flavanone and Two Phenolic Acids from *Chrysanthemum morifolium* with Phytotoxic and Insect Growth Regulating Activity. *Journal of Chemical Ecology*, *30*(3), 589-606. <https://doi.org/10.1023/B:JOEC.0000018631.67394.e5>
- Brodie, J. F., Helmy, O. E., Brockelman, W. Y., & Maron, J. L. (2009). Bushmeat poaching reduces the seed dispersal and population growth rate of a mammal-dispersed tree. *Ecological Applications*, *19*(4), 854-863. <https://doi.org/10.1890/08-0955.1>
- Brooks, M. E., Kristensen, K., Darrigo, M. R., Rubim, P., Uriarte, M., Bruna, E., & Bolker, B. M. (2019). Statistical modeling of patterns in annual reproductive rates. *Ecology*, *100*(7), e02706. <https://doi.org/10.1002/ecy.2706>
- Bruna, E. M., Izzo, T. J., Inouye, B. D., & Vasconcelos, H. L. (2014). Effect of mutualist partner identity on plant demography. *Ecology*, *95*(12), 3237-3243. <https://doi.org/10.1890/14-0481.1>
- Burnham, K. P., & Anderson, D. R. (Éds.). (2002). Information and Likelihood Theory : A Basis for Model Selection and Inference. In *Model Selection and Multimodel Inference : A Practical Information-Theoretic Approach* (p. 49-97). Springer. [https://doi.org/10.1007/978-0-387-22456-5\\_2](https://doi.org/10.1007/978-0-387-22456-5_2)
- Canedo-Júnior, E. O., Santiago, G. S., Ribas, C. R., Zurlo, L. F., Cuissi, R. G., Souza, B., Faria, L. D. B., Rabello, A. M., Braga, D. de L., & Silva, E. (2018). The effect size of aphid-tending ants in an agricultural tri-trophic system. *Journal of Applied Entomology*, *142*(3), 349-358. <https://doi.org/10.1111/jen.12475>
- Caswell, H. (2019). *Sensitivity Analysis : Matrix Methods in Demography and Ecology*. Springer International Publishing. <https://doi.org/10.1007/978-3-030-10534-1>
- Colom, S. M., & Baucom, R. S. (2021). Below-ground competition favors character convergence but not character displacement in root traits. *The New Phytologist*, *229*(6), 3195-3207. <https://doi.org/10.1111/nph.17100>
- Coulson, T., Tuljapurkar, S., & Childs, D. Z. (2010). Using evolutionary demography to link life history theory, quantitative genetics and population ecology. *Journal of Animal Ecology*, *79*(6), 1226-1240. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2010.01734.x>
- Cruz-Rodríguez, J. A., López-Mata, L., & Valverde, T. (2009). A comparison of traditional elasticity and variance-standardized perturbation analyses : A case study with the

- tropical tree species *Manilkara zapota* (Sapotaceae). *Journal of Tropical Ecology*, 25(2), 135-146. <https://doi.org/10.1017/S0266467408005713>
- De Angeli, K., Abbasi, E., Gan, A., Ingram, D. J., Giam, X., & Chang, C. H. (2021). Modeling the impact of wild harvest on plant–disperser mutualisms : Plant and disperser co-harvest model. *Ecological Modelling*, 439, 109328. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2020.109328>
- de Vries, J., Evers, J. B., Dicke, M., & Poelman, E. H. (2019). Ecological interactions shape the adaptive value of plant defence : Herbivore attack versus competition for light. *Functional Ecology*, 33(1), 129-138. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13234>
- Dibos, C. (2010). *Interactions plante-pollinisateur : Caractérisation de la qualité du pollen de deux cucurbitacées durant son ontogénèse, sa présentation et son transport sur le corps de l'abeille domestique*. <https://www.theses.fr/2010AVIG0636>
- Dorrestein, A., Todd, C. M., Westcott, D. A., Martin, J. M., & Welbergen, J. A. (2019). Impacts of an invasive ant species on roosting behavior of an island endemic flying-fox. *Biotropica*, 51(1), 75-83. <https://doi.org/10.1111/btp.12620>
- Doublet, V. (2020). *Interactions biotiques et dynamiques des populations : Approches empiriques et théoriques de la prédation pré-dispersion des graines par les insectes* [Phdthesis, Université Montpellier]. <https://theses.hal.science/tel-03136980>
- Dutton, E. M., Luo, E. Y., Cembrowski, A. R., Shore, J. S., & Frederickson, M. E. (2016). Three's a Crowd : Trade-Offs between Attracting Pollinators and Ant Bodyguards with Nectar Rewards in *Turnera*. *The American Naturalist*, 188(1), 38-51. <https://doi.org/10.1086/686766>
- Ellner, S. P., & Schreiber, S. J. (2012). Temporally variable dispersal and demography can accelerate the spread of invading species. *Theoretical Population Biology*, 82(4), 283-298. <https://doi.org/10.1016/j.tpb.2012.03.005>
- Feldman, T. S., & Morris, W. F. (2011). Higher survival at low density counteracts lower fecundity to obviate Allee effects in a perennial plant. *Journal of Ecology*, 99(5), 1162-1170. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2011.01855.x>
- Feng, Y.-L., Lei, Y.-B., Wang, R.-F., Callaway, R. M., Valiente-Banuet, A., Inderjit, null, Li, Y.-P., & Zheng, Y.-L. (2009). Evolutionary tradeoffs for nitrogen allocation to photosynthesis versus cell walls in an invasive plant. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106(6), 1853-1856. <https://doi.org/10.1073/pnas.0808434106>
- Feng, Z., Kong, D., Kong, Y., Zhang, B., & Yang, X. (2021). Coordination of root growth with root morphology, physiology and defense functions in response to root pruning in *Platycladus orientalis*. *Journal of Advanced Research*, 36, 187-199. <https://doi.org/10.1016/j.jare.2021.07.005>
- Ford, K. R., Ness, J. H., Bronstein, J. L., & Morris, W. F. (2015). The demographic consequences of mutualism : Ants increase host-plant fruit production but not population growth. *Oecologia*, 179(2), 435-446. <https://doi.org/10.1007/s00442-015-3341-3>

- Gaoue, O. (2015). Transient dynamics reveal the importance of early life survival to the response of a tropical tree to harvest. *Journal of Applied Ecology*, 2016, 112-119. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12553>
- Gaoue, O. G., Horvitz, C. C., & Ticktin, T. (2011). Non-timber forest product harvest in variable environments : Modeling the effect of harvesting as a stochastic sequence. *Ecological Applications*, 21(5), 1604-1616. <https://doi.org/10.1890/10-0422.1>
- Gaoue, O. G., Horvitz, C. C., Ticktin, T., Steiner, U. K., & Tuljapurkar, S. (2013). Defoliation and bark harvesting affect life-history traits of a tropical tree. *Journal of Ecology*, 101(6), 1563-1571. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12140>
- Gaoue, O. G., & Ticktin, T. (2007). Patterns of harvesting foliage and bark from the multipurpose tree *Khaya senegalensis* in Benin : Variation across ecological regions and its impacts on population structure. *Biological Conservation*, 137(3), 424-436. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2007.02.020>
- Gaoue, O. G., & Ticktin, T. (2008). Impacts of bark and foliage harvest on *Khaya senegalensis* (Meliaceae) reproductive performance in Benin. *Journal of Applied Ecology*, 45(1), 34-40. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2007.01381.x>
- Gaoue, O. G., & Ticktin, T. (2009). Fulani Knowledge of the Ecological Impacts of *Khaya senegalensis* (Meliaceae) Foliage Harvest in Benin and its Implications for Sustainable Harvest. *Economic Botany*, 63(3), 256-270. <https://doi.org/10.1007/s12231-009-9091-6>
- Gaoue, O. G., & Ticktin, T. (2010). Effects of Harvest of Nontimber Forest Products and Ecological Differences between Sites on the Demography of African Mahogany. *Conservation Biology*, 24(2), 605-614. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2009.01345.x>
- Geib, J. C., & Galen, C. (2012). Tracing impacts of partner abundance in facultative pollination mutualisms : From individuals to populations. *Ecology*, 93(7), 1581-1592. <https://doi.org/10.1890/11-1271.1>
- Gras, P., Tschardtke, T., Maas, B., Tjoa, A., Hafsa, A., & Clough, Y. (2016). How ants, birds and bats affect crop yield along shade gradients in tropical cacao agroforestry. *Journal of Applied Ecology*, 53(3), 953-963. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12625>
- Hamerlynck, E. P., Smith, B. S., Sheley, R. L., & Svejcar, T. J. (2016). Compensatory Photosynthesis, Water-Use Efficiency, and Biomass Allocation of Defoliated Exotic and Native Bunchgrass Seedlings. *Rangeland Ecology & Management*, 69(3), 206-214. <https://doi.org/10.1016/j.rama.2015.12.007>
- Hays, B. R., Riginos, C., Palmer, T. M., Doak, D. F., Gituku, B. C., Maiyo, N. J., Mutisya, S., Musila, S., & Goheen, J. R. (2022). Demographic consequences of mutualism disruption : Browsing and big-headed ant invasion drive acacia population declines. *Ecology*, 103(5), e3655. <https://doi.org/10.1002/ecy.3655>
- Hernández-Yáñez, H., Kim, S. Y., & Che-Castaldo, J. P. (2022). Demographic and life history traits explain patterns in species vulnerability to extinction. *PLoS ONE*, 17(2), e0263504. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0263504>

- Hoffmeister, M., Wittköpper, N., & Junker, R. R. (2016). Herbivore-induced changes in flower scent and morphology affect the structure of flower–visitor networks but not plant reproduction. *Oikos*, *125*(9), 1241-1249. <https://doi.org/10.1111/oik.02988>
- Holland, J. N., DeAngelis, D. L., & Bronstein, J. L. (2002). Population Dynamics and Mutualism : Functional Responses of Benefits and Costs. *The American Naturalist*, *159*(3), 231-244. <https://doi.org/10.1086/338510>
- Hood, A. S. C., Aryawan, A. A. K., Advento, A. D., Suberkah, W. R., Ashton-Butt, A., Ps, S., Caliman, J.-P., Naim, M., Foster, W. A., & Turner, E. C. (2022). A whole-ecosystem method for experimentally suppressing ants on a small scale. *Methods in Ecology and Evolution*, *13*(4), 852-865. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13774>
- Ibarra-Isassi, J., & Oliveira, P. S. (2018). Indirect effects of mutualism : Ant–treehopper associations deter pollinators and reduce reproduction in a tropical shrub. *Oecologia*, *186*(3), 691-701. <https://doi.org/10.1007/s00442-017-4045-7>
- Isaza, C., Bernal, R., Galeano, G., & Martorell, C. (2017). Demography of *Euterpe precatoria* and *Mauritia flexuosa* in the Amazon : Application of integral projection models for their harvest. *Biotropica*, *49*(5), 653-664. <https://doi.org/10.1111/btp.12424>
- Jackson, D., Vandermeer, J., Perfecto, I., & Philpott, S. M. (2014). Population Responses to Environmental Change in a Tropical Ant : The Interaction of Spatial and Temporal Dynamics. *PLOS ONE*, *9*(5), e97809. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0097809>
- Jongejans, E., Shea, K., Skarpaas, O., Kelly, D., & Ellner, S. P. (2011). Importance of individual and environmental variation for invasive species spread : A spatial integral projection model. *Ecology*, *92*(1), 86-97. <https://doi.org/10.1890/09-2226.1>
- José Melo Teles Gomes, I., Solar, R., Blüthgen, N., Luis Vasconcelos, H., Eduarda Basílio Silva, L., Nunes Oliveira, K., Zacharias Moreira, M., & Ildefonso Campos, R. (2021). Multiple effects of mutualistic ants improve the performance of a neotropical ant-plant : A long-term study with the *Cecropia-Azteca* system. *Basic and Applied Ecology*, *57*, 78-90. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2021.09.004>
- Kerr, N. Z., Baxter, P. W. J., Salguero-Gómez, R., Wardle, G. M., & Buckley, Y. M. (2016). Prioritizing management actions for invasive populations using cost, efficacy, demography and expert opinion for 14 plant species world-wide. *Journal of Applied Ecology*, *53*(2), 305-316. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12592>
- Lediuk, K. D., Damascos, M. A., Puntieri, J. G., & de Torres Curth, M. I. (2016). Population dynamics of an invasive tree, *Sorbus aucuparia*, in the understory of a Patagonian forest. *Plant Ecology*, *217*(7), 899-911. <https://doi.org/10.1007/s11258-016-0615-8>
- LePage, P. T., Canham, C. D., Coates, K. D., & Bartemucci, P. (2000). Seed abundance versus substrate limitation of seedling recruitment in northern temperate forests of British Columbia. *Canadian Journal of Forest Research*, *30*(3), 415-427. <https://doi.org/10.1139/x99-223>
- LeVan, K. E., & Holway, D. A. (2015). Ant–aphid interactions increase ant floral visitation and reduce plant reproduction via decreased pollinator visitation. *Ecology*, *96*(6), 1620-1630. <https://doi.org/10.1890/14-0058.1>

- Li, Y., Yang, Y., Hu, Y., Liu, H., He, M., Yang, Z., Kong, F., Liu, X., & Hou, X. (2019). DELLA and EDS1 Form a Feedback Regulatory Module to Fine-Tune Plant Growth-Defense Tradeoff in Arabidopsis. *Molecular Plant*, 12(11), 1485-1498. <https://doi.org/10.1016/j.molp.2019.07.006>
- Liere, H., Jackson, D., & Vandermeer, J. (2012). Ecological Complexity in a Coffee Agroecosystem : Spatial Heterogeneity, Population Persistence and Biological Control. *PLOS ONE*, 7(9), e45508. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0045508>
- Lomascolo, S. B. (2015). Elucidating context dependency in seed dispersal interactions : Elucidating context dependency in seed dispersal interactions. In *Mutualism*. Oxford University Press. <https://ri.conicet.gov.ar/handle/11336/150406>
- Lucas-Barbosa, D. (2016). Integrating Studies on Plant-Pollinator and Plant-Herbivore Interactions. *Trends in Plant Science*, 21(2), 125-133. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2015.10.013>
- Lynch, S. C., & Savage, A. M. (2023). The changing dynamics of ant-tree cholla mutualisms along a desert urbanization gradient. *PLOS ONE*, 18(3), e0280130. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0280130>
- Major, I. T., Yoshida, Y., Campos, M. L., Kapali, G., Xin, X.-F., Sugimoto, K., de Oliveira Ferreira, D., He, S. Y., & Howe, G. A. (2017). Regulation of growth-defense balance by the JASMONATE ZIM-DOMAIN (JAZ)-MYC transcriptional module. *The New Phytologist*, 215(4), 1533-1547. <https://doi.org/10.1111/nph.14638>
- Malé, P.-J. G., Leroy, C., Lusignan, L., Petitclerc, F., Quilichini, A., & Orivel, J. (2015). The reproductive biology of the myrmecophyte, *Hirtella physophora*, and the limitation of negative interactions between pollinators and ants. *Arthropod-Plant Interactions*, 9(1), 23-31. <https://doi.org/10.1007/s11829-014-9352-x>
- Manlik, O., McDonald, J. A., Mann, J., Raudino, H. C., Bejder, L., Krützen, M., Connor, R. C., Heithaus, M. R., Lacy, R. C., & Sherwin, W. B. (2016). The relative importance of reproduction and survival for the conservation of two dolphin populations. *Ecology and Evolution*, 6(11), 3496-3512. <https://doi.org/10.1002/ece3.2130>
- Maron, J. L., Baer, K. C., & Angert, A. L. (2014). Disentangling the drivers of context-dependent plant-animal interactions. *Journal of Ecology*, 102(6), 1485-1496.
- Menzel, C. (2005). Photosynthesis and productivity. *Litchi and Longan: Botany, Production, and Uses*, 153-182. <https://doi.org/10.1079/9780851996967.0153>
- Merow, C., Dahlgren, J. P., Metcalf, C. J. E., Childs, D. Z., Evans, M. E. K., Jongejans, E., Record, S., Rees, M., Salguero-Gómez, R., & McMahon, S. M. (2014). Advancing population ecology with integral projection models : A practical guide. *Methods in Ecology and Evolution*, 5(2), 99-110. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12146>
- Mouratidis, A., Vacas, S., Herrero, J., Navarro-Llopis, V., Dicke, M., & Tena, A. (2021). Parasitic wasps avoid ant-protected hemipteran hosts via the detection of ant cuticular hydrocarbons. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 288(1942), 20201684. <https://doi.org/10.1098/rspb.2020.1684>

- Neeraja, U. V., Saneesh, C. S., Dyda, V., Reddy, H., Yadama, G. N., & Knight, T. M. (2022). Harvesting has variable effects on demographic rates and population growth across three dry forest tree species. *Biotropica*, 54(6), 1376-1389. <https://doi.org/10.1111/btp.13135>
- Ness, J. H. (2006). A mutualism's indirect costs : The most aggressive plant bodyguards also deter pollinators. *Oikos*, 113(3), 506-514. <https://doi.org/10.1111/j.2006.0030-1299.14143.x>
- Nie, J., Li, Z., Zhang, Y., Zhang, D., Xu, S., He, N., Zhan, Z., Dai, J., Li, C., Li, W., & Dong, H. (2021). Plant pruning affects photosynthesis and photoassimilate partitioning in relation to the yield formation of field-grown cotton. *Industrial Crops and Products*, 173, 114087. <https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2021.114087>
- Nolte, S. (2014). *Grazing as a nature-management tool—The effect of different livestock species and stocking densities on salt-marsh vegetation and accretion*.
- Osseni, A. A., Gbesso, G. H. F., Evrard, A., & Sinsin, B. (2020). *Influence des actions anthropiques sur la qualité paysagère des plantations d'alignement de la ville de Porto Novo au Bénin*.
- Palmer, T. M., & Brody, A. K. (2013). Enough is enough : The effects of symbiotic ant abundance on herbivory, growth, and reproduction in an African acacia. *Ecology*, 94(3), 683-691. <https://doi.org/10.1890/12-1413.1>
- Palmer, T. M., Doak, D. F., Stanton, M. L., Bronstein, J. L., Kiers, E. T., Young, T. P., Goheen, J. R., & Pringle, R. M. (2010). Synergy of multiple partners, including freeloaders, increases host fitness in a multispecies mutualism. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107(40), 17234-17239. <https://doi.org/10.1073/pnas.1006872107>
- Phillips, T., Gaoue, O. G., Lenhart, S., & Strickland, W. C. (2023). Modeling the effects of size-dependent harvesting strategies on the population dynamics of tropical trees. *Mathematical Biosciences*, 355, 108953. <https://doi.org/10.1016/j.mbs.2022.108953>
- Powell, J., Martin, B., Dreitz, V. J., & Allred, B. W. (2018). Grazing Preferences and Vegetation Feedbacks of the Fire-Grazing Interaction in the Northern Great Plains. *Rangeland Ecology & Management*, 71(1), 45-52. <https://doi.org/10.1016/j.rama.2017.09.003>
- Pratyusha, S. (2022). Phenolic Compounds in the Plant Development and Defense : An Overview. In *Plant Stress Physiology—Perspectives in Agriculture*. IntechOpen. <https://doi.org/10.5772/intechopen.102873>
- Pringle, E. G. (2014). Harnessing ant defence at fruits reduces bruchid seed predation in a symbiotic ant–plant mutualism. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281(1785), 20140474. <https://doi.org/10.1098/rspb.2014.0474>
- Rees, M., Childs, D. Z., & Ellner, S. P. (2014). Building integral projection models : A user's guide. *Journal of Animal Ecology*, 83(3), 528-545. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12178>

- Riginos, C., Karande, M. A., Rubenstein, D. I., & Palmer, T. M. (2015). Disruption of a protective ant–plant mutualism by an invasive ant increases elephant damage to savanna trees. *Ecology*, *96*(3), 654-661. <https://doi.org/10.1890/14-1348.1>
- Rogers, H. S., Buhle, E. R., HilleRisLambers, J., Fricke, E. C., Miller, R. H., & Tewksbury, J. J. (2017). Effects of an invasive predator cascade to plants via mutualism disruption. *Nature Communications*, *8*(1), Article 1. <https://doi.org/10.1038/ncomms14557>
- Rosumek, F. B., Silveira, F. A. O., de S Neves, F., de U Barbosa, N. P., Diniz, L., Oki, Y., Pezzini, F., Fernandes, G. W., & Cornelissen, T. (2009). Ants on plants : A meta-analysis of the role of ants as plant biotic defenses. *Oecologia*, *160*(3), 537-549. <https://doi.org/10.1007/s00442-009-1309-x>
- Rusman, Q., Lucas-Barbosa, D., Hassan, K., & Poelman, E. H. (2020). Plant ontogeny determines strength and associated plant fitness consequences of plant-mediated interactions between herbivores and flower visitors. *Journal of Ecology*, *108*(3), 1046-1060. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13370>
- Rusman, Q., Lucas-Barbosa, D., Poelman, E. H., & Dicke, M. (2019). Ecology of Plastic Flowers. *Trends in Plant Science*, *24*(8), 725-740. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2019.04.007>
- Sánchez-Sánchez, H., Morquecho-Contreras, A., Sánchez-Sánchez, H., & Morquecho-Contreras, A. (2017). Chemical Plant Defense Against Herbivores. In *Herbivores*. IntechOpen. <https://doi.org/10.5772/67346>
- Scasta, J. D., Twidwell, D., Donovan, V., Roberts, C., Thacker, E., Wilbur, R., & Fuhlendorf, S. (2023). Role and Management of Fire in Rangelands. In L. B. McNew, D. K. Dahlgren, & J. L. Beck (Éds.), *Rangeland Wildlife Ecology and Conservation* (p. 147-175). Springer International Publishing. [https://doi.org/10.1007/978-3-031-34037-6\\_6](https://doi.org/10.1007/978-3-031-34037-6_6)
- Sensenig, R. L., Kimuyu, D. K., Guajardo, J. C. R., Veblen, K. E., Riginos, C., & Young, T. P. (2017). Fire disturbance disrupts an acacia ant—Plant mutualism in favor of a subordinate ant species. *Ecology*, *98*(5), 1455-1464.
- Stanton, M. L., & Palmer, T. M. (2011). The high cost of mutualism : Effects of four species of East African ant symbionts on their myrmecophyte host tree. *Ecology*, *92*(5), 1073-1082. <https://doi.org/10.1890/10-1239.1>
- Stubben, C., & Milligan, B. (2007). Estimating and Analyzing Demographic Models Using the popbio Package in R. *Journal of Statistical Software*, *22*, 1-23. <https://doi.org/10.18637/jss.v022.i11>
- Styrsky, J. D., & Eubanks, M. D. (2006). Ecological consequences of interactions between ants and honeydew-producing insects. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *274*(1607), 151-164. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3701>
- Suchocka, M., Swoczyna, T., Kosno-Jończy, J., & Kalaji, H. M. (2021). Impact of heavy pruning on development and photosynthesis of *Tilia cordata* Mill. Trees. *PLoS ONE*, *16*(8), e0256465. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0256465>
- Thurman, J. H., Northfield, T. D., & Snyder, W. E. (2019). Weaver Ants Provide Ecosystem Services to Tropical Tree Crops. *Frontiers in Ecology and Evolution*, *7*. <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fevo.2019.00120>

- Vayssières, J.-F., Grechi, I., Sinzogan, A., Ouagoussounon, I., Todjihoundé, R., Modjibou, S., Tossou, J.-C., Adandonon, A., Kikissagbé, C., Tamò, M., Goergen, G., Chailleux, A., Germain, J.-F., & Adomou, A. (2022). Host plants and associated trophobionts of the weaver ant *Oecophylla longinoda* Latreille (Hymenoptera Formicidae) in Benin. *Agricultural and Forest Entomology*, 24(2), 137-151. <https://doi.org/10.1111/afe.12478>
- Villamil, N. (2017). Why are flowers sweeter than fruits or buds? Variation in extrafloral nectar secretion throughout the floral ontogeny of a myrmecophile. *Biotropica*, 49(5), 581-585. <https://doi.org/10.1111/btp.12463>
- Vries, J. de, Evers, J. B., & Poelman, E. H. (2017). Dynamic Plant–Plant–Herbivore Interactions Govern Plant Growth–Defence Integration. *Trends in Plant Science*, 22(4), 329-337. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2016.12.006>
- Wielgoss, A., Tschardtke, T., Rumedé, A., Fiala, B., Seidel, H., Shahabuddin, S., & Clough, Y. (2014). Interaction complexity matters : Disentangling services and disservices of ant communities driving yield in tropical agroecosystems. *Proceedings. Biological Sciences*, 281(1775), 20132144. <https://doi.org/10.1098/rspb.2013.2144>
- Ziegler, J., & Facchini, P. J. (2008). Alkaloid biosynthesis : Metabolism and trafficking. *Annual Review of Plant Biology*, 59, 735-769. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.59.032607.092730>
- Zuidema, P. A., Jongejans, E., Chien, P. D., During, H. J., & Schieving, F. (2010). Integral Projection Models for trees : A new parameterization method and a validation of model output. *Journal of Ecology*, 98(2), 345-355. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2009.01626.x>

## 8. Liste des illustrations

<b>Figure 1</b> Taux vitaux démographiques et taux de croissance de la population à long terme comme fonction du nombre de nids de fourmis tresseuses (Hypothèse de recherche 1) .....	9
<b>Figure 2</b> Taux vitaux démographiques et taux de croissance de la population à long terme comme fonction du taux d'émondage (Hypothèse de recherche 2).....	9
<b>Figure 3</b> (a) Nid de fourmi tresseuse africaine récolté dans une population de <i>Khaya senegalensis</i> au Bénin ; (b) <i>Oecophylla longinoda</i> ; et (c) <i>Oecophylla longinoda</i> sur un individu de <i>Gardenia erubescences</i> dans une population de <i>Khaya senegalensis</i> au Nord Bénin. ....	11
<b>Figure 4</b> Exemple d'interaction entre fourmis, plantes et d'autres insectes (hémiptère et autres). ....	12
<b>Figure 5</b> Arbre de <i>Khaya senegalensis</i> dans la population de Sakarou au Nord du Bénin, Afrique de l'Ouest. Photo de terrain, 2023.....	13
<b>Figure 6</b> Distribution géographique des 12 populations de <i>Khaya senegalensis</i> au Bénin, Afrique de l'Ouest....	16
<b>Figure 7</b> Distribution par taille des semis.....	20
<b>Figure 8</b> Tracer du lambda pour différentes grandes tailles de la matrice grâce aux différentes valeurs propres ( $\lambda$ ) de la matrice. La valeur propre dominante ici représente le taux de croissance asymptotique ou le taux de croissance à long terme de l'ensemble des populations ( $\lambda$ ). ....	22
<b>Figure 9</b> Taille des effets fixes des modèles de régression ajustés pour la construction du Modèle de Projection Intégral (IPM) pour les semis. db0 (t) représente le diamètre au collet des semis à t. ....	24
<b>Figure 10</b> : Taux vitaux démographiques (probabilité de survie (nommée survie ici) (a), taux de croissance ou la croissance (b), probabilité de fructification (c) et nombre de fruit produit (d)) comme fonction du nombre de nids de fourmis tresseuses au niveau individuel. Les différents points correspondent aux individus. La ligne en couleur gris est l'ajustement des modèles avec un $p < 0.05$ et celle en couleur jaune pâle l'ajustement des modèles avec un $p > 0.05$ . r représente la corrélation linéaire de Pearson qui explique la relation entre les différents taux vitaux démographiques et le nombre de nids de fourmis tresseuses de <i>K. senegalensis</i> . ....	26
<b>Figure 11</b> Taux de croissance à long terme des populations de <i>K. senegalensis</i> échantillonnées comme fonction du nombre moyen de nids de fourmis tresseuses sur l'arbre (a) et taille de l'effet fixe du modèle de régression linéaire simple ajusté (b). mnest correspond au facteur nombre moyen de nid de fourmi tresseuse du modèle regression linéaire ajusté. ....	27
<b>Figure 12</b> Taux vitaux démographiques (survie (a), croissance (b), probabilité de fructification (c) et nombre de fruit produit (d)) comme fonction du taux d'émondage au niveau individuel. Les différents points correspondent aux individus. La ligne en couleur gris est l'ajustement des modèles avec un $p < 0.05$ et celle en couleur jaune pâle l'ajustement des modèles avec un $p > 0.05$ . r représente la corrélation linéaire de Pearson qui explique la relation entre les différents taux vitaux et le taux d'émondage de <i>K. senegalensis</i> . Les statistiques encadrés en rouge indiquent les tendances contraires aux résultats obtenus de modèles de regression car tous les facteurs ne sont pas pris en compte (Voir Figure 9 et 14). ....	29
<b>Figure 13</b> : Taux de croissance à long terme des populations de <i>K. senegalensis</i> échantillonnées comme fonction du taux moyen d'émondage sur l'arbre (a) et taille de l'effet fixe du modèle de régression linéaire simple ajusté (b). mprun correspond au facteur taux moyen d'émondage du modèle regression linéaire ajusté. ....	30
<b>Figure 14</b> Taille des effets fixes sur les différents taux vitaux démographiques des modèles de régression ajustés pour la construction du Modèle de Projection Intégral (IPM). s0 (t) représente le diamètre des individus à t ; Nest, le nombre de nids de fourmis tresseuses à t, Prun, le taux d'émondage à t. ....	35

## 9. Liste des tableaux

<b>Tableau 1</b> Description des 12 populations de <i>K. senegalensis</i> sélectionnées dans deux régions écologiques du Bénin. L'intensité de la récolte fait référence à la récolte du feuillage et de l'écorce. Les populations à forte récolte ont > 50 % d'arbres élagués et < 10 % d'arbres écorcés ; les populations à faible récolte ont < 5 % d'arbres élagués et < 5 % d'arbres écorcés. ....	15
<b>Tableau 2</b> Notations utilisées dans le document.....	23