

Succession floristique de forêts secondaires humides du sud-est de Madagascar

Floristic succession in secondary rain forests of South-eastern Madagascar

A. RANDRIANARISON ^{1,3}
S. RAZANAKA ²
V. RAKOTOARIMANANA ³
A. BUTTLER ¹
S. M. CARRIÈRE ⁴
D. HERVÉ ⁴

- (1) Ecole Polytechnique Fédérale de Lausanne (EPFL), School of Architecture, Civil and Environmental Engineering, Laboratoire des systèmes écologiques (ECOS) et WSL Swiss Federal Research Institute, Station 2, CH-1015 Lausanne, Switzerland
- (2) Centre National de Recherche sur l'Environnement (CNRE), BP 1739, Antananarivo 101, Madagascar
- (3) Département de Biologie et Ecologie Végétale-DBEV, Faculté des Sciences, Université d'Antananarivo, BP 906 Antananarivo, Madagascar.
- (4) Institut de Recherche pour le Développement (IRD UMR 220), BP 64501, 34394 Montpellier, France

Résumé

La pratique de l'abattis-brûlis domine la partie Est de Madagascar où les forêts ombrophiles et les recrues âgés sont coupés et brûlés pour une mise en culture temporaire. Après abandon de la culture, la régénération de la forêt se fait spontanément. La dynamique de la composition floristique des recrues forestiers est étudiée dans le corridor forestier humide de Ranomafana-Andringitra occupant les 2 étages altitudinaux de basse et moyenne altitude. L'indice de Ro est calculé sur trois sites, deux à moyenne altitude sur le versant ouest et un à basse altitude sur le versant est, pour évaluer l'affinité floristique entre les sites. Les espèces caractéristiques des sites sont identifiées avec une analyse factorielle de correspondances et les espèces caractéristiques de chaque classe d'âge d'abandon des recrues forestiers, avec une analyse canonique de correspondances. Les résultats montrent que la richesse floristique des recrues forestiers est variable selon l'âge d'abandon. La richesse spécifique la plus élevée est enregistrée dans les classes d'âges entre 11 et 20 ans. La dominance des espèces pionnières dans les jeunes recrues inhibe l'installation d'autres espèces. La régénération des forêts humides de l'Est de Madagascar est ainsi ralentie par la dominance des espèces pionnières. A la suite du dépérissement progressif de ces espèces pionnières, après 10 ans d'abandon, la régénération reprend son cours naturel.

Mots-clés: espèce pionnière, Fianarantsoa, forêt humide, recru forestier, régénération, richesse floristique

Abstract

The practice of shifting cultivation dominates the eastern part of Madagascar where rainforests and old fallows are cut and burned for cropping. After abandonment of cultivation, forest regeneration occurs spontaneously by species regeneration already present in the soil or by widespread. The dynamics of the floristic composition of fallows is studied in the humid forest corridor Ranomafana-Andringitra occupying two floors altitudinal low and medium altitude. The index R_o is calculated on 3 sites to assess the floristic affinity between sites : 1 site in eastern low altitude and 2 sites in western medium altitude. A factorial correspondence analysis was performed to identify the species characteristics of the sites and a canonical correspondence analysis to identify the characteristics species of each fallow class. The results show that the floristic richness of fallow varies with age of abandonment. The highest species richness was recorded in the age class between 11 and 20 years. The dominance of pioneer species in young fallow inhibits the installation of other species. Regeneration of rainforest in eastern Madagascar is thus slowed by the dominance of pioneer species. Following the gradual decline of these pioneer species, after 10 years of abandonment, regeneration continues naturally.

Keywords: pioneer species, Fianarantsoa, rainforest, fallow, regeneration, floristic richness

Introduction

Dans le monde, environ 250 millions de personnes, soit 30 % de la population mondiale, pratiquent l'abattis-brûlis (Attiwill, 1994), entraînant une importante modification de la structure spatiale de la végétation et conduisant à des mosaïques de forêts secondaires. Selon Chokkalingam *et al.* (2002) cité par Ayingweu (2003), les forêts secondaires sont des forêts se régénérant dans une large mesure par des processus naturels après perturbations d'origine humaine et/ou naturelle de la végétation forestière originelle, à un moment donné ou sur une longue période de temps, et dénotant des différences marquées dans la structure de la forêt et/ou dans la composition des espèces du couvert par rapport aux forêts voisines sur des sites similaires. Une augmentation de la surface des forêts secondaires est observée dans les pays tropicaux, principalement en raison des activités humaines (Brown & Lugo, 1982 et 1990 ; Skole & Tucker, 1993 ; Corlett, 1995 ; Finegan, 1996 ; Guariguata & Osterag, 2001 ; Chazdon *et al.*, 2007 ; FAO, 2010). L'augmentation de la surface des forêts secondaires est estimée à 9 millions d'hectares par an (Brown & Lugo, 1990). Gomez-Pompa & Vasquez-Yanes (1974) considèrent déjà l'époque comme l'ère des forêts secondaires dans la mesure où à quelques exceptions près, dans plusieurs pays tropicaux, les statistiques montrent que la superficie des forêts secondaires tend à dépasser celle des forêts primaires.

A Madagascar, la pratique de l'abattis brûlis en culture itinérante est la principale cause de la modification du paysage, de la perte de la forêt primaire et de la dégradation du sol (Oxby & Boerboom, 1985 ; Gade, 1996 ; Marcus, 2001). Ce système de culture sur abattis-brûlis domine la partie Est de l'île où les forêts ombrophiles et les recrues âgés sont coupés et brûlés pour la mise en culture (Styger *et al.*, 2009). Malgré les méfaits attribués à l'abattis-brûlis, cette pratique reste toujours ancrée dans le système de production des paysans riverains de la forêt (Ravoavy & Messerli 2001). Une population paysanne pauvre et en croissance démographique rapide recourt, pour subvenir à sa subsistance, à des stratégies agricoles extensives en défrichant et cultivant les espaces forestiers (Moreau, 2007). Après abandon des cultures, la végétation se reconstitue jusqu'à une végétation pseudo-climacique, en passant par différents stades qui constituent ce que l'on appellera « succession forestière ». L'étude de la succession écologique des forêts secondaires traite de la végétation des recrues forestiers en termes de richesse spécifique et de diversité spécifique (Delang & Li, 2013).

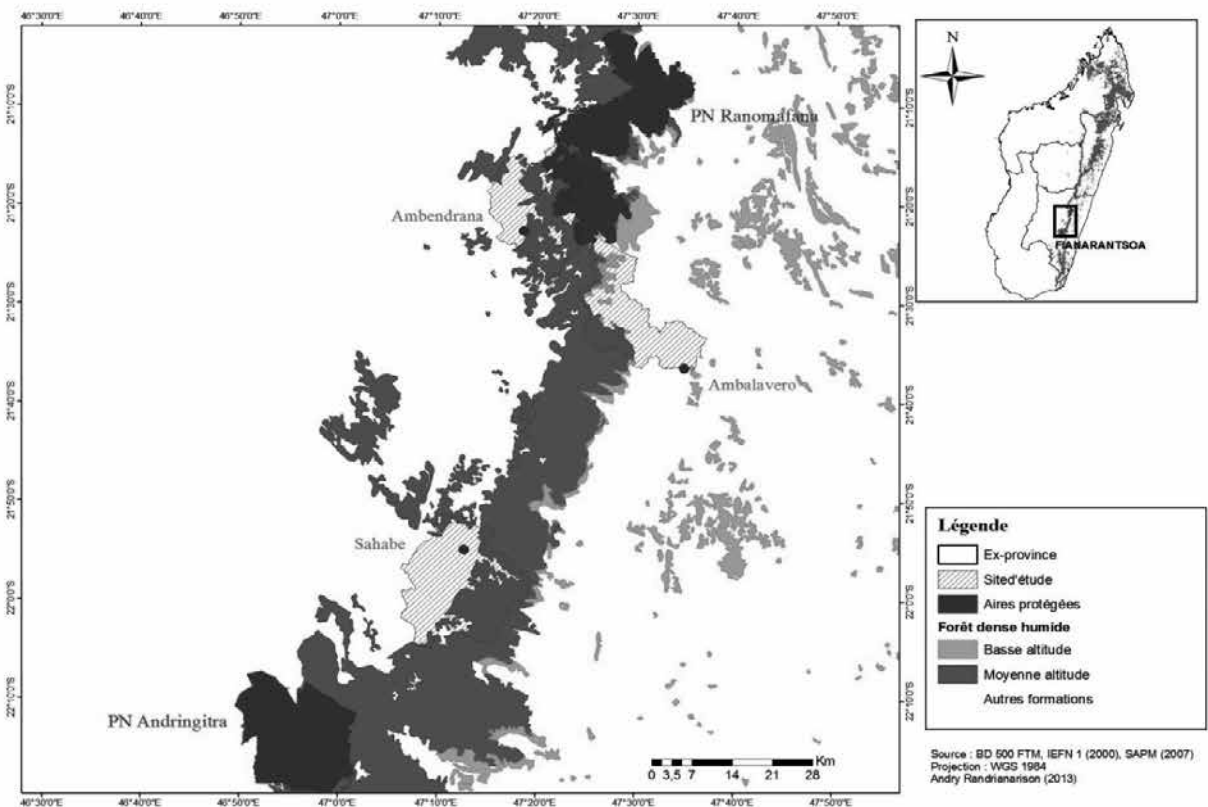
Dans cet article, la dynamique de la composition floristique au cours de la succession forestière est analysée dans un intervalle d'âge d'abandon compris entre 0 et 30 ans, dans les recrus forestiers humides de l'Est de Madagascar en moyenne altitude (Ambendrana, Sahabe) et en basse altitude (Ambalavero). Deux hypothèses sont testées : (1) la richesse spécifique augmente avec l'âge d'abandon des parcelles, (2) la dominance de certaines espèces diminue la richesse spécifique.

Méthode

SITE D'ÉTUDE

Les 3 sites étudiés dans la forêt ombrophile malgache (Carte 1) sont localisés dans le corridor forestier de Fianarantsoa, entre le parc national (PN) de Ranomafana et le PN d'Andringitra. Ce sont le site d'Ambendrana ($21^{\circ}22'43''\text{S}$; $47^{\circ}18'32''\text{E}$), le site de Sahabe ($21^{\circ}55'5''\text{S}$; $47^{\circ}12'24''\text{E}$) et le site d'Ambalavero ($21^{\circ}30'9''\text{S}$; $47^{\circ}26'19''\text{E}$). Respectivement, les parcelles observées pour chaque site sont situés entre 1 115 et 1 269 m d'altitude (moyenne altitude), entre 897 et 1 084 m d'altitude (moyenne altitude), entre 579 et 662 m d'altitude (basse altitude).

Carte 1 : Localisation des 3 sites d'étude



Les sites d'étude sont soumis à l'influence d'un climat de type tropical d'altitude, avec une alternance de deux saisons bien distinctes. Pendant la saison de pluie (novembre-janvier), dans les zones de basses altitudes, la précipitation annuelle peut atteindre 1 800-2 000 mm avec une température de 28°C (Serpantié *et al.*, 2007). Tandis que dans les zones de moyenne altitude, la précipitation annuelle atteint environ 1 600 mm et la température est de 17,7°C (Randriamalala, 2009). La végétation dans la zone d'étude est classée comme forêt dense humide ombrophile (Photos S6 et S7) de basse altitude (0-800 m) et de moyenne altitude (800-1 800 m) selon Humbert & Cours Darnes (1965).

CHOIX DES RELEVÉS

Pour chaque site, les parcelles observées ont été classées dans 4 classes selon leur âge d'abandon (âge des recrus forestiers actuels) : I (0-5 ans), II (6-10 ans), III (11-20 ans), IV (21-30 ans). Pour chaque classe d'âge et selon la disponibilité des parcelles, 5 répétitions de relevés ont été réalisées, en aboutissant à un total de 50 parcelles (Tableau I). Dans le site d'Ambalavero, aucune parcelle de plus de 20 ans n'a été observée. A Sahabe, la classe 0-5 ans est sur représentée et une seule parcelle a été trouvée dans la classe 20-30 ans d'âge d'abandon.

Tableau I : Nombre de relevés par classe d'âge dans chaque site

Site	Classe (âge d'abandon)	Nombre de répétition
Ambendrana	0-5	5
	6-10	4
	11-20	5
	21-30	5
Sahabe	0-5	8
	6-10	4
	11-20	4
	21-30	1
Ambalavero	0-5	5
	6-10	4
	11-20	5

RELEVÉ FLORISTIQUE

Les relevés floristiques ont été réalisés sur des surfaces supérieures à l'aire minimale. L'aire minimale a été obtenue en réalisant la méthode de doublement de surface en prenant une surface élémentaire de 2 m x 2 m. L'aire minimale a varié entre 4 m² et 64 m². Tous les individus se trouvant dans la surface de relevé ont été inventoriés en notant leur nom scientifique (espèce, genre, famille), les caractères biométriques (hauteur maximale, hauteur du fût, diamètre à hauteur de poitrine) et le type biologique (ligneux, herbe, fougère, liane).

TRAITEMENT NUMERIQUE

Pour les analyses statistiques, le variable densité absolue a été utilisée pour avoir une observation à la fois quantitative et qualitative des données. La densité absolue prend en compte la présence/absence et l'abondance des espèces. En premier lieu, une analyse de similitude sur la base de l'indice de Horn (1966) nommée R_o , a porté sur la densité absolue des espèces recensées dans les 3 sites. Cette analyse tient compte de l'aspect quantitatif et qualitatif des espèces. La valeur de R_o est comprise entre 0 («aucune similarité») et 1 («identique»). Une analyse factorielle des correspondances (AFC) a permis ensuite d'identifier les espèces caractéristiques de chaque site. Enfin, une analyse canonique des correspondances (ACC) a été faite sous contrainte de la variable âge d'abandon pour identifier les espèces caractéristiques de chaque classe d'âge. En effet, la technique d'ordination sous contrainte cherche à détecter automatiquement les motifs de variation des espèces qui peuvent être expliqués par des variables observées de l'environnement. L'analyse canonique des correspondances (ACC) est utilisée pour étudier les relations entre un tableau de paramètres et un tableau de relevés floristiques, ce dernier relevant de l'analyse des correspondances (Chessel *et al.*, 1997). Cette méthode combine la régression et l'analyse des correspondances (Bouxin, 2008).

Résultats

RICHESSSE FLORISTIQUE DES SITES D'ÉTUDE

Sur l'ensemble de la zone d'étude, 241 espèces ont été inventoriées (Tableau II) et une espèce parasite (*Bakerella clavata* - Loranthaceae). Le site d'Ambalavero est le site le moins riche avec 72 espèces répertoriées. La richesse floristique de Sahabe et d'Ambendrana dépasse les 100 espèces. Plus de 80 % des espèces sont des espèces ligneuses (arbres et arbustes). Les 20 % restantes englobent les espèces herbacées, fougères et lianes.

Tableau II: Caractéristiques biologiques des espèces dans les 3 sites

Sites	Espèces ligneuses (nb)	Espèces herbacées (nb)	Espèces de fougères (nb)	Espèces de lianes (nb)	Richesse floristique (nb)
Sahabe	131	5	2	1	139
Ambendrana	99	9	4	3	115
Ambalavero	57	8	4	3	72
Total	247	22	10	7	326

En se basant sur le calcul de l'indice de Horn, avec 24 espèces communes, les 3 sites sont floristiquement similaires à environ 57 % (Figure 1). Néanmoins, une différence peut être observée au niveau de l'abondance de certaines espèces au sein des parcelles des 3 sites. Les espèces ayant une densité absolue plus élevée sur l'ensemble des 241 espèces inventoriées ont fait l'objet d'une analyse factorielle des correspondances pour déterminer les espèces les plus abondantes dans les recrues forestiers des 3 sites.

Ainsi, 60 espèces sont soumises à l'analyse (Figure 2). Les 2 premiers axes factoriels de l'AFC absorbent 19,55 % de l'inertie totale. L'axe 1 (CA1) qui absorbe 10,52 % de l'inertie totale, représente l'abondance des espèces dans les sites étudiés. En effet, l'axe 1 positif indique un nombre d'espèces plus élevé. Par contre l'axe 2 (CA2) qui absorbe 9,03 % de l'inertie totale, représente la distribution altitudinale des parcelles. Les parcelles de moyenne altitude sont concentrées sur l'axe 2 positif tandis que les parcelles de basse altitude sont regroupées sur l'axe 2 négatif. On constate que le nombre d'espèces abondantes dans les parcelles est plus élevé dans les recrus forestiers de moyenne altitude.

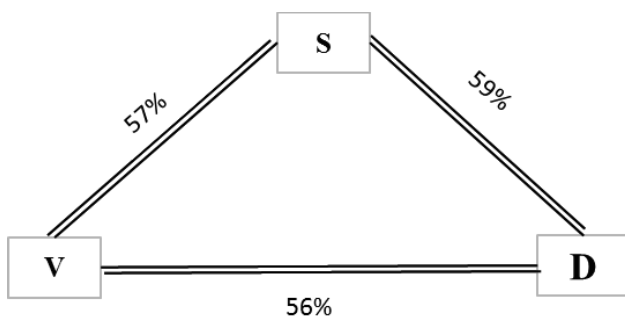


Figure 1 : Dendrite de similitude

Les parcelles sont notées V = Ambalavero, S = Sahabe, D = Ambendrana. Les pourcentages expriment le niveau d'affinité entre les relevés.

Les recrus forestiers d'Ambendrana sont caractérisés par l'abondance d'espèces ligneuses telles que *Anthocleista madagascariensis* (sp 12), *Psychotria* sp. (sp 186), *Schismatoclada psychotrioides* (sp 201), *Macaranga alnifolia* (sp 140), *Polyscias ornifolia* (sp 176), *Psidium cattleyanum* (sp 181), *Cassinopsis madagascariensis* (sp 25), *Aphloia theiformis* (sp 15), *Syzygium emirnense* (sp 216), *Nuxia capitata* (sp 156), *Weinmannia bojeriana* (sp 239), *Tambourissa thouvenotii* (sp 222), *Tambourissa purpurea* (sp 220), *Weinmannia decora* (sp 240), *Ilex mitis* (sp 98), *Croton nitidulus* (sp 39), *Oncostemum falicifolium* (sp 162), *Karomia* sp. (sp 134).

Les recrus forestiers de Sahabe sont surtout caractérisés par l'abondance d'espèces herbacées telles que *Hypoestes bojeriana* (sp 97), *Cephalostachym perrieri* (sp 26), de fougère : *Cyathea* sp. (sp 46), et d'espèces ligneuses tels que *Tambourissa hildebrandtii* (sp 218), *Dyopsis* sp1. (sp 69), *Potameia microphylla* (sp 179), *Tambourissa perrieri* (sp 219), *Oncostemum laurifolium* (sp163), d'espèces ligneuses pionnières telles que *Harungana madagascariensis* (sp 92), *Solanum mauritianum* (sp 209), et d'une espèce invasive *Rubus africanus* (sp 196).

Les recrus d'Ambalavero sont caractérisés par la présence et l'abondance des espèces caractéristiques des formations de basse altitude qui sont *Aframomum angustifolium* (sp 5), *Cledimia hirta* (sp 31) et *Macaranga cuspidata* (sp 141). Ces espèces dominent les parcelles à presque 90 % du nombre total d'espèces.

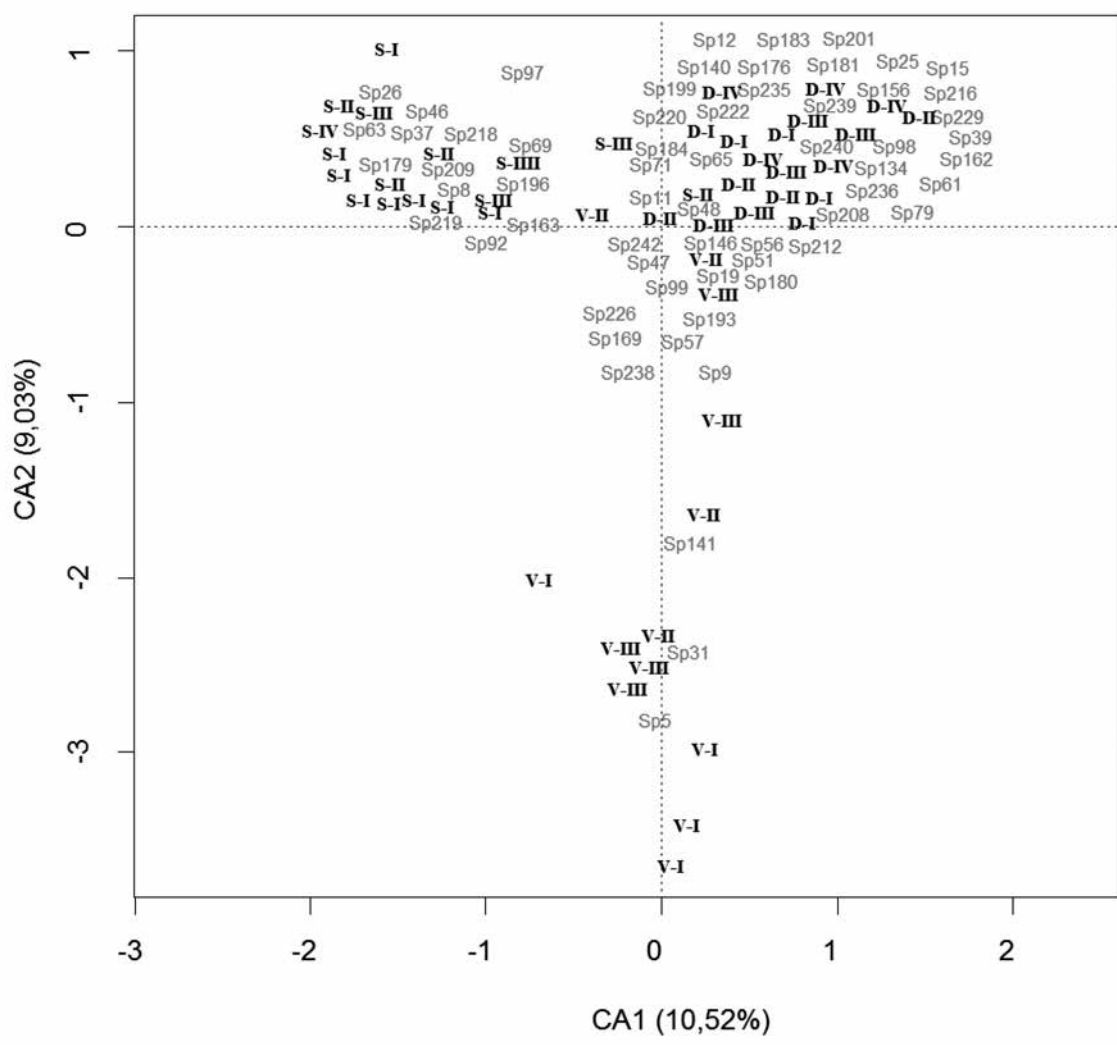


Figure 2 : Premier plan factoriel de l'analyse factorielle des correspondances représentant les espèces en fonction du site et de l'âge de chaque parcelle

Les parcelles sont notées V = Ambalavero, S = Sahabe, D = Ambendrana. Les chiffres romains désignent les classes d'âge (classe I : 0-5 ans, classe II : 6-10 ans, classe III : 11-20 ans, classe IV : 21-30 ans).

CARACTÉRISTIQUES FLORISTIQUES DES CLASSES D'ÂGE

D'une manière générale, le nombre des espèces augmente avec les classes d'âge de recrus forestiers. Le nombre des espèces atteint un maximum dans la tranche de 11-20 ans et se stabilise ensuite (Tableau III).

Tableau III : Nombre d'espèces par classe d'âge et par site

Site	Classe d'âge (année)			
	0-5	6-10	11-20	21-30
Ambalavero	31 (n = 5)	32 (n = 4)	45 (n = 5)	-
Sahabe	61 (n = 8)	37 (n = 4)	89 (n = 4)	16 (n = 1)
Ambendrana	43 (n = 5)	54 (n = 4)	68 (n = 5)	70 (n = 5)

n représente le nombre de répétitions par classe

Dans les trois sites, une augmentation nette de la richesse spécifique est notée après 10 ans d'abandon. A Sahabe, la seule parcelle observée pour les recrus âgés entre 21 et 30 ans n'est sans doute pas représentative. Après abandon des parcelles jusqu'à 10 ans d'abandon, la variation de la richesse spécifique n'est pas uniforme pour les trois sites. A Ambalavero le nombre d'espèces est stable de la classe I (31 espèces) à la classe II (32 espèces). Pour Ambendrana, ce nombre d'espèces augmente entre 43 espèces (classe I) et 54 espèces (classe II). Tandis qu'à Sahabe, la richesse spécifique diminue de la classe I (61 espèces) à classe II (37 espèces). Cette diminution de la richesse floristique dans le site de Sahabe est due à l'abondance des espèces pionnières, notamment *Harungana madagascariensis* qui domine la végétation.

Distribution des espèces par classe d'âge dans les trois sites

Les figures 3, 4 et 5 représentent les résultats de l'analyse canonique des correspondances sur la base du cortège spécifique des différentes parcelles, sous contrainte de l'âge d'abandon des parcelles. Les espèces localisées le long de l'axe 1 (CCA1) sont les espèces qu'on observe tout au long de la succession forestière. Cet axe 1 est le seul sous contrainte du fait que la variable « âge d'abandon » est la seule utilisée pour connaître la répartition des espèces au cours de la succession forestière. L'axe 2 (CA1) représente l'axe factoriel des correspondances non contraintes par l'âge d'abandon des parcelles.

Distribution des espèces par classe d'âge à Ambalavero

Les espèces les plus abondantes dans les parcelles d'Ambalavero ont été soumises à une analyse canonique des correspondances (ACC) sous contrainte de l'âge d'abandon des parcelles. Les espèces les plus influencées par l'âge d'abandon sont les espèces qui sont localisées le long de l'axe 1 (CCA1) qui absorbe 12,44 % de l'inertie totale (Figure 3). L'axe 2 (CA1) absorbe 17,95 % de l'inertie totale. Le long de l'axe 1, les parcelles de la classe II et III forment un groupement floristique. Ainsi, deux groupements floristiques sont distingués : les recrus forestiers de 0-5 ans et de 6-20 ans. Les recrus forestiers de 0-5 ans sont caractérisés par l'abondance des espèces pionnières telles que *Aframomum angustifolium* (sp 5), *Trema orientalis* (sp 226), *Psiadia altissima* (sp 180), et *Harungana madagascariensis* (sp 92).

Les espèces caractéristiques de la classe de 6-20 ans sont *Vernonia* sp. (sp 238), *Maesa lanceolata* (sp 146), *Dichaetanthera oblongifolia* (sp 57), *Bremeria humblotii* (sp 19), *Cryptocarya floribunda* (sp 42), *Macaranga cuspidata* (sp 141), *Dalbergia baroni* (sp 48), *Weinmannia rutenbergii* (sp 242). On note également la présence de la liane *Smilax anceps* (sp 208), de la fougère *Pteridium aquilinum* (sp 193) et de l'herbacée caractéristique d'une formation humide : *Dianella ensifolia* (sp 56).

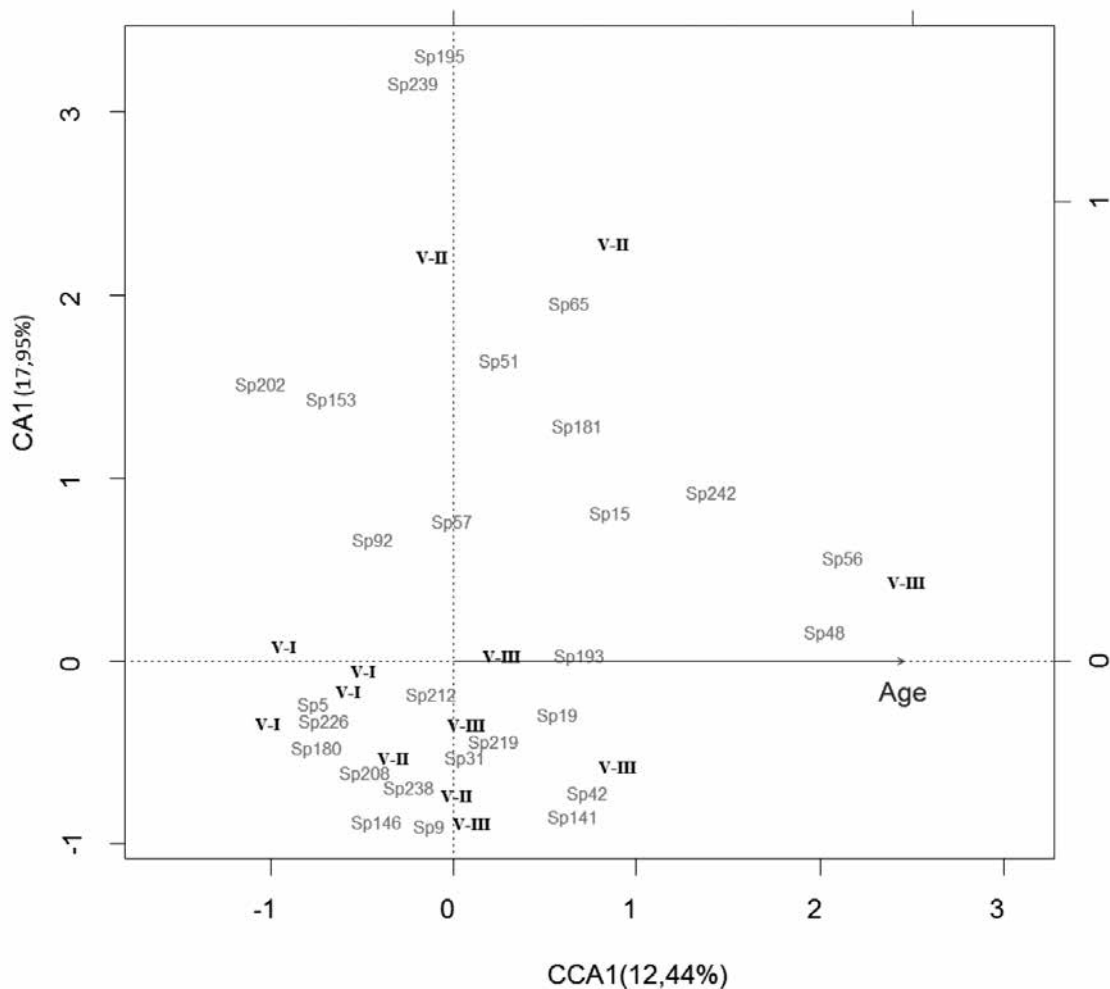


Figure 3 : Carte factorielle sous contrainte représentant les espèces et les relevés du site d'Ambalavero selon l'âge d'abandon

Les parcelles sont numérotées selon leur âge d'abandon (classe : 0-5 ans, classe II : 6-10 ans, classe III : 11-20 ans). Les espèces présentées sont les espèces localisées dans au moins 4 parcelles. L'axe des abscisses CCA1 est l'axe 1 du premier plan factoriel de l'analyse canonique des correspondances. L'axe des ordonnées CA1 est l'axe 1 du premier plan factoriel de l'analyse factorielle des correspondances.

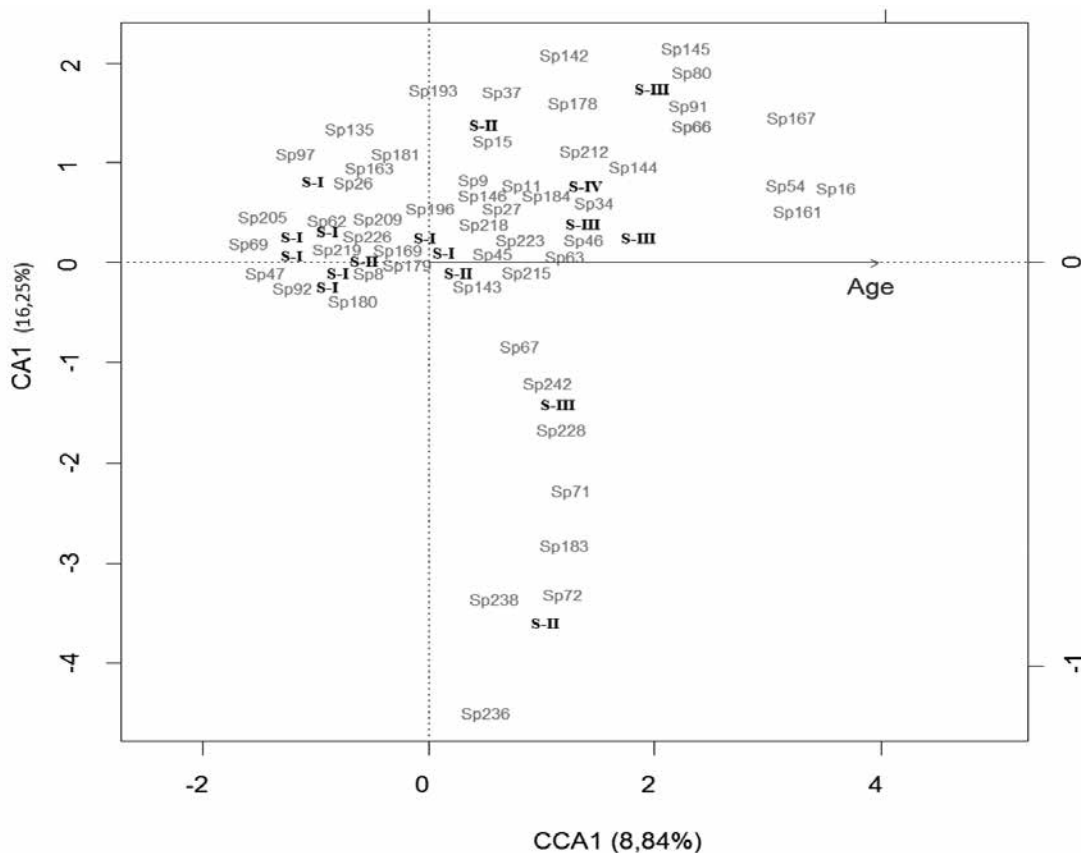


Figure 4 : Carte factorielle sous contrainte représentant les espèces et les relevés du site de Sahabe selon l'âge d'abandon

Les parcelles sont numérotées selon leur âge d'abandon (classe : 0-5 ans, classe II : 6-10 ans, classe III : 11-20 ans). Les espèces présentées sont les espèces localisées dans au moins 4 parcelles. L'axe des abscisses CCA1 est l'axe 1 du premier plan factoriel de l'analyse canonique des correspondances. L'axe des ordonnées CA1 est l'axe 1 du premier plan factoriel de l'analyse factorielle des correspondances.

Distribution des espèces par classe d'âge à Sahabe

Les espèces les plus abondantes dans les parcelles de Sahabe ont été soumises à une analyse canonique des correspondances (ACC) sous contrainte de l'âge d'abandon des parcelles. L'axe 1 (CCA1) absorbe 8,84 % de l'inertie totale et l'axe 2 (CA1) absorbe 16,25 % de l'inertie totale (Figure 4). Le long de l'axe 1, les classes I et II peuvent être regroupées en un groupement floristique. De même pour les classes III (11-20 ans) et IV (21 ans). Ainsi, les espèces caractéristiques des recrus de classes d'âge d'abandon entre 0 et 10 ans sont les espèces pionnières caractéristiques des forêts humides telles que *Harungana madagascariensis* (sp 92), *Psiadia altissima* (sp 180), *Trema orientalis* (sp 226), *Solanum mauritianum* (sp 209), les espèces arbustives et arborées : *Labramia* sp. (sp 135), *Psidium cattleyanum* (sp 181), *Potameia microphylla* (sp 179), *Senecio secundiflorum* (sp 205), *Oncostemum laurifolium* (sp 163), *Cyperus* sp. (sp 47), *Dombeya hafodahyformis* (sp 62), *Tambourissa perrieri* (sp 219), et des espèces herbacées telles que *Ageratum conyzoides* (sp 8), *Panicum malatricum* (sp 169), *Cephalostachyum perrieri* (sp 26), *Hypoestes bojeriana* (sp 97), entre autres.

La classe d'âge d'abandon de 11 à 30 ans est caractérisée surtout par l'abondance d'espèces forestières : *Macaranga decaryana* (sp 142), *Macaranga* sp. (sp 145), *Ficus reflexa* (sp 80), *Polyscias tripinnata* (sp 178), *Grewia apetala* (sp 91), *Dracaena xiphophylla* (sp 66), *Oncostemum* sp. (sp 167), *Streblus maritimus* (sp 212), *Macaranga obovata* (sp 144), *Colea lutescens* (sp 34), *Cyathea* sp. (sp 46).

Distribution des espèces par classe d'âge à Ambendrana

Les espèces les plus abondantes dans les parcelles d'Ambalavero ont été soumises à une analyse canonique des correspondances (ACC) sous contrainte de l'âge d'abandon des parcelles. L'axe 2 absorbe 14,28 % de l'inertie totale. Le long de l'axe sous contrainte (axe 1 ; 8,27 %), les classes I (0-5 ans) et II (6-10 ans) présentent une similarité floristique (Figure 5). C'est pourquoi, les classes I et II sont regroupées. Les espèces caractéristiques des recrus de la classe 0-10 ans sont les espèces pionnières caractéristiques des forêts humides telles que *Solanum mauritianum* (sp 209), *Psiadia altissima* (sp 180), *Trema orientalis* (sp 226), *Harungana madagascariensis* (sp 92), les espèces *Anthocleista amplexicaulis* (sp 11),

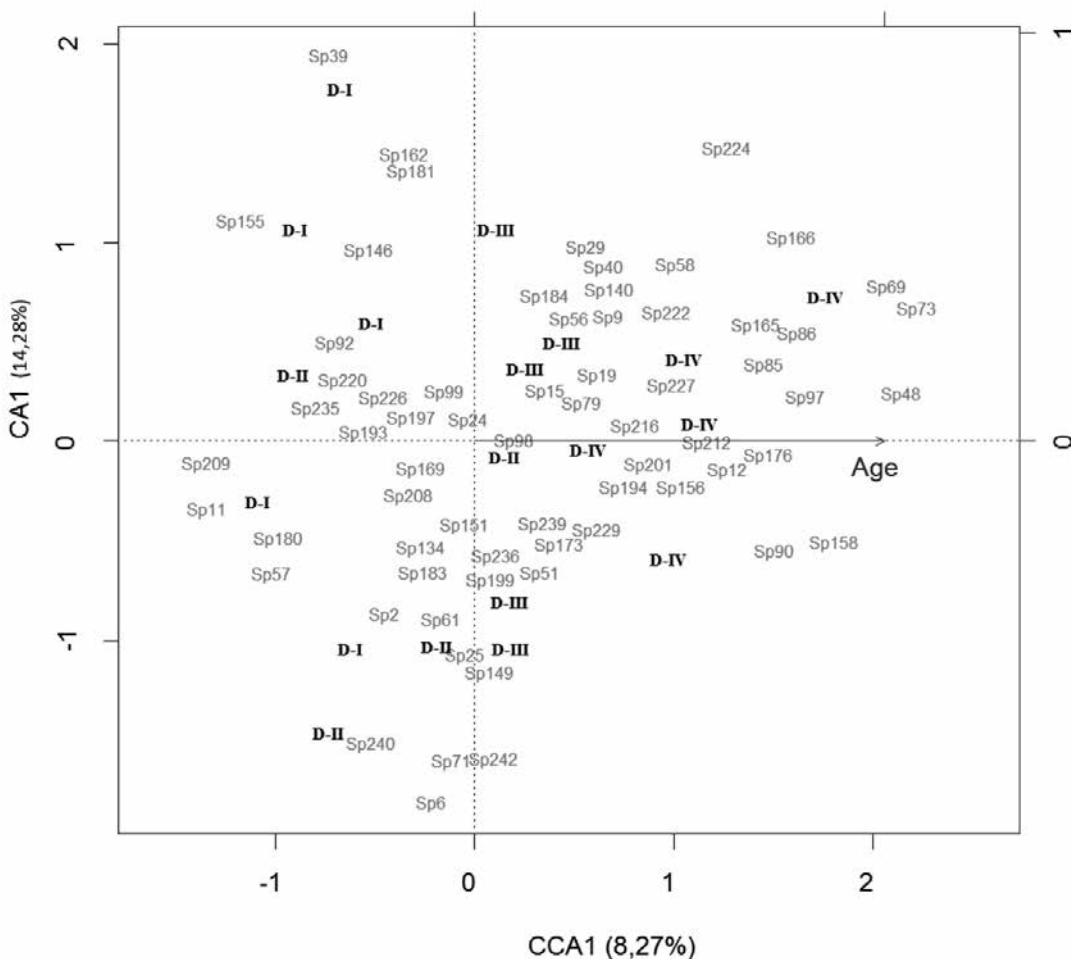


Figure 5 : Carte factorielle sous contrainte représentant les espèces et les relevés du site d'Ambendrana selon l'âge d'abandon

Dichaetanthera oblongifolia (sp 57), *Vernonia delapsa* (sp 235), *Pteridium aquilinum* (sp 193), *Saldinia axilaris* (sp 197), la liane *Smilax anceps* (sp 208), des espèces herbacées telles que *Panicum malatrichum* (sp 169), *Imperata cylindrica* (sp 99), et des espèces arbustives telles que *Carissa madagascariensis* (sp 24), *Karomia* sp. (sp 134), *Abrahamia oblongifolia* (sp 2), *Psorospermum fanerana* (sp 183) entre autres.

La classe des 11 à 20 ans est caractérisée par la présence des espèces forestières telles que *Cinnamosma fragrans* (sp 29), *Cryptocarya crassifolia* (sp 40), *Psychotria macrochlamys* (sp 184), *Dianella ensifolia* (sp 56), *Macaranga alnifolia* (sp 140), *Albizia gummifera* (sp 9), *Bremeria humblotii* (sp 19), *Aphloia théiformis* (sp 15), *Ficus politoria* (sp 79), *Schefflera longipedicellata* (sp 199), *Vernonia garnierana* (sp 236) et de la liane *Danais fragrans* (sp 51). La classe de 21-30 ans est caractérisée par *Tambourissa thouvenotii* (sp 222), *Tricalysia* sp. (sp 227), *Gaertnera macrostipula* (sp 85), *Oncostemum palmiforme* (sp 165), *Oncostemum reticulatum* (sp 166), *Gaertnera microphylla* (sp 86), *Hypoestes bojeriana* (sp 97), *Polyscias ornifolia* (sp 176), *Anthocleista madagascariensis* (sp 12), *Garcinia* sp. (sp 90), *Ocotea nervosa* (sp 158), *Dalbergia baronii* (sp 48), *Erythroxylum Firmum* (sp 73), *Dypsis* sp.1 (sp 69).

Discussion

RICHESSSE SPÉCIFIQUE DES RECRUS FORESTIERS

Après abandon de culture, la végétation se reconstitue peu à peu jusqu'à l'obtention d'un stade pseudo-climacique, une végétation dont la structure et la composition floristique s'apparente à celle de la forêt originelle. Brown & Lugo (1990) suggèrent qu'aux environs de 60 ans d'abandon, la richesse spécifique des formations secondaires est comparable avec la richesse de la forêt originelle. Dans l'intervalle du temps d'abandon des recrues forestiers étudiés (0-30 ans), le maximum d'espèces est enregistré dans les classes d'âge d'abandon entre 11 ans et 20 ans d'abandon, en l'occurrence pour Sahabe, le maximum de la richesse spécifique est de 89 espèces, pour Ambendrana, ce maximum est de 68 espèces, et pour Ambalavero, celui-ci est de 45 espèces. En se référant à l'étude de Carrière *et al.* (2007) sur la typologie des forêts à Ambendrana, les recrues forestiers de classe III d'Ambendrana, du point de vue richesse floristique, se rapprochent des forêts secondaires post culturales de crêtes ou de pentes (82-88 espèces). Par contre à Sahabe, la richesse floristique des forêts matures est comprise entre 87 et 94 espèces (Randrianarison, 2009). Floristiquement, les recrues forestiers de classe III de Sahabe peuvent aussi être considérés comme forêt mature. A Ambalavero, les recrues forestiers de 11-20 ans sont encore loin de la richesse spécifique des forêts humides de basse altitude. Toutefois, selon différents auteurs (Tran *et al.*, 2010a, 2010b et 2011 ; Ross, 1954), la richesse spécifique augmente avec l'âge d'abandon. Mais la vitesse d'apparition d'espèces diffère selon l'étage altitudinal.

Tout comme observé par Klanderud *et al.* (2010) dans les recrues forestiers de Vohimana et de ses environs, la richesse spécifique des recrues forestiers reste stable dans les recrues forestiers de moins de 10 ans d'abandon. Il n'y a donc pas de corrélation positive entre l'âge d'abandon et la richesse floristique dans ces zones, contrairement aux résultats obtenus par Tran *et al.* (2010a, 2010b, 2011) dans la forêt humide du nord-ouest du Vietnam et par Ross (1954) dans la forêt humide du Nigeria où la richesse floristique des recrues forestiers augmente avec l'âge d'abandon. La dynamique de la richesse floristique dans les recrues forestiers ne peut donc pas être généralisée.

Différents facteurs peuvent intervenir dans l'augmentation de la richesse spécifique. Picot *et al.* (2007) ainsi que Martin *et al.* (2009 et 2012) associent cette augmentation au phénomène de dispersion réalisée par les espèces animales frugivores comme les oiseaux et les chauves-souris. En effet, la rapidité de croissance de certaines espèces ou la présence d'un arbre préservé de l'abattis-brûlis assure une fonction

de perchoir pour les oiseaux, favorisant ainsi la dissémination (Carrière *et al.*, 2002 ; Martin *et al.*, 2012). Egalement, le mode de culture (Styger *et al.*, 2007 et 2009 ; Randriamalala *et al.*, 2012) et la fertilité du sol (Nakano, 1978 ; Toky & Ramakrishnan, 1983 ; Styger *et al.*, 2009) tiennent des rôles importants dans la diversité spécifique. Des répétitions de cycle court de jachère et le labourage fréquent peuvent engendrer une sévère dégradation du sol et la formation d'une végétation graminéenne, particulièrement dans les parcelles sujettes à des mises à feu fréquentes (Conklin, 1959 ; Durno *et al.*, 2007 ; Nikolic *et al.*, 2008 ; Randriamalala *et al.*, 2012).

INFLUENCE DES ESPÈCES PIONNIÈRES DANS LA RÉGÉNÉRATION DES RECRUS FORESTIERS

La régénération des forêts peut être exprimée par l'augmentation de la diversité et de la richesse spécifique. En l'occurrence, la dominance des espèces pionnières dans les recrues jeunes (0-10 ans d'abandons) inhibe l'installation d'autres espèces. Dans les sites d'étude, la dominance de certaines espèces pionnières (*Harungana madagascariensis*, *Psiadia altissima*, *Dodonaea viscosa*) engendre une diminution de la richesse spécifique. Observée dans le site de Sahabe, *Harungana madagascariensis* se développe en quasi mono-population réduisant ainsi la richesse spécifique dans les classes I, II et III. A Ambendrana et à Ambalavero où il y a co-dominance d'espèces pionnières, la richesse spécifique reste stable. Une augmentation de la richesse spécifique est notée lors du dépérissement de ces espèces pionnières qui se manifeste ainsi après 10 ans d'abandon. Toutefois, ces espèces pionnières peuvent être encore présentes après 30 ans d'abandon (Randriamalala, 2009) mais leur influence sur la régénération des autres espèces diminue. La régénération des recrues forestiers peut être ainsi retardée dans les jeunes recrues mais se poursuit normalement avec le dépérissement des espèces pionnières. En outre, Lacoste (1990) affirme que la suppression de certaines espèces pionnières dominantes présente des effets positifs pour les parcelles. La suppression précoce des pionnières les plus compétitives a pour conséquence une diminution notable et durable de la mortalité totale du peuplement. La suppression des espèces pionnières peut être rentable dans le cas où l'objectif est d'augmenter rapidement la potentialité des recrues forestiers pour les utilisations quotidiennes des riverains.

Conclusion

Après abandon de la culture, la végétation des parcelles se régénère jusqu'à un stade de végétation pseudo-climacique. La régénération consiste en l'apparition d'espèces au cours de la succession forestière. Dans d'autres pays tropicaux, la richesse floristique augmente avec l'âge d'abandon des recrues forestiers. A Madagascar, cette corrélation n'est pas forcément positive. Une généralisation de la corrélation entre la richesse floristique et l'âge d'abandon n'est pas adéquate dans les recrues forestiers. L'augmentation de la richesse floristique est liée aux facteurs du milieu et aux modes de culture des riverains.

L'installation d'autres espèces est freinée par la dominance des espèces dites pionnières dans les recrues forestiers. En comparant les recrues humides de basse et de moyenne altitude dans l'intervalle d'âge d'abandon considéré, la diversité floristique dans les recrues forestiers de basse altitude est faible par rapport aux recrues forestiers de moyenne altitude. Les recrues de basse altitude sont dominés plus particulièrement par 2 espèces (*Aframomum angustifolium* et *Cledimia hirta*) qui inhibent fortement la régénération des autres espèces par leur forte potentialité à couvrir les parcelles. Dans les recrues de moyenne altitude, une codominance des espèces pionnières et non pionnières est observée d'où une diversité floristique plus élevée par rapport à la diversité floristique des recrues de basse altitude.

Le dépérissement des espèces pionnières engendre une augmentation progressive de la richesse spécifique. Dans les recrues forestiers de basse altitude, la richesse spécifique est bien inférieure à celle des forêts matures. En effet, après le dépérissement des *Aframomum angustifolium* et *Cledimia hirta*, les

espèces pionnières *Harungana madagascariensis* et *Trema orientalis* dominent également les parcelles d'où un retard noté dans la régénération des recrus forestiers de basse altitude. Au-delà de l'intervalle d'âge d'abandon étudié (0-20 ans), une augmentation massive de la richesse floristique pourrait être observée après le dépérissement de ces espèces pionnières.

Références bibliographiques

Attwill P.M., 1994 : « The disturbance of forest ecosystems: the ecological basis for conservative management ». *Forest Ecology and Management*, 63 : p. 247-300.

Ayingweu C.L., 2003 : « Les aspects écologiques des forêts secondaires en Afrique centrale et occidentale francophone ». Communication présentée lors de l'atelier FAO/EC LNV/GTZ, *La gestion des forêts tropicales secondaires en Afrique : Réalité et perspectives*. En collaboration avec l'UICN, l'ICRAF et le CIFOR. Douala, Cameroun, 17-21 novembre 2003. [en ligne] - Disponible sur internet : <http://www.fao.org/docrep/007/j2578f/J2578F07.htm>.

Bouxin G., 2008 : « Les techniques d'analyse factorielle et d'ordination ». [en ligne] - Disponible sur internet : m.cherchez.me/search/Analyse/pdf/9.

Brown S., Lugo A.E., 1982 : « The storage and production of organic matter in tropical forests and their role in the global carbon cycle ». *Biotropica*, 14 : p. 161-187.

Brown S., Lugo A.E., 1990 : « Tropical secondary forests ». *Journal of Tropical Ecology*, 6 : p. 1-32.

Carrière S.M., Letourmy P., McKey D.B., 2002 : « Effects of remnant trees in fallows on diversity and structure of forest regrowth in a slash-and-burn agricultural system in southern Cameroon ». *Journal of Tropical Ecology*, 18 : p. 375-396.

Carrière S.M., Ratsimisetra L., Roger E., 2007 : « Le couloir forestier de Fianarantsoa : forêt « primaire » ou forêt des hommes ? », dans G. Serpantié, Rasolofoharino, S. Carrière (eds), *Transitions agraires, dynamiques écologiques et conservation : le « corridor » Ranomafana-Andingitra Madagascar*. Antananarivo : Actes du séminaire GEREM, 9-11 novembre 2006, p. 39-47.

Chazdon R.L., Letcher S.G., Van Bruegel M., Mart 'Inezramos M., Bongers F., Finegan B., 2007 : « Rates of change in tree communities of secondary Neotropical forests following major disturbances ». *Philosophical Transactions of the Royal Society Series B - Biological Sciences*, 362 : p. 273-289.

Chessel D., Benyacoub S., Doledec S., 1997 : « L'analyse canonique des correspondances. ADS in ADE-4 ». [en ligne] - Disponible sur internet : <http://pbil.univ-lyon1.fr/ADE-4/>.

Conklin H. C., 1959 : « Shifting cultivation and succession to grassland climax ». *Proceedings of the Ninth Pacific Science Congress*, 7 : p. 191-221.

Corlett R.T., 1995 : « Tropical secondary forests ». *Progress in Physical Geography*, 19 : p. 159-172.

Delang C.O., Li W.M., 2013 : *Ecological succession on fallowed shifting cultivation fields*. Heidelberg : Springer, 137 p.

Durno J. L., Deetes T., Rajchprasit J. 2007 : « Natural forest regeneration from an *Imperata* Fallow », dans M. Cairns (ed.), *Voices from the Forest: Integrating Indigenous Knowledge into Sustainable Upland Farming.*, Washington DC: Resources for the Future, p. 122-136.

FAO, 2010 : *Evaluación de los recursos forestales mundiales 2010. Informe nacional México*. FRA2010/132, Roma : FAO, 98 p.

- Finegan B., 1996 : « Patterns and process in Neotropical secondary rain forests : the first 100 years of succession ». *Trends in Ecology and Evolution*, 11 : p. 119-124.
- Gade D.W., 1996 : « Deforestation and its effects in highland Madagascar ». *Mountain Research and Development*, 16(2) : p. 101-116.
- Gomez-Pompa A., Yanes-Vasquez C., 1974 : « Studies on the secondary succession of tropical lowlands: the live cycle of the secondary species », dans A.J. Cave, H. Iwaki, S.C. Pandeya, G.F. Weetman, J.F. Franklin, C.O. Tam, G.E. Likens, F.H. Bormann, J.H.A. Boerboom, R. Freson, G. Goffinet, F. Malaisse (eds), *Proceedings of the First International Congress of Ecology*. The Hague, p. 336-342.
- Guariguata M.R., Ostertag R., 2001 : « Neotropical secondary succession: changes in structural and functional characteristics ». *Forest Ecology and Management*, 148 : p. 185-206.
- Horn H.S., 1966 : « Measurement of «overlap» in comparative ecological studies ». *American Naturalist*, 100 : p. 419-424.
- Humbert H., Cours-Darne G., 1965 : *Notice de la carte de Madagascar. Carte Internationale du Tapis Végétal et des Conditions Ecologiques à 1/1.000.000è Cnrs/Orstom*. Extrait des travaux de la Section Scientifique et Technique de l'Institut Français de Pondichéry n° 6, 82 p. + 3 cartes.
- Klanderud K., Mbolatiana H.Z.H., Vololomboahangy M.N., Radimbison M.A, Roger E., Totland O., Rajeriarison Ch., 2010 : « Recovery of plant species richness and composition after slash-and-burn agriculture in a tropical rainforest in Madagascar ». *Biodivers. Conserv.*, 19 : p. 187-204.
- Lacoste J.-F., 1990 : *Effets de la suppression d'arbres pionniers sur l'évolution d'un jeune recru forestier Guyanais*. Doctorat, Université de Paris-Sud, centre d'Orsay Paris (France), 144 p.
- Marcus R.R., 2001 : « Seeing the forest for the trees: integrated conservation and development projects and local perceptions of conservation in Madagascar ». *Human Ecology*, 29(4) : p. 381-397.
- Martin E.A., Ratsimisetra L., Laloë F., Carrière S.M., 2009 : « Conservation value for birds of traditionally managed isolated trees in an agricultural landscape of Madagascar ». *Biodivers. Conserv.*, 18 : p. 2719-2742.
- Martin E.A., Viano M., Ratsimisetra L., Laloë F., Carrière S.M., 2012 : « Maintenance of bird functional diversity in a traditional agroecosystem of Madagascar ». *Agric. Ecosyst. Environ.*, 149 : p. 1-9.
- Moreau S., 2007 : « Du cercle vicieux de la pauvreté et de la déforestation : une analyse critique à la lumière des dynamiques sociales de la déforestation constatées dans le sud-est du Betsileo ». Communication présentée lors du colloque, *Dynamiques rurales à Madagascar : perspectives sociales, économiques et démographiques*. Antananarivo (Madagascar) : Institut National de la Statistique (INSTAT), cellule du Réseau des Observatoires Ruraux de l'EPP/PADR, l'Institut de Recherche pour le Développement (IRD) et le GIE DIAL, le 23-24 avril 2007, 3 p.
- Nakano K., 1978 : « An ecological study of swidden agriculture at a village in Northern Thailand ». *Southeast Asian Stud.*, 16 : p. 411-445.
- Nikolic N., Schultze-Kraft R., Nikolic M., Böcker R., Holz I., 2008. « Land Degradation on Barren Hills: A Case Study in Northeast Vietnam ». *Environmental Management*, 42 : p. 19-36.
- Oxby C., Boerboom J.H.A., 1985 : « Alternatives and improvements to shifting cultivation on the east coast of Madagascar ». *Changes in shifting cultivation in Africa*, 50(1) : p. 109-139.

- Picot M.M., Jenkins R.K.B., Ramilijaona O., Racey P.A., Carrière S.M., 2007 : « The role of the feeding ecology of *Eidolon dupreanum* pteropodidae in Eastern Madagascar ». *Afr. J. Ecol.*, 45 : p. 645-650.
- Randriamalala R.J., 2009 : *Influence des pratiques agricoles et du milieu sur les dynamiques forestières post-culturelles dans le corridor Ranomafana-Andringitra*. Doctorat ESSA, Université d'Antananarivo (Madagascar), 207 p.
- Randriamalala R.J., Hervé D., Randriamboavonjy J-C., Carrière S.M., 2012 : « Effects of tillage regime, cropping duration and fallow age on diversity and structure of secondary vegetation in Madagascar ». *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 155 : p. 182-193.
- Randrianarison A., 2009 : *Dynamique des écosystèmes forestiers en contact avec les savanes dans le corridor forestier de Fianarantsoa. (Sahabe-Ambohimahamasina)*. DEA Ecologie Végétale, Département de Biologie et Ecologie Végétales, Université d'Antananarivo (Madagascar). Programme MEM (IRD/Université de Fianarantsoa), 70 p. + annexes.
- Ravoavy L.N., Messerli P., 2001 : « La culture sans brûlis, une possibilité d'alternative au tavy ? Résultats des essais effectués dans la région de Beforona-Cote Est », dans S. Razanaka, M. Grouzis, P. Milleville, B. Moizo, C. Aubry (eds.), *Sociétés paysannes, transitions agraires et dynamiques écologiques dans le sud-ouest de Madagascar*. Antananarivo : Actes de l'atelier CNRE/IRD, 8-10/11/1999 : p. 293-304.
- Ross R., 1954 : « Ecological studies on the rain forest of southern Nigeria. III. Secondary succession in the Shasha reserve ». *Journal of Ecology*, 42(2) : p. 259-282.
- Serpantié G., Rakotonirina A., Carrière S., Rakotondramanana M., Ramarorazana B., 2007 : « Origines climatiques et humaine des couloirs forestiers », dans G. Serpantié, Rasolofoharinoro, S. Carrière (eds), *Transitions agraires, dynamiques écologiques et conservation : le «corridor» Ranomafana-Andringitra Madagascar*. Antananarivo : Actes du séminaire GEREM, 9-11 novembre 2006, p. 47-56.
- Skole D., Tucker C., 1993 : « Tropical deforestation and habitat fragmentation in the Amazon: satellite data from 1978 to 1988 ». *Science*, 260 (5116) : p. 1905-1910.
- Styger E., Fernandes E.C.M., Rakotondramasy H.M., Rajaobelinirina E., 2009 : « Degrading uplands in the rainforest region of Madagascar : fallow biomass, nutrient stocks, and nutrient availability ». *Agroforest Syst.*, 77 : p. 107-122.
- Styger E., Rakotondramasy H.M., Pfeiffer M.J., Fernandes E.C.M., Bates D.M., 2007 : « Influence of slash-and-burn farming practices on fallow succession and land degradation in the rainforest region of Madagascar ». *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 119 : p. 257-269.
- Toky O.P., Ramakrishnan P.S., 1983 : « Secondary succession following slash and burn agriculture in Northeastern India. II. Nutrient cycling ». *Journal of Ecology*, 71 : p. 747-757.
- Tran P., Marincioni F., Shaw R., 2010a : « Catastrophic flood and forest cover change in the Huong river basin, central Viet Nam: a gap between common perceptions and facts ». *J. Environ. Manag.*, 91(11) : p. 2186-2200.
- Tran V.D., Osawa A., Nguyen T.T., 2010b : « Recovery process of a mountain forest after shifting cultivation in Northwestern Vietnam ». *Ecol Manag.*, 259 : p. 1650-1659.
- Tran V.D., Osawa A., Nguyen T.T., Nguyen B.V., Bui T.H., Cam Q.K., Le T.T., Diep X.T., 2011 : « Population changes of early successional forest species after shifting cultivation in Northwestern Vietnam ». *New Forest*, 41 : p. 247-262.

FSP PARRUR - Partenariat et Recherche dans le secteur RURAal



Transitions agraires

au sud de Madagascar



Résilience et viabilité deux facettes de la conservation

Editeurs scientifiques

**Dominique Hervé, Samuel Razanaka, Solofo Rakotondraompiana,
Fontaine Rafamantanantsoa, Stéphanie Carrière**



Institut de recherche
pour le développement



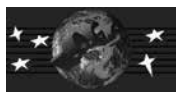
Transitions agraires au sud de Madagascar. Résilience et viabilité, deux facettes de la conservation

Editeurs scientifiques

**Dominique Hervé, Samuel Razanaka, Solofo Rakotondraompiana,
Fontaine Rafamantanantsoa, Stéphanie Carrière**

**Actes du séminaire de synthèse du projet FPPSM :
«Forêts, Parcs, Pauvreté au Sud de Madagascar»
Antananarivo, 10-11 juin 2013**

Antananarivo 2015



Mise au point des manuscrits et mise aux normes de la collection PARRUR

Noly Razanajaonarijery

Traduction des titres, résumés et mots clés en anglais

Domoina Rakotomalala

Conception de la couverture

François Adoré Razafilahy, MYE

Auteurs des photos de couverture

En recto de couverture, photo de Stéphanie Carrière

En dos de couverture, photo de Dominique Hervé

Référence de l'ouvrage pour citation

Hervé D., Razanaka S., Rakotondraompiana S., Rafamantanantsoa F., Carrière S. (eds.), 2015. Transitions agraires au sud de Madagascar. Résilience et viabilité, deux facettes de la conservation. Actes du séminaire de synthèse du projet FPPSM «Forêts, Parcs, Pauvreté au sud de Madagascar», 10-11/06/2013, Antananarivo, IRD-SCAC/PARRUR, Ed. MYE, 366 p.