

Chapitre 6. Structure et composition floristique de la forêt sur faciès karstique de Beanka, Région Melaky, Ouest de Madagascar

Brice F. L. Rakotozafy^{1,2}, Riambola M. Hanitrarivo^{1,2}, Patrick Ranirison², Jacques A. Tahinarivony^{1,2}, Roger Edmond¹ & Laurent Gautier³

¹Université d'Antananarivo, Faculté des Sciences, Département de Biologie et Ecologie Végétales, BP 906, Antananarivo 101, Madagascar
E-mail : bricefunklee@yahoo.fr, tiavoahary@gmail.com, rogeredmond1@yahoo.fr

²Association Famelona, BP 3972, Antananarivo 101, Madagascar
E-mail : patrick.ranirison@gmail.com, andonahary@yahoo.fr

³Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève et Laboratoire de systématique et biodiversité de l'Université de Genève, C.P. 60, CH-1292 Chambésy, Suisse
E-mail : laurent.gautier@ville-ge.ch

Résumé

La forêt de Beanka se trouve sur le prolongement nord du Bemaraha dans l'Ouest de Madagascar et abrite également une végétation sur calcaires érodés. Très mal connue, elle s'en distingue physionomiquement par une couverture forestière plus fermée. De 2011 à 2012, des travaux botaniques approfondis ont été menés. Le présent article est axé à la caractérisation des groupes floristiques et structuraux de la forêt de Beanka et se base sur 46 relevés. Les différents paramètres floristiques et structuraux ont été traités et analysés pour caractériser les différents groupements floristiques et structuraux, en faisant appel à la méthode de Classification Ascendante Hiérarchique (CAH). On dénombre 585 espèces et morpho-espèces appartenant à 279 genres et 94 familles dans les relevés. Les familles les plus représentées sont les Fabaceae, les Euphorbiaceae et les Rubiaceae. Les types biologiques les plus rencontrés sont les phanérophytes, puis les lianes. Cinq groupes floristiques et trois groupes structuraux ont été identifiés. Les trois groupes structuraux ont été considérés comme des faciès des groupes floristiques. Les groupes floristiques de Beanka présentent une affinité significative avec les groupes écologiques rencontrés au Bemaraha, tandis que les groupes structuraux présentent plus de similarité

avec les groupes écologiques de l'Ankarana, situé beaucoup plus au nord.

Mots clés : Madagascar, Beanka, végétation, floristique, structure, calcaire

Extended abstract

The Beanka Forest is located just north of the Bemaraha Massif in central western Madagascar. Like Bemaraha, the Beanka Forest has distinct vegetation occurring on exposed and eroded limestone (*tsingy*), but it differs physiognomically by a denser forest cover. Until recently, the Beanka Forest has been under prospected from a floristic perspective. In 2011 and 2012, joint fieldwork has been conducted to document the site's biodiversity. This current contribution addresses the floristic and structural characterization of the forest vegetation types. It is based on 46 linear transects that have been classified separately according to floristic composition and vegetation structure, using the Hierarchical Ascending Classification method. In total, 585 species belonging to 279 genera and 94 families of vascular plants have been recorded during the course of these transects, which in turn have also significantly contributed to the floristic checklist presented elsewhere in this monograph.

In the context of the transects, the most species rich families were Fabaceae, Euphorbiaceae, and Rubiaceae. The most frequent biological types were phanerophytes and lianas. All main biological adaptations associated with climatic aridity have been recorded in Beanka, including leaf shedding, swollen bases in lianas and trees, sclerophylly, microphylly, pubescence, crassulescency, and reviviscence. On the basis of the transects, five floristic groups were identified: A) dominated by *Cynometra abrahamii* and *Rinorea arborea*; B) dominated by *Breonia perrieri* and *Dalbergia purpurescens*; C) dominated by *Pandanus tsingycola*; D) dominated by *Poupatia silvatica* and *Commiphora pterocarpa*; and E) dominated by *Pandanus flagellibracteatus* and *Omphalea occidentalis*. In addition, three structural groups could be recognized: 1) multistrata forest with closed canopy and high emergent cover; 2) multistrata forest with moderately open canopy and

low emergent cover; and 3) multistrata forest with open discontinuous canopy.

The structural groups have been used to define subgroups among the floristic groups. And the following combinations occur: A1, A2, B1, B2, C1, C2, D2, D3, E1, E2, and E3. Floristic groups of the Beanka Forest show affinities with the ecological groups of the nearby Bemaraha and structural groups show more affinities with the ecological groups of Ankarana, another *tsingy* area located at the north end of the island.

Key words: Madagascar, Beanka, vegetation, floristics, structure, limestone

Introduction

La partie occidentale de Madagascar présente un intérêt scientifique important que ce soit au niveau écologique, floristique, faunique et archéologique. Une partie du paysage écologique de cette région est caractérisée par un substrat calcaire fortement érodé appelé *tsingy* (Rasoloarison & Paquier, 2003). Elle abrite une biodiversité propre, avec un endémisme, qui, bien qu'étant aussi élevé qu'ailleurs à Madagascar est souvent constitué d'organismes propres à ce substrat.

De nombreux travaux ont été effectués pour connaître et pour faire connaître ces paysages exceptionnels de Madagascar, que ce soit au sud, du côté du Bemaraha (Leandri, 1936 ; Rabarison, 1993, 2000 ; Rasoloarison, 1994 ; Randrianarivelo, 1995, 2003) ou au nord, du côté de l'Ankarana (Radofilao, 1977 ; Bardot-Vaucoulon, 1991). Cependant, certaines zones n'ont pas encore été explorées et n'ont pas fait l'objet d'étude scientifique détaillée. C'est le cas de la forêt sur faciès karstique de Beanka, située au nord du Parc National du Bemaraha. Une récente étude faunique a permis d'y découvrir une nouvelle espèce d'oiseau : *Mentocrex beankaensis* (Goodman *et al.*, 2011), ainsi que des nouvelles espèces de mollusques, notamment *Ampelita beanka*, *A. andriamamonjyi*, *Conulinus randalanai* et *Tropidophora humbug* (Griffiths & Herbert, 2013). Parallèlement, une courte prospection botanique de dix jours de la forêt par le Missouri Botanical Garden en 2009 a permis d'y découvrir une nouvelle espèce d'*Aloe* pour la science : *A. beankaensis* (Letsara *et al.*, 2011). Parmi les six espèces de *Coffea* sauvages rencontrées à Beanka, deux pourraient également être nouvelles pour la science (Andriamiharivo *et al.*, 2010). Une nouvelle aire protégée est en passe d'y être créée sous l'impulsion

d'un organisme non gouvernemental : Biodiversity Conservation Madagascar, actif dans la région depuis 2007.

Au vu de l'importance de cette zone, en relation avec le développement de la conservation et la gestion des richesses naturelles à Madagascar, une étude plus détaillée a été réalisée, dont la partie botanique a été prise en charge par les Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève en partenariat avec le Département de Biologie et Ecologie Végétales de l'Université d'Antananarivo et l'Association Famelona. L'objectif global est d'étudier la structure et la composition floristique de la forêt de Beanka en vue de rassembler des arguments utiles pour l'obtention d'un statut légal définitif de sa protection. Les objectifs spécifiques de cette contribution sont de caractériser les forêts de Beanka par une analyse des groupements structuraux et floristiques en référence aux autres formations karstiques de Madagascar. Les questions scientifiques auxquelles ce travail se propose de répondre sont donc :

- 1) La variabilité des conditions écologiques, et en particulier la nature du substrat, ont-elles une influence sur la structure et la composition floristique de la végétation ?
- 2) Y a-t-il des affinités avec la végétation rencontrée sur les autres formations karstiques de Madagascar ?

Milieu d'étude

Administrativement, la forêt de Beanka se trouve dans la commune rurale de Belitsaky, District de Maintirano, Région Melaky. Elle est traversée par la Route Nationale 1b à 335 km de Tsiroanomandidy et à 75 km de Maintirano. Géographiquement, cette zone très allongée selon un axe nord-sud est située entre 44°27' et 44°34' E et 17°44' et 18°06' S. S'étalant sur une surface de 17 000 ha, elle constitue un prolongement vers le nord de la zone du Bemaraha.

Cette forêt s'est développée sur un massif karstique formé de calcaire datant du Crétacé (Rasoloarison & Paquier, 2003). Leur pureté et leur très faible porosité ont entraîné une dissolution superficielle des roches, créant et élargissant des fissures et des interstices, donnant naissance à des formes assez particulières appelées *tsingy* en malgache (Rossi, 1978) (Figure 6-1). Le sol est souvent inexistant, laissant largement voir la roche parfois sur de grandes étendues. Il s'accumule en revanche dans les failles et les dépressions. Il y est

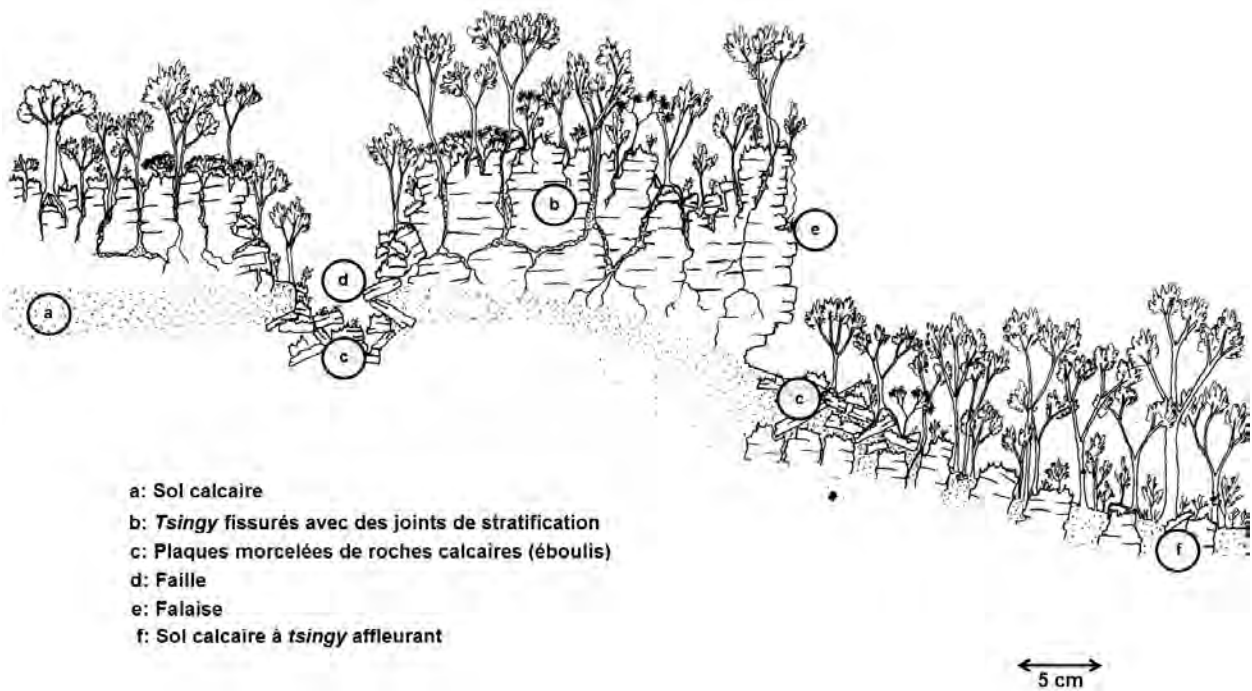


Figure 6-1. Représentation schématique d'un profil forestier sur calcaire de la région de Beanka (Brice Rakotozafy, 2013).

surtout de type ferrugineux calcaire, argileux (moins sableux que les sols qui se développent sur d'autres types de roche), avec un degré de latéritisation très faible, voire même nul (Riquier, 1959).

Le climat de la région est de type sec, entre les types S1c et S3b (Cornet, 1974), ce qui se caractérise par une saison sèche de huit mois, un déficit hydrique cumulé entre 400 et 700 mm et une température moyenne minimale du mois le plus froid entre 16 et 18 °C. Vu l'absence de données météorologiques spécifiques pour Beanka, les données météorologiques présentées (Figure 6-2) proviennent de Maintirano qui est la station la plus proche. Les précipitations moyennes annuelles y sont de 1032 mm. L'essentiel des pluies tombe entre les mois de décembre et de mars avec un maximum en janvier où la moyenne mensuelle atteint 306 mm. La période la plus sèche se rencontre de mai à octobre (Figure 6-3). La température moyenne annuelle est de 25 °C. La moyenne des maxima est de 31 °C, tandis que la moyenne des minima est de 21 °C. Le mois de juillet est le plus frais avec une température moyenne de 18 °C. Le mois de février est le plus chaud avec une température moyenne de 23,5 °C (Figure 6-4).

Du point de vue floristique, la forêt de Beanka fait partie du secteur Ouest moyen du Domaine de l'Ouest, dans la Région Occidentale, série à

Dalbergia, *Commiphora*, *Hildegardia* (Humbert, 1955). Faramalala (1988) la classe dans la zone écofloristique occidentale de basse altitude. La végétation de la région est constituée généralement de forêts denses sèches caducifoliées (Moat & Smith, 2007) et de forêts tropicales sur substrat calcaire, entrecoupées d'étendues à dominance herbacées improprement appelées savanes (Randrianarivelo, 1995). Ces prairies secondaires, pauvres en espèces, se sont vraisemblablement substituées à des forêts denses sèches caducifoliées sous la pression de la déforestation et du feu. Elles se rencontrent essentiellement en dehors du massif karstique, mais peuvent également être incluses à la faveur d'intrusions gréseuses. Il ne fait aucun doute que la nature rocheuse du substrat du massif calcaire joue un rôle prépondérant dans le maintien de la forêt, le protégeant de l'agriculture comme du développement d'une strate herbacée propice à la propagation des feux.

Méthodes

Acquisition des données

L'échantillonnage a été réalisé dans quatre sites d'étude. Des relevés linéaires ont été disposés en zone forestière sur calcaire en s'efforçant d'embrasser le plus large éventail de conditions

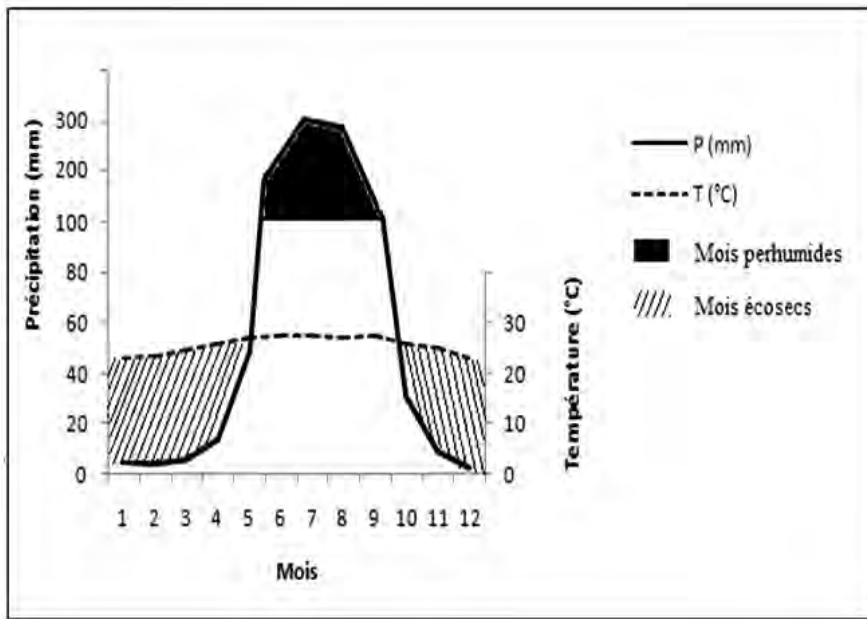


Figure 6-2. Diagramme ombrothermique de Maintirano (données climatiques de 1960 à 1990). (Service de la Météorologie, Ampandrianomby.)

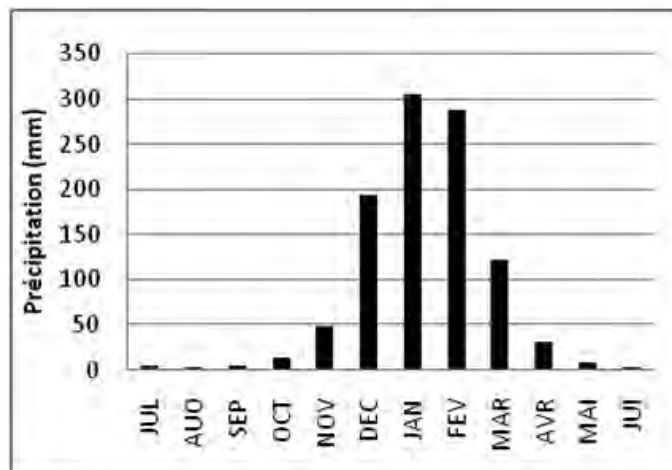


Figure 6-3. Précipitations moyennes mensuelles de Maintirano. (Service de la Météorologie, Ampandrianomby.)

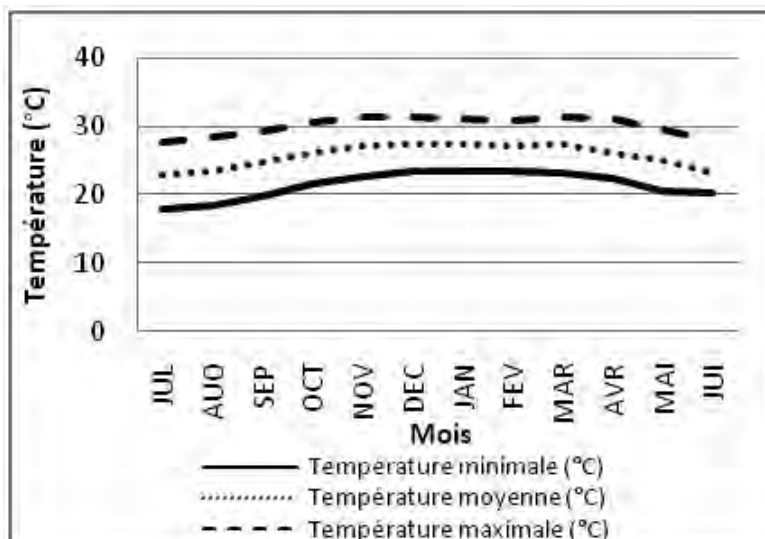


Figure 6-4. Températures mensuelles de Maintirano. (Service de la Météorologie, Ampandrianomby.)

écologiques. Les caractéristiques stationnelles de chaque relevé sont données dans le Tableau 6-1. Les zones de relevés ont été choisies selon des critères d'homogénéité floristique et physiologique, et d'homogénéité des facteurs écologiques apparents. La méthode de relevé adoptée est celle des relevés linéaires proposée par Gautier *et al.* (1994). Elle

consiste à noter tous les deux mètres le long d'une ligne de 100 m les espèces et leur(s) hauteur(s) pour chaque points de contacts des individus avec un jalon gradué placé verticalement. Un spécimen de chaque espèce est ensuite récolté pour une détermination ultérieure plus fine. Cette méthode a été couplée avec la méthode des placeaux de Braun-Blanquet

Tableau 6-1. Caractéristiques stationnelles des relevés.

Relevé	Orientation des relevés (°)	Pente (°)	Orientation de la pente	Latitude (°)	Longitude (°)	Altitude (m)	Situation topographique	Substrat	Affleurement de <i>tsingy</i> (%)
B001	340	0	Plateau	-18,0634	44,5276	315	Mi-versant	Sol	0
B002	260	5	Sud-ouest	-18,0619	44,5320	339	Mi-versant	Lapiez	100
B003	270	0	Plateau	-17,8901	44,4749	176	Bas-fond	Sol	0
B004	180	15	Est	-17,8847	44,4722	174	Mi-versant	Sol et <i>tsingy</i>	24
B005	300	10	Ouest	-17,8989	44,4716	200	Haut-versant	Sol et <i>tsingy</i>	6
B006	50	5	Nord-ouest	-17,9019	44,4906	330	Crête	Lapiez	100
B007	200	10	Ouest	-17,8886	44,4827	205	Mi-versant	Lapiez	100
B008	300	15	Nord-ouest	-17,8812	44,4851	255	Mi-versant	Lapiez	100
B009	330	5	Ouest	-17,8812	44,4882	262	Haut-versant	Lapiez	100
B010	320	0	Plateau	-17,8723	44,4883	278	Haut de falaise	Lapiez	100
B011	330	10	Ouest	-17,8941	44,4879	284	Bas-versant	Lapiez	100
B012	60	5	Nord-est	-17,8868	44,4910	275	Haut-versant	Lapiez	100
B013	130	5	Ouest	-17,9403	44,4735	221	Bas versant	Lapiez	100
B014	270	0	Plateau	-17,9418	44,4738	239	Mi-versant	Sol et <i>tsingy</i>	10
B015	220	10	Ouest	-17,9275	44,4794	282	Haut-versant	Eboulis	100
B016	220	10	Sud-ouest	-17,9314	44,4869	272	Haut-versant	Sol	0
B017	30	3	Est	-17,9139	44,4998	433	Haut de falaise	Lapiez	100
B018	280	5	Sud-ouest	-17,9233	44,4865	295	Crête	Lapiez	100
B019	30	10	Nord	-17,9152	44,4788	256	Mi-versant	Lapiez	100
B020	330	5	Ouest	-17,9101	44,4796	222	Bas-versant	Lapiez	100
B021	190	5	Sud-ouest	-17,9491	44,4804	254	Mi-versant	Eboulis	100
B022	340	5	Nord	-17,9407	44,4715	206	Bas-versant	Sol	0
B023	160	3	Plateau	-18,0614	44,5201	296	Mi-versant	Sol et <i>tsingy</i>	2
B024	50	5	Est	-18,0630	44,5197	297	Mi-versant	Lapiez	100
B025	38	30	Sud-est	-18,0722	44,5235	246	Bas-versant	Sol et <i>tsingy</i>	14
B026	210	15	Sud-ouest	-18,0555	44,5385	430	Bas-versant	Sol et <i>tsingy</i>	12
B027	350	20	Sud	-18,0689	44,5306	307	Haut-versant	Lapiez	100
B028	120	5	Sud	-18,0599	44,5276	426	Haut de falaise	Lapiez	100
B029	70	15	Ouest	-18,0582	44,5149	337	Bas-versant	Sol et <i>tsingy</i>	18
B030	30	5	Sud-ouest	-18,0516	44,5190	434	Haut-versant	Lapiez	100
B031	240	5	Sud ouest	-18,0475	44,5260	492	Haut-versant	Sol	0
B032	55	5	Sud-est	-18,0149	44,5073	302	Bas-versant	Sol et <i>tsingy</i>	10
B033	290	0	Plateau	-18,0213	44,5127	273	Bas-fond	Sol	0
B034a	180	10	Nord-ouest	-18,0260	44,5075	306	Bas-versant	Eboulis	100
B034b	90	5	Nord-ouest	-18,0261	44,5069	296	Bas-versant	Lapiez	100
B035	120	18	Nord-ouest	-18,0115	44,5031	319	Haut-versant	Sol et <i>tsingy</i>	12
B036	350	20	Ouest	-18,0079	44,5031	313	Mi-versant	Lapiez	100
B037	100	0	Plateau	-18,1173	44,5011	287	Bas-fond	Lapiez	100
B038	300	20	Nord	-17,9980	44,4986	315	Mi-versant	Eboulis	100
B039	150	25	Nord-ouest	-17,9967	44,4950	219	Bas-versant	Lapiez	100
B040	150	10	Ouest	-18,0146	44,4989	255	Bas-versant	Lapiez	100
B041	300	5	Ouest	-18,0026	44,5061	399	Mi-versant	Eboulis	100
B042	90	15	Nord-ouest	-18,0022	44,5026	358	Haut-versant	Sol et <i>tsingy</i>	2
B043	210	35	Sud-ouest	-18,0452	44,5032	259	Bas-versant	Lapiez	100
B044	150	20	Nord-ouest	-18,0411	44,5131	422	Haut-versant	Lapiez	100
B045	250	30	Ouest	-18,0345	44,5081	317	Bas-versant	Lapiez	100

(1965) dans laquelle la hauteur totale, la hauteur du fut et le DHP (Diamètre à Hauteur de Poitrine) de tous les arbres de DHP ≥ 10 cm ont été mesurés dans des placeaux représentant une surface totale de 0,1 ha que nous avons choisi d'aligner sur le relevé linéaire. Par ailleurs, des échantillons fertiles ont été récoltés pendant la prospection et les relevés afin d'établir un inventaire floristique global qui fait l'objet d'un autre chapitre dans ce volume. Les déterminations ont été vérifiées dans l'herbier du Département des Recherches Forestières et Piscicoles du FOFIFA (TEF). La nomenclature des plantes suit le *Catalogue of the Vascular Plants of Madagascar* (Madagascar Catalogue, 2013)

Analyses des données

Les paramètres issus des données brutes des différents relevés ont été soumis à deux Classifications Ascendantes Hiérarchiques (CAH), l'une basée sur les données structurales, l'autre sur les données floristiques dans lesquelles les relevés ont été comparés deux à deux par le calcul de la distance euclidienne, puis présentés dans un dendrogramme. Le logiciel R-2.15.2 est celui utilisé dans cette étude.

Analyse des données structurales

Les paramètres issus des données structurales sont les suivantes :

- Densité linéaire : nombres d'individus recensés sur la ligne de relevé,
- Longueur de la ligne reliant les hauteurs maximales (LHmax),
- Rugosité de la canopée (rapport entre la ligne reliant les hauteurs maximales de contact en chaque point et la longueur du relevé), a été calculée (Gautier *et al.*, 1994),
- Surface terrière,
- Biovolume,
- Nombre d'individus par classe de diamètre,
- Taux de recouvrement par intervalle de hauteur (IDH) définis par Emberger *et al.* (1968) : 0 à 2 m, 2 à 4 m, 4 à 8 m, 8 à 16 m, 16 à 32 m et > 32 m,
- Ecart type entre les hauteurs totales (issues du relevé de surface),
- Hauteur moyenne du contact le plus élevé,
- Nombre de point de lecture et
- Rapport entre le nombre d'individus et le nombre de point de lecture.

Avant de procéder à la CAH proprement dite, les paramètres structuraux les plus pertinents pour la CAH ont été choisis par une analyse d'autocorrélation suivie d'une élimination des paramètres redondants. Les paramètres restants sont ensuite présentés sur un biplot d'analyse en composantes principales (ACP) avec les groupes structuraux afin de faciliter l'explication des paramètres qui caractérisent chaque groupe.

Pour la caractérisation des groupes basée sur les données structurales, le profil structural de chaque unité de végétation qui compose chaque groupe a été établi et les paramètres suivants ont été considérés pour chaque groupe structural :

- Rugosité de la canopée,
- Taux de recouvrement de la végétation à chacun des Intervalles de Hauteur,
- Densité linéaire globale,
- Densité à l'hectare des individus exploitables (diamètre ≥ 10 cm),
- Surface terrière et
- Biovolume global.

Analyse des données floristiques

Les groupes floristiques ont été déterminés par la CAH en se basant sur l'indice de similarité de Horn, calculé entre les relevés pris deux à deux. Selon la présence et l'abondance d'une espèce dans les relevés du groupe, les espèces à valeur indicatrices supérieure à 25 % sont déterminées (Dufrêne & Legendre, 1997). Les espèces qui ont de fortes valeurs indicatrices sont appelées espèces caractéristiques et donnent leur nom au groupe.

Les paramètres suivants ont été ensuite utilisés pour la description de chaque groupe floristique :

- Abondance et fréquence spécifique,
- Spectre biologique,
- Indice de diversité alpha (moyennes des nombres d'espèces d'une communauté végétale), gamma (richesse spécifique d'une communauté),
- Indice de diversité H' de Shannon et
- Indice de Régularité R de Piélu.

Pour la comparaison avec les autres formations karstiques de Madagascar, nous nous sommes basés sur la présence/absence des espèces et avons utilisé le coefficient de similarité de Sørensen.

Résultats

Caractéristiques floristiques

Caractéristiques floristiques globales

Richesse et diversité floristique

Sur l'ensemble des 46 relevés, 585 espèces et morpho-espèces ont été recensées, appartenant à 279 genres et 94 familles (Tableau 6-2). Les groupes taxonomiques les plus représentés sont les dicotylédones avec un pourcentage de 91 %. Les monocotylédones représentent 6 % des espèces et les ptéridophytes 3 %. Les 10 familles les plus diversifiées au niveau spécifique sont présentées dans la Figure 6-5.

L'indice de diversité H' de Shannon varie peu pour chaque relevé (Tableau 6-3). Les valeurs les plus faibles se trouvent dans les relevés B040 et B009 avec respectivement $H' = 1,97$ et $H' = 2,6$. Ces relevés ont également des indices d'équitabilité bas avec respectivement $R = 0,54$ et $R = 0,72$. Ces relevés sont composés d'une trentaine d'espèces en moyenne et sont dominés par une seule espèce qui est *Pandanus tsingycola*. Pour les autres relevés, les espèces sont équi-réparties entre elles, la valeur de l'indice H' varie entre 3 et 4, et R entre 0,8 et 0,9 et l'on y compte une soixantaine d'espèces.

Spectre biologique des espèces

Tous les types biologiques définis par Raunkiaer (1905) sont présents dans la forêt de Beanka (Figure 6-6). Il y a une forte dominance des phanérophytes représentant 81,6 % des espèces. Les lianes abondent, avec 10,7 % des espèces, principalement des Apocynaceae, et quelques taxons comme *Salacia madagascariensis*, *Cissus* spp., *Cyphostemma* spp., *Adenia* spp., *Combretum coccineum*, *Entada rheedii*, etc. Derrière les lianes se placent les chaméphytes avec un pourcentage de 4,8 %. Elles sont représentées surtout par les fougères. Les épiphytes tiennent 1,3 % des espèces avec la famille des Orchidaceae et quelques fougères. Les espèces hémicryptophytes et géophytes sont très faiblement représentées. *Dioscorea* sp., *Tacca pinnatifida* et *Amorphophallus antsingyensis* sont des exemples de géophytes.

Caractères biologiques

Les principales adaptations rencontrées d'ordinaire dans les forêts sèches ont été retrouvées dans la forêt de Beanka. L'aridité climatique associée à l'aridité édaphique consécutive au substrat calcaire induisent : la caducité des feuilles, le développement

Tableau 6-2. Richesse floristique de la forêt de Beanka.

Taxons	Nombre de familles	Nombre de genres	Nombre d'espèces et morpho-espèces
Dicotyledones	68	245	533
Monocotyledones	16	20	35
Pteridophytes	10	14	17
Total	94	279	585

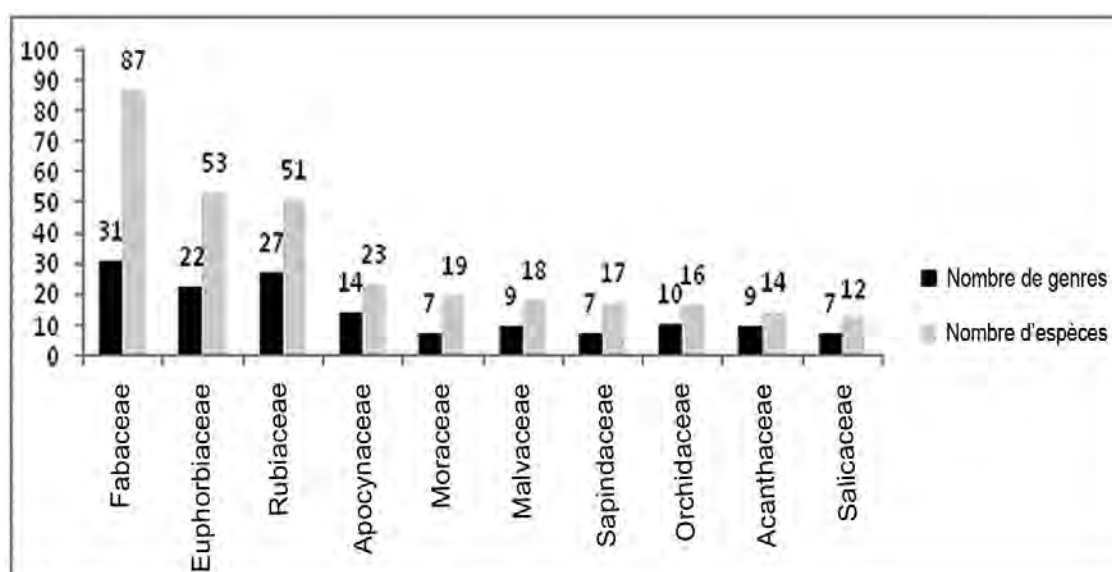


Figure 6-5. Richesses spécifique et générique des familles les plus diversifiées dans les relevés en forêt de Beanka.

Tableau 6-3. Richesse floristique et diversité floristique de la forêt de Beanka.

Relevé	Nombre d'espèces	Densité linéaire pour 100 m	Indice de diversité de Shannon	Indice de régularité R
B001	70	165	3,67	0,87
B002	45	98	3,48	0,95
B003	53	84	3,76	0,95
B004	100	194	4,07	0,89
B005	105	168	4,51	0,96
B006	63	116	3,84	0,92
B007	57	141	3,71	0,92
B008	70	146	4,01	0,94
B009	27	74	2,60	0,76
B010	76	148	3,76	0,87
B011	76	142	4,03	0,94
B012	62	131	3,76	0,90
B013	69	118	3,96	0,93
B014	60	167	3,45	0,85
B015	70	147	3,84	0,91
B016	76	189	3,75	0,88
B017	68	164	3,83	0,91
B018	49	143	3,53	0,92
B019	57	149	2,65	0,75
B020	61	110	3,52	0,93
B021	56	133	3,60	0,87
B022	54	202	3,78	0,86
B023	73	194	3,83	0,89
B024	97	194	4,26	0,93
B025	77	220	3,69	0,83
B026	62	186	3,25	0,79
B027	78	126	4,11	0,91
B028	69	174	3,82	0,91
B029	84	211	3,88	0,87
B030	74	170	3,91	0,91
B031	80	206	3,88	0,88
B032	78	184	3,58	0,89
B033	67	176	3,71	0,87
B034a	57	91	3,91	0,95
B034b	38	102	3,18	0,86
B035	77	201	3,97	0,90
B036	69	160	3,98	0,93
B037	59	137	3,86	0,91
B038	73	161	3,97	0,92
B039	61	156	3,84	0,91
B040	31	159	1,97	0,54
B041	61	115	2,96	0,93
B042	66	146	3,87	0,89
B043	62	158	3,81	0,91
B044	65	146	3,79	0,91
B045	54	140	3,58	0,89

de bases renflées chez les lianes (*Adenia* spp., *Cyphostemma* spp.), la sclérophylle (*Noronhia* spp., *Brexiella* spp., *Diospyros* spp., *Tarenna* spp., etc.), la microphyllie (*Cynometra abrahamii*, *Erythroxylum* spp., etc.), la pachycaulie (*Pachypodium* spp., *Adansonia madagascariensis*, *Hildegardia*

erythrosiphon, *Delonix boiviniana*, la crassulescence (*Euphorbia* spp., *Aloe* spp.), la pubescence (*Croton* spp., *Grewia* spp., *Diospyros urschii*, la famille des Urticaceae, etc.), la reviviscence rencontrée chez les *Platyserium quadridichotomum* et *Selaginella* spp.

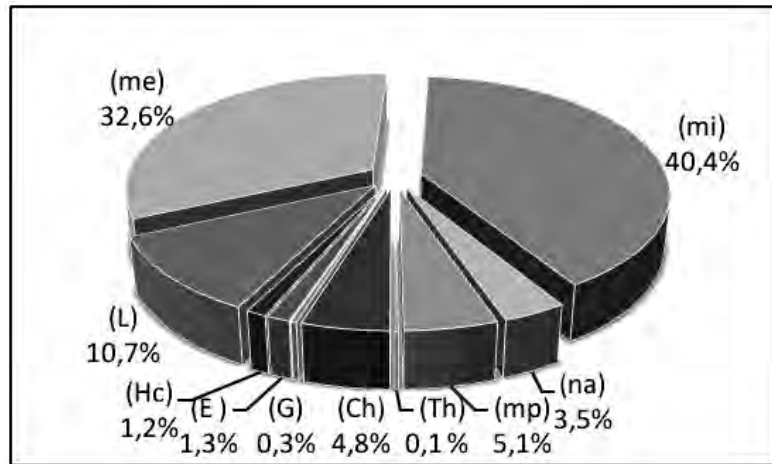


Figure 6-6. Spectre biologique global des espèces relevées dans les forêts de Beanka. Légende : mp = mégaphanérophytes, me = mésophanérophytes, mi = microphanérophytes, na = nanophanérophytes, l = lianes, e = épiphytes, hc = hémicryptophytes, g = géophytes, th = thérophytes et ch = chaméphytes.

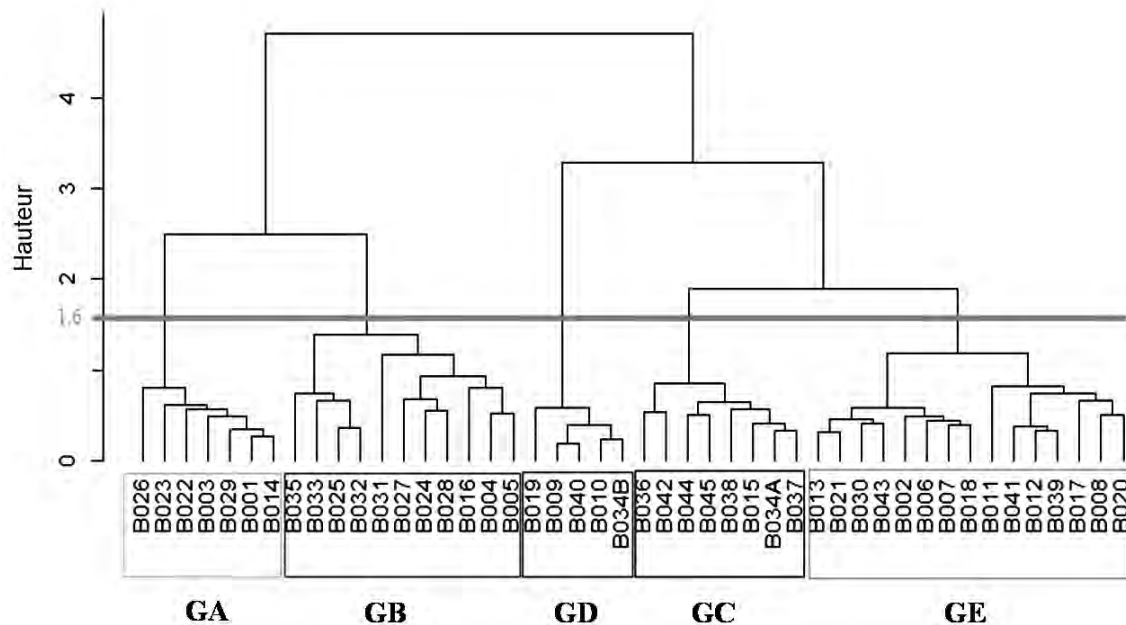


Figure 6-7. Dendrogramme de regroupement des 46 relevés linéaires en cinq groupes floristiques, en fonction de la matrice basée sur l'indice de similarité de Horn.

Tableau 6-4. Répartition des relevés dans les groupes floristiques (A à E : numérotation des groupes floristiques, B001 à B045 : numérotation des relevés), avec les espèces caractéristiques de chaque groupe et leur valeur indicatrice.

Groupement floristique	Relevés	Espèces caractéristiques
A (7 relevés)	B001, B003, B014, B022, B023, B026, B029	<i>Cynometra abrahamii</i> <i>Rinorea arborea</i>
B (11 relevés)	B004, B005, B016, B024, B025, B028, B027, B031, B032, B033, B035	<i>Breonia perrieri</i> <i>Dalbergia purpurascens</i>
C (5 relevés)	B009, B010, B019, B034B, B040	<i>Pandanus tsingycola</i>
D (8 relevés)	B015, B034A, B036, B037, B038, B042, B044, B045	<i>Poupartia silvatica</i> <i>Commiphora pterocarpa</i>
E (15 relevés)	B002, B006, B007, B008, B011, B012, B013, B017, B018, B020, B021, B030, B039, B041, B043	<i>Omphalea occidentalis</i> <i>Pandanus flagellibracteatus</i>

Tableau 6-5. Richesse et diversité des cinq groupes floristiques. Les valeurs des richesses correspondent à la totalité des taxons des relevés d'un groupe ; les valeurs des indices de diversité correspondent à la moyenne entre les relevés du groupe.

Groupe	Substrat	Richesse floristique			Diversité floristique	
		Nombre d'espèces	Nombre de genres	Nombre de familles	Indice de Shannon	Indice de régularité
A) Groupe à <i>Cynometra abrahamii</i> et <i>Rinorea arborea</i>	Sol profond Affleurement rocheux inférieur à 10 %	245	96	42	3,66	0,88
B) Groupe à <i>Breonia perrieri</i> et <i>Dalbergia purpurascens</i>	Sol ferrugino-calcaire à affleurements rocheux calcaires (10 à 50 %)	339	124	52	3,90	0,89
C) Groupe à <i>Pandanus tsingycola</i>	Lapiez	98	65	33	2,83	0,7
D) Groupe à <i>Poupartia silvatica</i> et <i>Commiphora pterocarpa</i>	Eboulis calcaires	180	98	44	3,85	0,91
E) Groupe à <i>Pandanus flagellibracteatus</i> et <i>Omphalea occidentalis</i>	Lapiez	271	112	50	3,71	0,91

Caractérisation des groupes floristiques

Cinq groupes ont été identifiés. La Figure 6-7 et le Tableau 6-4 représentent la répartition des relevés dans chaque groupe. Le Tableau 6-5 résume la variation de la richesse floristique et de la diversité floristique des groupes floristiques.

Groupe floristique A – à *Cynometra abrahamii* et *Rinorea arborea*

La végétation est une forêt dense sub-humide semi-décidue à canopée fermée sur sol ferrugino-calcaire profond avec des roches calcaires affleurantes. La taille des arbres varie de 17 à 20 m de haut. Treize espèces du groupe ont des valeurs indicatrices supérieures à 25 %. Parmi ces espèces, *Cynometra abrahamii*, *Stadmania oppositifolia* et *Tabernaemontana coffeoides* constituent la strate arborée. Les arbustes sont constitués par *Rinorea arborea*, *Vepris boiviniana*, *Erythroxylum corymbosum*, *Coffea* spp., *Noronhia buxifolia* et *Noronhia alleizettei*.

Groupe floristique B – à *Breonia perrieri* et *Dalbergia purpurascens*

La végétation est une forêt dense sèche à canopée semi-ouverte sur sol ferrugino-calcaire à affleurements rocheux calcaires en place. La taille des grands arbres varie de 15 à 17 m de haut. Quinze espèces sont notées comme espèces indicatrices. *Breonia perrieri*, *Dalbergia purpurascens*, *Strychnos madagascariensis*, *Diospyros urschii* et *Strychnos decussata* forment la strate arborée. *Garcinia*

calcicola, *Drypetes* sp_B001-048, *Croton* sp_B001-031, *Rinorea arborea* et *Noronhia buxifolia* forment la strate arbustive. *Monanthonotaxis boivinii* var. *heterantha* représente les lianes.

Groupe floristique C – à *Pandanus tsingycola*

La végétation est un fourré de *Pandanus tsingycola* avec émergents sur lapiez à creux profonds et à station plus ou moins humide. La canopée est ouverte et la taille des arbres est réduite à 12 à 15 m de haut. La flore de ce groupe est relativement pauvre ; les relevés effectués présentent des indices de diversité floristique de Shannon faibles, avec une moyenne de 2,74. L'indice moyen de diversité alpha est égal à 46. Les espèces sont inégalement réparties entre elles avec un indice de régularité égal à 0,74. Cette faible valeur est en grande partie la conséquence de la domination d'une seule espèce (*P. tsingycola*).

Groupe floristique D – à *Poupartia silvatica* et *Commiphora pterocarpa*

La végétation est une forêt sèche fermée sur zone d'éboulis calcaires issue des basculements des blocs rocheux. La taille des arbres est réduite à 12 à 15 m de haut. Seize espèces sont identifiées comme espèces indicatrices. Parmi ces espèces, *Poupartia silvatica*, *Commiphora pterocarpa*, *Strychnos decussata*, *Givotia stipularis*, *Hildegardia erythrosiphon*, *Dracaena* sp. et *Antiaris toxicaria* subsp. *madagascariensis*, constituent la strate arborée. *Bridelia pervilleana* et *Commiphora*

grandifolia forment les arbustes. Le *Cyphostemma* spp. et *Monanthes boivinii* représentent les lianes.

Groupe floristique E – à *Pandanus flagellibracteatus* et *Omphalea occidentalis*

La végétation est un fourré bas à émergents sur Lapiez acéré tranchant appelé *tsingy* avec des fissures et des profondeurs de canyons variables. Le microclimat est fortement sec et la taille des arbres varie de 10 à 13 m de haut. Il est composé de 13 espèces indicatrices. *Kirkia leandrii*, *Omphalea occidentalis*, *Commiphora pterocarpa*, *Zanthoxylum tsihanimposa* et *Poupartia silvatica* forment les arbres. *Pandanus flagellibracteatus*, *Obetia radula*, *Allophylus boinensis* et *Commiphora grandifolia* représentent les arbustes. *Amorphophallus antsingyensis* et *Dioscorea maciba* constituent les géophytes.

Analyse comparative des groupes floristiques (Tableau 6-5)

La richesse spécifique maximale se trouve au niveau du groupe B à *Breonia perrieri* et *Dalbergia purpurascens*. La flore de ce groupe profite d'un substrat de transition entre sols et blocs de rochers calcaires en place. Par contre, le groupe C à *Pandanus tsingycola* est le moins diversifié.

Le substrat a une forte influence sur les paramètres floristiques. Chaque groupe possède des espèces qui lui sont propres mais certaines espèces peuvent se trouver dans plusieurs groupes. Les groupes A et B sont caractérisés par la présence et l'abondance d'espèces des forêts denses semi-décidues telles

que *Cynometra abrahamii*, *Rinorea arborea*, *Garcinia calcicola* et *Syzygium sakalavarum*. D'autres espèces ne se trouvent que sur substrat de rochers calcaires (Groupe C, D, E) comme : *Amorphophallus antsingyensis*, *Kirkia leandrii*, *Euphorbia viguieri*, *Hymenodictyon leandrii* et *Omphalea occidentalis*. Certaines espèces supportent les deux milieux tels que : *Tacca pinnatifida*, *Givotia stipularis*, *Vepris boiviniana*, *Strychnos madagascariensis*, *Strychnos decussata*, etc.

Caractéristiques structurales

Mise en évidence des groupes structuraux

Après l'analyse de corrélation, les paramètres structuraux non redondants les plus pertinents pris en compte par la CAH sont :

- Le recouvrement de la végétation (rec) dans l'intervalle de hauteur 8 à 16 m,
- La surface terrière de la végétation (Gi) et
- L'écart-type entre les hauteurs totales des arbres de la végétation issue du relevé de surface qui est une autre approximation de la rugosité de la canopée.

La CAH a permis de mettre en évidence trois groupes structuraux constitués chacun de plusieurs unités de végétation homogènes présentant des similarités structurales. Le mode de regroupement de ces groupes structuraux est donné par la Figure 6-8 et la liste des relevés qui composent chaque groupe est donné dans le Tableau 6-6. La projection sur un biplot d'ACP des paramètres structuraux et des groupes structuraux auxquels appartiennent les relevés

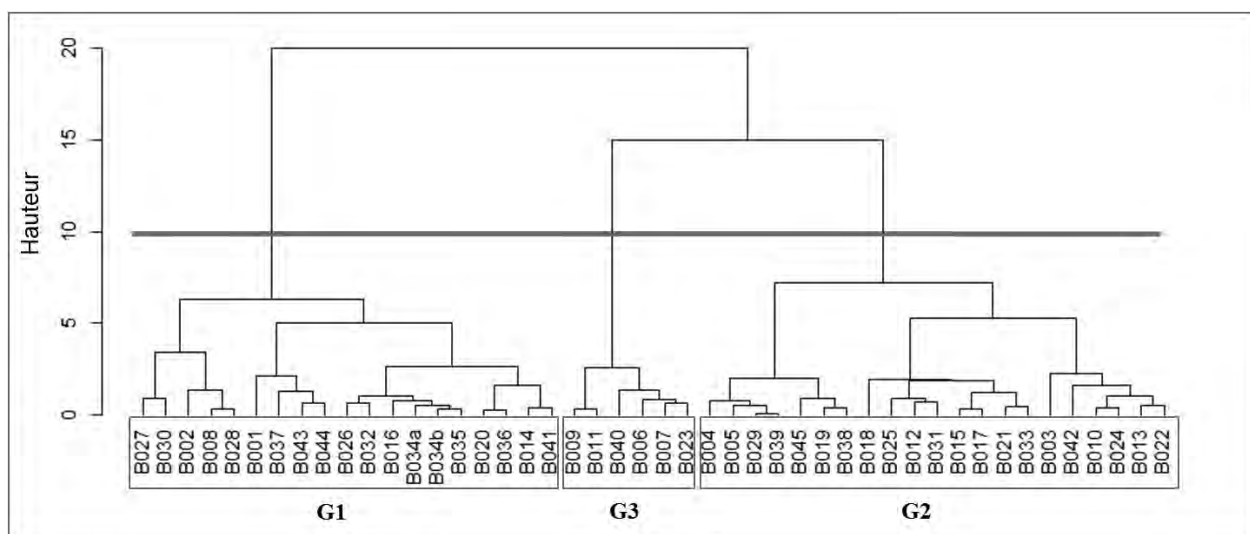


Figure 6-8. Dendrogramme de regroupement des 46 relevés linéaires en trois groupes structuraux, en fonction de la matrice basée sur l'Analyse en Composantes Principales des paramètres de structure.

(Figure 6-9) permet de visualiser les paramètres qui caractérisent chaque groupe structural.

Tableau 6-6. Valeur des paramètres structuraux verticaux des groupes structuraux.

Groupes structuraux	Groupe 1	Groupe 2	Groupe 3
Hauteur moyenne (m)	12,5	11,0	8,5
Rugosité	2,0	1,8	1,9

Groupe structural 1 – Forêt pluristratifiée à canopée fermée et à taux d'émergents élevé

Ce groupe structural est constitué de 19 relevés qui se distinguent de ceux des autres groupes par une surface terrière et un biovolume élevés, un taux de recouvrement élevé et un écart-type des hauteurs totales élevé (Figure 6-10, 1a).

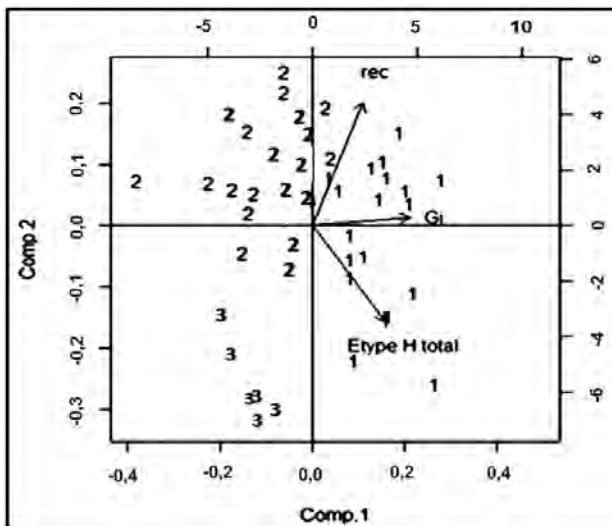


Figure 6-9. Présentation des groupes structuraux et des facteurs retenus pour la classification sur un biplot d'ACP.

Groupe structural 2 – Forêt pluristratifiée à canopée peu ouverte et à faible taux d'émergents

Ce groupe est formé par 21 relevés caractérisés par une surface terrière et un biovolume faible, un taux de recouvrement élevé et un écart-type des hauteurs totales faible (Figure 6-10, 2a).

Groupe structural 3 – Forêt basse pluristratifiée à canopée ouverte et discontinue

Les six relevés qui constituent ce groupe diffèrent de ceux des autres groupes par une surface terrière et un biovolume faible, un taux de recouvrement faible et un écart-type des hauteurs totales élevé (Figure 6-10, 3a).

Valeurs des paramètres discriminant les groupes structuraux

Les valeurs de ces paramètres sont représentées dans le Tableau 6-6 et la Figure 6-10.

Hauteur moyenne

La canopée du groupe 1 est la plus haute, parmi les trois groupes structuraux, avec une hauteur moyenne de 12,5 m suivie de celle du groupe 2 avec une hauteur moyenne de 11 m. La végétation du groupe 3 est beaucoup plus basse avec une hauteur moyenne de 8,5 m.

Rugosité

Parmi les trois groupes, la végétation du groupe 1 a une valeur de rugosité égale à 2 contre une valeur de 1,8 pour les groupes 2 et 1,9 pour le groupe 3. Ainsi, la végétation du groupe 1 a une canopée plus hétérogène par rapport à la végétation des deux autres groupes. Le groupe 3 a une valeur intermédiaire et, compte tenu de sa faible hauteur moyenne, on peut considérer sa canopée comme également assez hétérogène. D'une manière générale, les valeurs de la rugosité qui sont comprises entre 1 et 2 pour les trois groupes structuraux indiquent des formations primaires bien structurées et matures avec leurs différentes strates (Ranirison, 2010).

Recouvrement

Les diagrammes 1b, 2b et 3b de la Figure 6-10, montrent que :

- Les IDH 0 à 2 m sont peu ouverts pour les trois groupes structuraux. Ils sont surtout constitués par des plantes herbacées, des buissons et des jeunes plants des arbres et arbustes qui occupent les IDH supérieurs. Il est à remarquer que pour le groupe 3, c'est l'IDH qui a la plus forte valeur.
- Les IDH 2 à 4 m et 4 à 8 m sont semi-ouverts pour les 3 groupes. Ces IDH sont formés par des arbustes et des jeunes des espèces qu'on trouve dans les IDH supérieurs.
- Les IDH 8 à 16 m est relativement fermé pour les groupes structuraux 1 et 2 dans lesquels ils constituent l'IDH qui a la plus grande valeur. Par contre, celui-ci est semi-ouvert pour le groupe structural 3. Cette différence peut être expliquée par le fait que les arbres de hauteurs 8 à 16 m

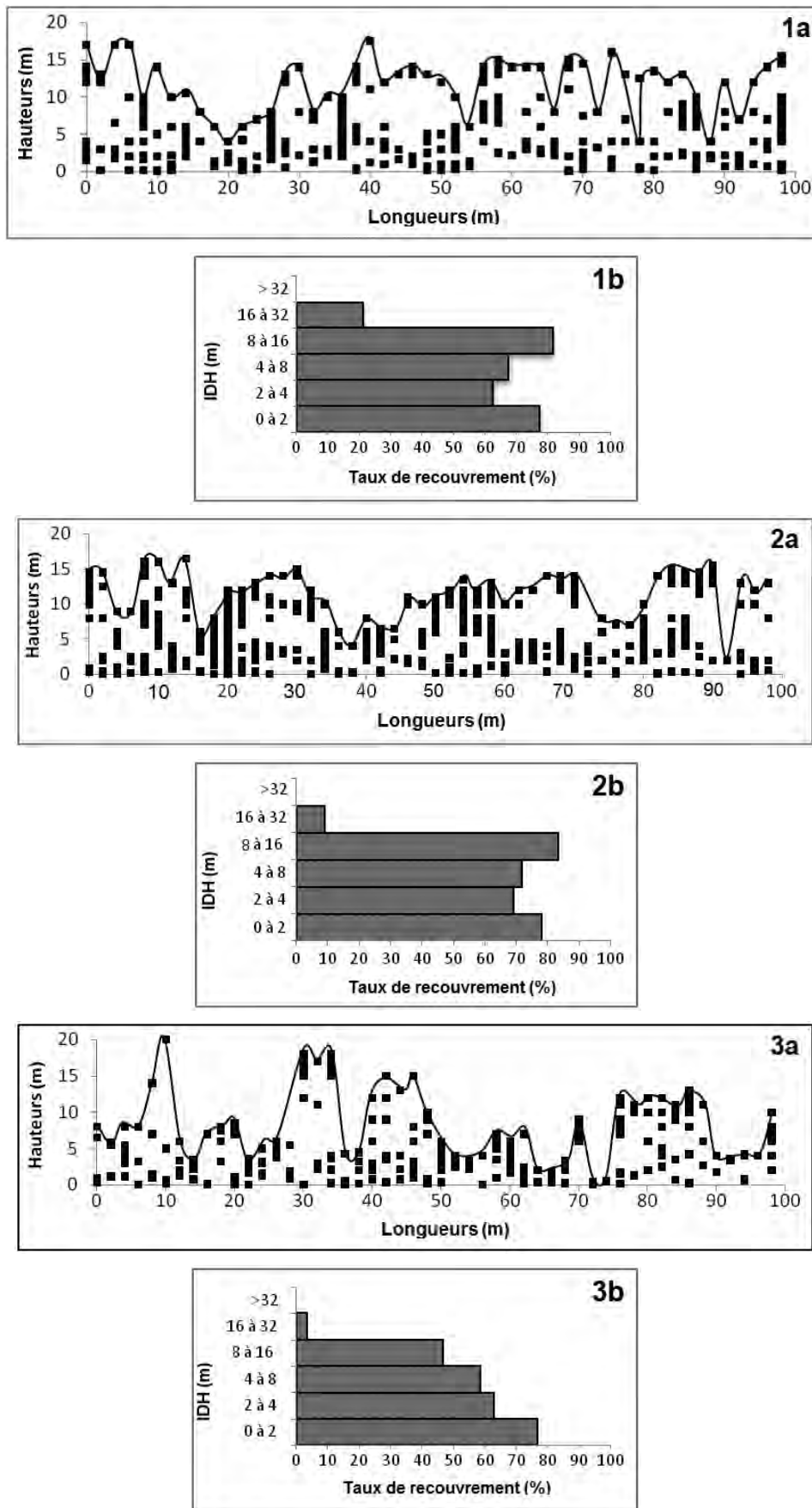


Figure 6-10. Profils structuraux (1a, 2a, 3a) et diagrammes de recouvrement (1b, 2b, 3b) des groupes structuraux. (Les profils structuraux présentés sont ceux des relevés centraux des groupes et les diagrammes de recouvrements ont été établis à partir du recouvrement moyen de chaque IDH, entre les relevés du groupe). Sur les profils structuraux, les points représentent les contacts avec la végétation et la ligne relie les hauteurs de contact maximum entre les points.

sont beaucoup plus abondants dans les groupes 1 et 2 que dans le groupe 3, ce qui signifie que les groupes 1 et 2 s'installent sur des milieux beaucoup plus riches en sol contrairement au groupe 3. Ces arbres sont généralement moins nombreux par rapport à ceux des IDH inférieurs, donc le taux de recouvrement élevé de cet IDH est surtout lié aux diamètres de houppiers qui sont plus grands.

- Les IDH 16 à 32 est très ouvert chez les trois groupes structuraux. Toutefois, il a un recouvrement beaucoup plus élevé dans le groupe 1 par rapport à ce qu'on trouve dans les groupes 2 et 3, ce qui signifie que les émergents sont plus nombreux dans le groupe 1 que dans les autres groupes. Malgré les très grands diamètres de houppiers que présentent les arbres qui atteignent cet IDH, il a un taux de recouvrement faible vu que ces arbres sont très peu nombreux.

Densité

La densité linéaire globale de la végétation des groupes structuraux 1 et 2 ne présentent pas de différence significative ; elle est en revanche plus élevée que celle du groupe 3 (Tableau 6-8). Le nombre d'individus sur la ligne de 100 m est beaucoup plus important dans les 2 premiers groupes que dans le groupe 3.

La densité à l'hectare des individus exploitables (diamètres supérieurs à 10 cm) ne présente

également pas de différence significative entre les groupes 1 et 2 ; elle est en revanche aussi plus élevée que celle du groupe 3 (Tableau 6-8).

Analyse dendrométrique

La majorité des individus exploitables ont des diamètres compris entre 10 et 30 cm. Quarante pour cent (40 %) des arbres sont des individus exploitables pour le groupe 1 contre 91 % pour le groupe 2 et 86 % pour le groupe 3. Les arbres à diamètres supérieurs à 30 cm constituent 16 % des individus exploitables contre 9 et 14 % pour les 2 autres groupes (Tableau 6-6).

Tableau 6-7. Valeur des paramètres structuraux horizontaux de chaque groupe structural (moyenne entre tous les relevés du groupe).

Groupes structuraux	Groupe 1	Groupe 2	Groupe 3
Densité linéaire globale (pour 100 m)	166	165	145
Densité/ha des individus exploitables	869	860	643
Surface terrière (m ² /ha)	43,38	27,70	26,65
Biovolume (m ³ /ha)	341,95	187,64	189,93

La surface terrière ainsi que le biovolume de la végétation du groupe 1 sont nettement supérieurs à ceux des groupes 2 et 3 (Tableau 6-7). Pourtant il a été montré que la densité linéaire et la densité à l'hectare des individus exploitables des groupes

Tableau 6-8. Correspondance entre les groupes floristiques et les groupes structuraux.

Groupes floristiques	Faciès structuraux	Relevés
Groupe à <i>Cynometra abrahamii</i> et <i>Rinorea arborea</i>	A1	B001, B014, B026
	Faciès à canopée fermée et à taux d'émergents élevé.	
	A2	B003, B022, B029, B023
	Faciès à canopée fermée et à faible taux d'émergents.	
Groupe à <i>Breonia perrieri</i> et <i>Dalbergia purpurescens</i>	B1	B016, B027, B028, B032, B035
	Faciès à canopée fermée et à taux d'émergents élevé.	
	B2	B024, B025, B031, B033, B004, B005
	Faciès à canopée fermée et à faible taux d'émergents.	
Groupe à <i>Pandanus tsingycola</i>	C2	B034b, B010, B019
	Faciès à canopée fermée et à faible taux d'émergents.	
	C3	B009, B040
	Faciès à canopée ouverte et discontinue.	
Groupe à <i>Poupartia silvatica</i> et <i>Commiphora pterocarpa</i>	D1	B034a, B036, B037, B044
	Faciès à canopée fermée et à taux d'émergents élevé.	
	D2	B015, B042, B038, B045
	Faciès à canopée fermée et à faible taux d'émergents.	
Groupe à <i>Pandanus flagellibracteatus</i> et <i>Omphalea occidentalis</i>	E1	B002, B008, B020, B030, B041, B043
	Faciès à canopée fermée et à taux d'émergents élevé.	
	E2	B012, B013, B017, B018, B021, B039
	Faciès à canopée fermée et à faible taux d'émergents.	
	E3	B006, B007, B011
	Faciès à canopée ouverte et discontinue.	

1 et 2 ne présentait pas de différence significative. Cette situation s'explique par l'abondance élevée des arbres de gros diamètre dans le groupe 1, ce qui est corroboré par la hauteur moyenne importante et le nombre important d'émergents dans ce groupe.

La surface terrière du groupe 2 est légèrement supérieure à celle du groupe 3 or, le biovolume du groupe 2 est légèrement inférieure à celui du groupe 3 (Tableau 6-7). Cela signifie que malgré la hauteur moyenne faible de la végétation du groupe 3 (Tableau 6-7), les individus exploitables de ce groupe sont plus hauts par rapport à ceux du groupe 2.

Comparaison des groupes floristiques et structuraux

La comparaison des relevés qui composent ces groupes floristiques et ces groupes structuraux permet de mettre en évidence les relations qui existent entre eux. La correspondance entre ces groupes est matérialisée dans le Tableau 6-8. Il n'y a pas de correspondance exacte entre les groupes floristiques et les groupes structuraux. Néanmoins, il faut souligner que le groupe structural 3 (forêt basse) ne se rencontre que dans les groupes floristiques D et E.

Nous avons considéré qu'au sein des groupes floristiques, les groupes structuraux représentent des faciès distincts, aboutissant ainsi à une typologie finale à 11 unités de végétation. La répartition des relevés dans ces unités est présentée dans le Tableau 6-8.

Discussion

Caractéristiques floristiques

Cette étude a permis d'effectuer un intense inventaire floristique couvrant la zone par l'intermédiaire de nombreux relevés de végétation appuyés par des récoltes fertiles. Les familles abondantes en général dans les milieux tropicaux (Rubiaceae, Fabaceae, Orchidaceae, etc.) et celles propres en particulier aux milieux secs (Euphorbiaceae, Malvaceae, Moraceae et Apocynaceae) sont présentes et dominantes à Beanka.

La comparaison de la richesse floristique de Beanka avec celles des autres formations karstiques de Madagascar telles que le Bemaraha (Rabarison, 2000) et l'Ankarana (Bardot-Vaucoulon, 1991, 1997) pose des problèmes méthodologiques du fait que différentes méthodes ont été mises en œuvre,

limitant la pertinence des comparaisons. Certaines conclusions peuvent néanmoins être tirées.

Les nombres de genres et d'espèces de Beanka recensés sont élevés par rapport à ces deux sites (Tableau 6-9). En comparaison des deux autres sites, un examen d'images de type Google Earth et des cartes de végétation qui en découlent (Rabarison, 2000 ; Chatelain *et al.*, 2013) montre que la couverture forestière de Beanka est souvent plus importante. Le substrat y est en effet constitué de petit *tsingy* ne dépassant pas de 5 m de haut et/ou de sol épais permettant à la flore de se mettre en place. Pour les raisons invoquées plus haut, les chiffres ne sont pas comparables, mais s'il devait s'avérer que la flore de Beanka est effectivement plus riche, cette richesse pourrait trouver une partie de son explication dans cette plus grande couverture forestière dérivant de sols plus favorables.

Tableau 6-9. Comparaison des richesses floristiques du Bemaraha, de l'Ankarana et de Beanka.

	Nombre d'espèces	Nombre de genres	Nombre de familles
Bemaraha (Rabarison, 2000)	457	273	86
Ankarana (Bardot-Vaucoulon, 1991, 1997)	260	146	63
Beanka (Hanitrarivo, en prep. ; Rakotozafy, 2013)	585	279	94

Caractéristiques structurales

Hauteurs moyennes

La différence de hauteur entre les différents groupes semble causée principalement par une inégalité d'accès à l'eau et au sol. En effet les arbres du groupe 1 bénéficieraient de bonnes conditions nutritives, grâce à une quantité plus importante de sol et de matière organique piégée dans des fissures qui peuvent atteindre jusqu'à 2 m de largeur et 3 m de profondeur. La végétation du groupe 2 bénéficie d'une quantité de sol moyenne piégée dans des fissures de largeur qui ne dépasse pas les 1,5 m et moyennement profondes (jusqu'à 2 m). Pour le groupe 3, la nutrition est beaucoup plus difficile avec des fissures peu profondes (moins de 1 m) et très étroites, d'environ 50 cm de large.

Rugosité

La différence de rugosité de la végétation vient du fait que la végétation du groupe 1 possède beaucoup plus d'émergents (arbres de 16 à 32 m) par rapport

aux groupes 2 et 3 (Figure 6-10, 1b, 2b, 3b). Cette abondance d'émérgents crée une différence de hauteur remarquable au niveau de la canopée et rend plus longue la ligne imaginaire qui relie les hauteurs maximales des arbres (Figure 6-10, 1a, 2a, 3a).

Recouvrement

La ressemblance de recouvrement des IDH 0 à 2 m des trois groupes signifie que les conditions écologiques favorables aux plantes qui constituent cette IDH sont similaires. En fait, comme dans le cas de l'Ankarana, ces plantes ne nécessitent pas une importante quantité de sol, la plupart d'entre elles arrivent même à pousser sur les débris de matières organiques décomposés ou en cours de décomposition qui s'accumulent dans les fissures les plus fines et les trous de dissolution (Bardot-Vaucoulon, 1991). Ce recouvrement important est donc lié à l'abondance numérique des plantes qui constituent cet IDH.

On note également une ressemblance du taux de recouvrement de la végétation des trois groupes au niveau des IDH 2 à 4 m et 4 à 8 m. Cette similarité des taux de recouvrement signifie que les arbres et les arbustes qui constituent ces IDH subissent les mêmes conditions écologiques qui leurs sont favorables.

Les IDH 8 à 16 m sont fermés pour les groupes 1 et 2 et semi-ouvert pour le groupe 3. Cette différence peut être expliquée par le fait que les arbres de hauteurs 8 à 16 m sont beaucoup plus abondants dans les groupes 1 et 2 que dans le groupe 3, ce qui signifie que les groupes 1 et 2 s'installent sur des milieux beaucoup plus riches en sol contrairement au groupe 3. Ces arbres sont généralement moins nombreux par rapport à ceux des IDH inférieurs, donc le taux de recouvrement élevé de cet IDH est surtout lié aux diamètres de houppiers qui sont plus grands. Au niveau des IDH 16 à 32, le groupe 1 a un recouvrement un peu plus élevé par rapport aux deux autres, ce qui indique que le groupe 1 s'installe sur un milieu avec de meilleures conditions écologiques que les deux autres.

Densité

La différence de densité qui existe entre les trois groupes structuraux peut être expliquée par la géomorphologie du substrat : les groupes structuraux 1 et 2 seraient inféodés à une géomorphologie qui facilite l'installation des plantes, comme la présence de sol ou l'abondance de fissures dans lesquelles les

plantes peuvent pousser, ce qui n'est pas le cas pour la végétation du groupe 3.

Comparaison des groupements végétaux de Beanka avec ceux du Bemaraha et de l'Ankarana

Nous présentons ci-dessous la comparaison de nos résultats avec ceux publiés sur le Bemaraha (Rabarison, 2000) et l'Ankarana (Bardot-Vaucoulon, 1991, 1997). Au vu de la nature des résultats exposés dans ces travaux, résultant de méthodologies différentes, il nous est apparu impossible de comparer notre typologie finale (unités de végétation). Nous nous sommes limités à des comparaisons sur la composition floristique en général, et à des comparaisons face à nos classifications floristique et structurale, considérées séparément. Le lecteur devra toutefois garder à l'esprit que la nature différente des méthodologies limite la portée de ces comparaisons.

Comparaison avec le Bemaraha

Considérations floristiques

A partir de l'analyse de similarité des groupes floristique de Beanka avec les groupes écologiques trouvés au Bemaraha (Tableau 6-10) en se basant sur les espèces abondantes et fréquentes, il ressort que :

- En comparaison avec le Bemaraha,
- Les groupes floristiques à *Cynometra abrahamii* et *Rinorea arborea*, ainsi que le groupe à *Breonia perrieri* et *Dalbergia purpurascens* ont une ressemblance avec la forêt dense sèche semi-caducifoliée à *Cynometra abrahamii* et *Wielandia* sp.
- Le groupe à *Poupartia silvatica* et *Commiphora pterocarpa* est proche de la forêt dense sèche sur éboulis avec une même espèce caractéristique, *Poupartia silvatica*.
- Le groupe à *Pandanus flagellibracteatus* et *Omphalea occidentalis* est proche de la forêt sur lapiez à *Gyrocarpus americanus* et *Pandanus pristis*.
- Il n'y a aucune information mentionnant la présence de la végétation à fourré de *Pandanus tsingycola* au Bemaraha.
- Aucun groupe de Beanka n'est affine avec la formations xérophytique à *Tarenna madagascariensis* et *Neoharmsia madagascariensis*.

Tableau 6-10. Affinité des groupes écologiques de Beanka et de Bemaraha (S = indice de Sørensen, C = nombre d'espèces communes abondantes et fréquentes).

Bemaraha (Rabarison, 2000)	Forêt dense subhumide de bas-fond à <i>Rheedea calcicola</i> et <i>Bleekrodea madagascariensis</i>	Forêt dense semi-caducifoliée (avens) à <i>Cynometra commersoniana</i> et <i>Blotia</i> spp.	Forêt dense sèche sur lapiez à <i>Gyrocarpus americanus</i> et <i>Pandanus pristicus</i>	Formation buissonnante xérophytique à <i>Tarenna madagascariensis</i> et <i>Neohramisia madagascariensis</i>
Beanka (Présente étude)	Sol profond	Avens à sol profond, affleurement rocheux 35-40 %	Lapiez	Plateau calcaire non lapiazé
Groupe à <i>Cynometra abrahamii</i> et <i>Rinorea arborea</i>	Substrat Sol ferrigino-calcaire	S = 0,25, C = 4 <i>Cynometra commersoniana</i> , <i>Rinorea arborea</i> , <i>Noronhia alleizettei</i> , <i>Vepris boiviriana</i>	Aucune	Aucune
Groupe à <i>Breonia perrieri</i> et <i>Dalbergia purpurascens</i>	Sol ferrigino-calcaire à affleurements rocheux calcaires	S = 0,20, C = 3 <i>Monanthotaxis boivirii</i> , <i>Rinorea arborea</i> , <i>Noronhia alleizettei</i>	Aucune	Aucune
Groupe à <i>Poupartia silvatica</i> et <i>Commiphora pterocarpa</i>	Eboulis calcaires	Aucune	S = 0,14, C = 3 <i>Poupartia silvatica</i> , <i>Dracaena xyphophylla</i> , <i>Pandanus pristicus</i>	Aucune
Groupe à <i>Pandanus tsingycola</i>	Lapiez	Aucune	S = 0,14, C = 2 <i>Dracaena xyphophylla</i> , <i>Pandanus pristicus</i>	Aucune
Groupe à <i>Pandanus flagellibracteatus</i> et <i>Omphalea occidentalis</i>	Lapiez	Aucune	S = 0,16, C = 2 <i>Pandanus pristicus</i> , <i>Omphalea occidentalis</i> S = 0,18, C = 3 <i>Omphalea occidentalis</i> , <i>Cordyla madagascariensis</i> , <i>Pandanus pristicus</i>	Aucune

Tableau 6-11. Récapitulation et comparaison des groupes structuraux et groupes écologiques de Beanka, de Bemaraha et d'Ankarana.

Beanka	Bemaraha	Ankarana
Groupe structural 1 : Forêt pluristratifiée à canopée peu ouverte et à taux d'émergents élevé	Groupe de forêts denses sèches : sur éboulis (dalle et blocs rocheux) Groupe de forêts denses subhumides : sur bas-fond, versant et bas versant	Groupe A : Forêt dense sèche sur plateau Groupe B : Végétation des éboulis et des rochers lapiazés
Groupe structural 2 : Forêt pluristratifiée à canopée peu ouverte et à faible taux d'émergents	Groupe de forêts denses sèches semi-caducifoliées : sur avens, versant ou bas versant	
Groupe structural 3 : Forêt pluristratifiée à canopée ouverte et discontinue	Groupe de forêts denses sèches : sur plateaux lapiazés Groupe de formations buissonnantes xérophytiques : sur plateau calcaire faiblement lapiazé.	Groupe C : Groupe écologique des plantes sur <i>tsingy</i>

Considérations structurales (Tableau 6-11)

Au Bemaraha, Rabarison (2000) a mis en évidence cinq groupes de formations végétales selon les caractéristiques structurales et stationnelles, ces groupes écologiques de végétation du Bemaraha présentent des similarités avec les groupes structuraux du Beanka :

- Le groupe de forêts denses sèches sur plateau lapiazé du Bemaraha serait similaire au groupe structural 3 de Beanka dont le type de végétation est une forêt pluristratifiée à canopée ouverte et discontinue,
- Le groupe de forêt dense sèche semi-caducifoliée sur avens, versants ou bas versants du Bemaraha présenterait une similarité avec la forêt pluristratifiée à canopée peu ouverte et à faible taux d'émergents qui constitue le groupe structural 2 de Beanka,
- Les groupes de forêt dense subhumides sur bas-fonds, versants et bas versants et celui des forêts denses sèches sur éboulis du Bemaraha seraient tous deux proches du groupe structural 1 de Beanka qui est constitué par des forêts pluristratifiées à canopée peu ouverte et à taux d'émergents élevé et
- Les formations buissonnantes xérophytiques sur plateau calcaire faiblement lapiazé du Bemaraha n'ont, en revanche, pas été rencontrées à Beanka.

Comparaison avec l'Ankarana

Considérations floristiques

De l'analyse de similarité des groupes floristique de Beanka avec les groupes écologiques trouvés à l'Ankarana (Tableau 6-12) en se basant sur les espèces abondantes et fréquentes, il ressort que :

- Il n'y a aucune affinité des groupements décrits à l'Ankarana avec nos groupes à *Cynometra abrahamii* et *Rinorea arborea* et à *Breonia perrieri* et *Dalbergia purpurascens*. De même pour le fourré à *Pandanus tsingycola* qui n'est pas mentionné dans cette zone et
- Le groupe à *Pandanus flagellibracteatus* et *Omphalea occidentalis* ainsi que le groupe C à *Pandanus tsingycola* ont une faible affinité avec la végétation sur éboulis de l'Ankarana ; ils se rapprochent beaucoup plus du groupe sur *tsingy* de l'Ankarana.

Considérations structurales (Tableau 6-11)

Dans le cas de l'Ankarana, Bardot-Vaucoulon (1991) a trouvé trois groupes écologiques :

- Groupe A : La forêt dense sèche sur plateau,
- Groupe B : La végétation des éboulis et des rochers lapiezés et
- Groupe C : Le groupe écologique des plantes sur *tsingy*.

Selon les caractéristiques structurales, le groupe C de l'Ankarana aurait une similarité avec le groupe structural 3. Ils partagent en effet une hauteur moyenne faible (8,5 m pour Beanka et ne dépassant pas 8 m pour l'Ankarana), un sol peu profond, et une capacité de rétention en eau faible, c'est-à-dire des conditions édaphique très sévères.

Les groupes A et B de l'Ankarana sont répartis dans les groupes structuraux 1 et 2 mis en évidence à Beanka : au sein de chaque groupe structural 1 et 2 de Beanka, il y a des relevés similaires au groupe A et B de l'Ankarana. Les groupes 1 et 2 de Beanka se distinguent par la profondeur des sols et l'abondance des fissures.

Tableau 6-12. Affinité des groupes floristiques de Beanka et d'Ankarana (S = indice de Jaccard, C = nombre d'espèces communes abondantes et fréquentes).

Beanka (Présente étude)		Ankarana (Bardot-Vaucoulon, 1991, 1997)		
		Groupe de végétation sur plateau calcaire	Groupe de végétation sur éboulis et roche lapiazée	Groupe sur <i>tsingy</i>
Groupe à <i>Cynometra abrahamii</i> et <i>Rinorea arborea</i>	Sol profond Affleurements rocheux inférieurs à 10 %	Aucune	Aucune	Aucune
Groupe à <i>Breonia perrieri</i> et <i>Dalbergia purpurascens</i>	Sol ferrugineo-calcaire à affleurements rocheux calcaires	Aucune	Aucune	Aucune
Groupe à <i>Poupartia silvatica</i> et <i>Commiphora pterocarpa</i>	Eboulis calcaires	Aucune	S = 0,06, C = 2 <i>Antiaris toxicaria</i> subsp. <i>madagascariensis</i> <i>Abrahamia humberitii</i>	S = 0,08, C = 2 <i>Antiaris toxicaria</i> subsp. <i>madagascariensis</i> <i>Abrahamia humberitii</i>
Groupe à <i>Pandanus tsingycola</i>	Lapiez	Aucune	S = 0,04, C = 1 <i>Abrahamia humberitii</i>	S = 0,16, C = 3 <i>Obetia radula</i> <i>Antiaris toxicaria</i> subsp. <i>madagascariensis</i> <i>Abrahamia humberitii</i>
Groupe à <i>Pandanus flagellibracteatus</i> et <i>Omphalea occidentalis</i>	Lapiez	Aucune	S = 0,04, C = 1 <i>Abrahamia humberitii</i>	S = 0,20, C = 4 <i>Obetia radula</i> <i>Omphalea occidentalis</i> <i>Cordyla madagascariensis</i> <i>Abrahamia humberitii</i>

Cette comparaison permet de conclure que les groupes floristiques de Beanka ressemblent plus à ceux du Bemaraha qu'à ceux de l'Ankarana, ce qui peut s'expliquer par une plus grande distance géographique entre Beanka et l'Ankarana qu'entre Beanka et le Bemaraha. Par contre les groupes structuraux de Beanka ressemblent plus à ceux de l'Ankarana qu'à ceux du Bemaraha, ce qui peut s'expliquer par le fait que du point de vue géomorphologique, Beanka ressemble plus à l'Ankarana avec de faible degré d'affleurement de roches calcaires, contrairement à ce qu'on trouve au Bemaraha.

Conclusion

Les résultats de ce travail confirment que la flore de Beanka est riche et diversifiée. Les différentes formes d'adaptation biologiques à la sécheresse et aux substrats rocheux calcaires sont retrouvées à Beanka. De l'analyse multidimensionnelle des données floristiques et structurales ressortent cinq groupes floristiques et trois groupes structuraux. Les groupes floristiques sont :

A : Groupe floristique à *Cynometra abrahamii* et *Rinorea arborea*,

B : Groupe floristique à *Breonia perrieri* et *Dalbergia purpureascens*,

C : Groupe floristique à *Pandanus tsingycola*,

D : Groupe floristique à *Poupartia silvatica* et *Commiphora pterocarpa* et

E : Groupe floristique à *Pandanus flagellibracteatus* et *Omphalea occidentalis*.

En ce qui concerne les groupes structuraux, ce sont :

1 : Forêt pluristratifié à canopée fermée et à faible taux d'émergents,

2 : Forêt pluristratifié à canopée peu ouverte et faible taux d'émergents et

3 : Forêt pluristratifié à canopée ouverte et discontinue.

Les groupes floristiques en liaison avec les groupes structuraux forment 11 sous-groupes à savoir : A1, A2, B1, B2, C1, C2, D2, D3, E1, E2 et E3.

Ces groupements végétaux sont fortement influencés par les substrats tels que l'importance du sol, la géomorphologie et la pente. La comparaison de ces groupements végétaux de Beanka avec ceux du Bemaraha et de l'Ankarana montrent que Beanka est plus apparenté au Bemaraha du point de vue floristique et structural. Pourtant, la végétation xérophytique du Bemaraha n'est pas retrouvée à Beanka. La forêt de *Pandanus tsingycola* à canopée ouverte et discontinue de Beanka est absente aussi bien au Bemaraha qu'à l'Ankarana. Cette différence

serait due à la différence de l'état d'évolution de ces trois formations karstiques. En effet, d'après les observations sur le terrain, le *tsingy* de Beanka est encore moins affleurant et de faible hauteur par rapport à ceux du Bemaraha et de l'Ankarana.

Cette étude est loin d'être complète. Pourtant, elle s'ajoute aux données scientifiques sur la flore et la végétation de Madagascar. Elle constitue aussi un outil pour l'élaboration d'un plan de conservation adéquate de l'Aire protégée. Des études complémentaires seraient alors nécessaires pour compléter ces résultats. Elles pourraient être l'étude de la flore et végétation de la partie Est et l'extrême Nord de la réserve et l'étude de la dynamique de la végétation.

Remerciements

Les auteurs souhaitent remercier les habitants de villages d'Ambinda Est et de Belitsaka pour leur accueil et leur soutien pendant les travaux de terrain, ainsi que l'association Biodiversity Conservation Madagascar, les associations Vahatra et Famelona, les Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève, et le Département de Biologie et Ecologie Végétales (DBEV) pour leur appui. Ils sont également reconnaissants à Ralph Bolliger, Louis Nusbaumer et Nathalie Rasolofo pour leur implication sur le terrain et au laboratoire. Ils tiennent aussi à remercier Harison Rabarison et Benja Rakotonirina, ainsi que les herbiers nationaux TAN, TEF et celui du DBEV pour l'appui à la prédétermination et à la détermination. Les auteurs souhaitent également remercier George E. Schatz pour sa relecture constructive du manuscrit. Ces auteurs expriment toute leur gratitude au Ministère de l'environnement et des forêts, ainsi qu'à la Direction Régional de l'Environnement et des Forêt, Région Melaky, pour la délivrance des autorisations de recherche et le règlement des formalités administratives. Ce travail a été financé en grande partie par la Fondation Vontobel à Zürich.

Références bibliographiques

- Andriamihajarivo, T. H., Rakotonasolo, F. & Letsara, R. 2010.** Beanka : Un nouveau site pour la science botanique, eds. V. H. Jeannoda, S. G. Razafimandimbison & P. De Block. *Scripta Botanica Belgium*, 46: 33.
- Bardot-Vaucoulon, M. 1991.** Analyse floristique et mise en évidence des groupes écologiques sur faciès Karstique dans le massif de l'Ankarana (zone du Lac Vert). Mémoire de DEA, Université d'Antananarivo, Antananarivo.
- Bardot-Vaucoulon, M. 1997.** Observations sur le milieu et la végétation du Massif de l'Ankarana (Nord de Madagascar) et description de trois nouvelles espèces de *Chlorophytum* (Liliaceae), *Tacca* (Taccaceae) et *Adenia* (Passifloraceae). *Adansonia*, 319: 139-163.
- Braun-Blanquet, J. 1965.** *Plant sociology: The study of plant communities*. McGraw-Hill, New York.
- Chatelain, C., Hanitrarivo, M. R., Rakotozafy, B. F. L., Bolliger, R., Luino, I., Ranirison, P. & Gautier, L. 2013.** Cartographie de la couverture forestière du massif de Beanka, Région Melaky, Ouest de Madagascar. *Malagasy Nature*, 7: 85-103.
- Cornet, A. 1974.** *Essai cartographique bioclimatique à Madagascar*. Office de la Recherche Scientifique et Technique d'Outre - Mer, Paris.
- Dufrêne, M. & Legendre, P. 1997.** Species assemblages and indicator species: The need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs*, 67: 345-366.
- Emberger, L., Godron, M. & Daget, P. 1968.** Code pour le relevé méthodique de la végétation et du milieu. Edition CNRS, Paris.
- Faramalala, M. H. 1988.** Carte des zones écofloristiques de Madagascar. Echelle: 1/2.000.000. Département de Biologie et Ecologie Végétales, Antananarivo.
- Gautier, L., Chatelain, C. & Spichiger, R. 1994.** Presentation of a releve method for vegetation studies based on high resolution satellite imagery. In *Proceedings of XIIIth plenary meeting of AETFAT*, eds. J. H. Seyani & A. C. Chikuni, pp. 1339-1350. National Herbarium and Botanic Gardens of Malawi, Zomba.
- Goodman, S. M., Raheerilalao, M. J. & Block, N. L. 2011.** Patterns of morphological and genetic variation in the *Mentocrex kiolooides* complex (Aves: Gruiformes: Rallidae) from Madagascar, with the description of a new species. *Zootaxa*, 2776: 49-60.
- Griffiths, O. L. & Herbert, D. G. 2013.** New species of land snails (Mollusca: Gastropoda) from two isolated karst formations in central western Madagascar: Tsingy Beanka and Antsingimavo, with additional notes on other regional endemics. *African Invertebrates*, 54: 1-48.
- Hanitrarivo, R. M. en prep.** Caractérisation floristique et groupe floristique de la forêt sur faciès karstique de Beanka Nord de Bemaraha. Mémoire de DEA, Université d'Antananarivo, Antananarivo.
- Humbert, H. 1955.** Les territoires phytogéographiques de Madagascar. *Année biologique*, série 3, 31: 439-448.
- Leandri, J. 1936.** Le milieu et la végétation de la Réserve naturelle de l'Antsingy (Madagascar). *Bulletin du Muséum de Paris*, 2ème série, 8 : 557-572.
- Letsara, R., Rakotoarisoa, S. & Almeda, F. 2012.** Three new *Aloe* species from Madagascar. *Malagasy Nature*, 6: 46-55.
- Madagascar Catalogue. 2013.** Catalogue of the vascular plants of Madagascar. Missouri Botanical Garden, Saint Louis, U.S.A. & Antananarivo, Madagascar [http://www.efloras.org/madagascar.Accessed:September, 2013].

- Moat, J. & Smith, P. 2007.** *Atlas de la végétation de Madagascar*. Royal Botanical Gardens, Kew.
- Rabarison, H. 1993.** Contribution à l'étude de quelques aspects de la végétation de la flore hors du plateau calcaire des Tsingy de Bemaraha. Mémoire de DEA, Université d'Antananarivo, Antananarivo.
- Rabarison, H. 2000.** Etude phytoécologique des principaux types de formations végétales dans le Tsingy de Bemaraha (méthodes classiques et analyse multidimensionnelle) ; utilisation des ressources forestières. Thèse de troisième cycle, Université d'Antananarivo, Antananarivo.
- Radofilao, R. 1977.** Bilan des explorations spéléologiques dans l'Ankarana. *Science de la Nature et Mathématique*, 14: 195-204.
- Rakotozafy, B. F. L. 2013.** Identification et caractérisation écologique des groupes structuraux de la végétation sur karst de Beanka (Madagascar). Mémoire de DEA, Université d'Antananarivo, Antananarivo.
- Randrianarivelo, C. S. 1995.** Etude sur la régénération naturelle des forêts de l'Antsingy (Site du patrimoine mondial du Tsingy de Bemaraha). Mémoire de DEA, Université d'Antananarivo, Antananarivo.
- Randrianarivelo, C. S. 2003.** Essai d'aménagement agro-pastoral de la zone riveraine du site patrimoine mondial du tsingy de Bemaraha. Thèse de troisième cycle, Université d'Antananarivo, Antananarivo.
- Ranirison, P. 2010.** Les massifs forestiers de la région de la Loky Manambato (Daraina), écorégion de transition Nord: Caractéristiques floristiques et structurales. Essai de modélisation des groupements végétaux. Thèse de doctorat, Université d'Antananarivo, Antananarivo.
- Rasoloarison, V. 1994.** Analyse floristique et mise en évidence de quelques types de formations végétales sur plateau calcaire lapiezé des « Tsingy de Bemaraha ». Mémoire de DEA, Université d'Antananarivo, Antananarivo.
- Rasoloarison, V. & Paquier, F. 2003.** Tsingy de Bemaraha. In *The natural history of Madagascar*, eds. S. M. Goodman & J. P. Benstead, pp. 1507-1512. The University of Chicago Press, Chicago.
- Raunkiaer, C. 1905.** Types biologiques pour la géographie botanique. *Oversigt over Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskabs Forkandliger*, 5: 347-438.
- Riquier, J. 1959.** Les sols sur calcaire de la région de Majunga. *Mémoires de l'Institut Scientifique de Madagascar*, série D, 9: 229-237.
- Rossi, 1978.** Quelques aspects de rapport karst-structure en milieu tropical. *Revue de Géographie Alpine*, 66: 337-348.

