

# Dynamique post-culturelle de la végétation dans la presqu'île d'Ampasindava, Domaine du Sambirano, Nord-ouest de Madagascar

Niry S. Rasoanaivo<sup>1,2</sup>, Jacques A. Tahinarivony<sup>1,2</sup>,  
Patrick Ranirison<sup>1,2</sup>, Edmond Roger<sup>1</sup> & Laurent  
Gautier<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Université d'Antananarivo, Faculté des Sciences,  
Département de Biologie et Ecologie Végétales, BP  
906, Antananarivo 101, Madagascar

<sup>2</sup>Association Famelona, BP 3972, Antananarivo 101,  
Madagascar

E-mail : nirysofoniaja@gmail.com, andonahary@  
yahoo.fr, patrick.ranirison@gmail.com, rogeredmond1@  
yahoo.fr

<sup>3</sup>Conservatoire 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

Afin de contribuer à la conservation des restes de forêts dans la presqu'île d'Ampasindava, Domaine du Sambirano, une poursuite des recherches, initiée en 2008 par les Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève, en collaboration avec le Département de Biologie et Ecologie Végétales de l'Université d'Antananarivo (Madagascar), a été entreprise de 2012 à 2013. Les recherches ont été orientées vers l'étude de la dynamique post-culturelle de la végétation.

Nous avons étudié différents types de jachères, des forêts secondaires et des forêts primaires dans les environs des trois principaux massifs de la presqu'île, à savoir Bongomirahavavy (730 m), Andranomatavy (668 m) et Betsitsika (323 m). Les unités de végétation ont été caractérisées selon les données historiques, ainsi que les paramètres floristiques, structuraux et stationnels. Les analyses et traitements des données par la Classification Ascendante Hiérarchique ont permis d'identifier quatre principaux stades de successions végétales, définis dans un intervalle de 0 à 30 ans et représentés par sept groupes floristiques. Au cours de la succession post-culturelle, la richesse floristique augmente proportionnellement avec l'âge. Par ailleurs, la proportion des espèces suivant leurs types comportementaux (rudérales, pionnières, forestières primaires) contribue à la typologie de la

végétation. Le modèle de la dynamique progressive de la végétation observé suggère une possibilité de restauration du paysage forestier naturel de la presqu'île, à condition que le cycle d'évolution ne soit pas interrompu. Ceci contribuerait à la sauvegarde des types d'habitats et à la conservation des écosystèmes naturels de la région.

**Mots clés** : jachère, succession végétale, presqu'île d'Ampasindava, Domaine du Sambirano

## Extended abstract

Studies conducted on Ampasindava Peninsula, Sambirano Domain, between 2008 and 2010, have enriched the knowledge of the flora and vegetation of this region, in particular, by discovering a dozen of new species of plants (Tahinarivony, 2010; Madiomanana, 2010; Ammann, 2011). However, they also documented the expansion of secondary vegetation around forest areas that have so far no legal protection. Modification of vegetation after slash and burn and fragmentation of the original forest are major issues in this region.

A first phase of research involved documentation of the vegetation and flora of the Ampasindava Peninsula. It was initiated in 2008 by the Conservatory and Botanical Gardens of Geneva (Switzerland) in collaboration with the Department of Plant Biology and Ecology at the University of Antananarivo (Madagascar). In order to contribute to the conservation of the last forests in this region, this research was extended in 2012 to include a study of forest dynamics.

In this context, a study of the natural regeneration of the vegetation was conducted through the analysis of post-cultural vegetation development. Inventories and vegetation typology have been realized in different fallow areas, in secondary forests and in primary rainforests, around and inside three mountain-forests on the peninsula: Bongomirahavavy (730 m), Andranomatavy (668 m) and Betsitsika (323 m). The vegetation units were described by their floristic, structural parameters and environmental variables, recorded in 100 m linear transect with additional coupled with 100 X 10 m plots. The analysis and data processing using Ascending Hierarchical Classification has identified four principal stages of

plant succession, defined in a range of 0 to 30 years and represented by seven floristic groups. Floristic richness proportionally increases with the age of the formation. Respective proportion of ruderal, pioneer and primary forest species in each stage contributes to the vegetation typology.

The first stage is characterized by low and discontinuous vegetation dominated by grasses, forbs and some shrubs which are mostly ruderals and pioneer species. The second stage is composed of higher (about 9 m) and denser vegetation. It is marked by an early onset of stratification and recruitment of a few forest species. The third stage consists of multi-layered vegetation, about 11 m high, where forest species dominate ruderals and pioneers. The final stage is made of a high vegetation of about 15 m, with plants reaching 32 m and all are forest species.

The model of progressive vegetation dynamics observed in this study suggests a possible restoration of natural forest landscape of the peninsula providing the cycle of evolution is not interrupted. This would help preserving the unique habitat and conserving threatened ecosystems within the region.

**Key words:** fallows, vegetation, succession, Ampasindava Peninsula, Sambirano Domain

## Introduction

La pratique de l'agriculture sur brûlis est l'un des principaux facteurs de disparition des forêts tropicales (Richards, 1952). Cependant, la mise en jachère des parcelles de culture abandonnées conduit à une reconstitution de la végétation à travers la succession des différents stades d'évolution. Dans les zones tropicales humides, la reconstitution forestière semble suivre la même série de stades successifs : stade herbacé, stade sous-ligneux, stade arbustif pionnier, stade arborescent pré-climacique et stade forêt primaire (Aubreville, 1947 ; Lebrun & Gilbert, 1954 ; Budowski, 1970 ; Schnell, 1976 ; Kahn, 1982). A Madagascar, les études effectuées dans certains sites, tels que Ranomafana-Ifanadina (Razafimamonjy, 1987), Mananara-Nord (Razanadravao, 1997), Andasibe-Périnet (Rasolofoharinoro, 2001) et Vohimana (Hasiniaina, 2007), témoignent de la reconstitution forestière, marquée par différents stades d'évolution de la végétation, distincts par leur âge et leur composition floristique.

Tout comme celles de ces autres régions malgaches, les forêts denses humides sempervirentes

de basse altitude et les forêts subhumides de la presqu'île d'Ampasindava sont menacées de déforestation et de fragmentation, principalement dues à la culture sur brûlis (Madiomanana, 2010 ; Tahinarivony, 2010 ; Ammann, 2011). La perception paysanne intègre une notion de reconstitution de la végétation après la culture et distingue cinq stades d'évolution, qui sont le *matrangy* (moins de 3 ans), le *trematrema* (3-15 ans), le *savoka* (15-20 ans), le *savo-mody* (20-30 ans) et l'*ala velogno* (plus de 30 ans) (Rasoanaivo, 2014).

Ce travail s'attache à analyser l'évolution de la végétation suivant ses caractères floristiques et physiologiques, et à caractériser les différents stades de la succession végétale post-culturelle dans une perspective de conservation de la zone. Les hypothèses avancées stipulent (1) que les forêts de la presqu'île d'Ampasindava se reconstituent naturellement après défrichage et mise en jachère des parcelles de culture et (2) que les séries de remplacement reflètent une évolution progressive et présentent des similarités avec celles observées dans les zones de forêts denses humides, en ce qui concerne la physiologie des types de végétation. Pour vérifier ces hypothèses, nous tenterons de répondre aux questions suivantes : Comment évolue la composition floristique après abandon de culture ? Sous quelle forme la dynamique de la végétation s'effectue-t-elle dans la presqu'île d'Ampasindava ?

## Méthodes

### Cadre de l'étude

L'étude a été menée dans la partie Nord-ouest de Madagascar, dans la presqu'île d'Ampasindava, située entre 13°30' et 13°58' de latitude Sud et entre 47°42' et 48°42' de longitude Est. Elle concerne en particulier les forêts primaires et les formations secondaires de trois principaux massifs forestiers, à savoir ceux de Bongomirahavavy (730 m), d'Andranomatavy (668 m) et de Betsitsika (323 m) (Figure 1). La végétation primaire est une forêt dense humide sempervirente de basse altitude, de la série à Sarcolaenaceae, Myristicaceae et à *Anthostema* (Humbert, 1955 ; Cornet & Guillaumet, 1976), typique du Domaine du Sambirano. Dans une récente cartographie de la végétation basée sur l'imagerie satellitaire (Moat & Smith, 2007), la végétation de la presqu'île apparaît composée de formations dégradées, de forêts humides et de forêts sèches occidentales. Selon Tahinarivony *et al.* (2015), il a depuis été démontré qu'il n'y a pas de forêts sèches occidentales à proprement parler sur la presqu'île

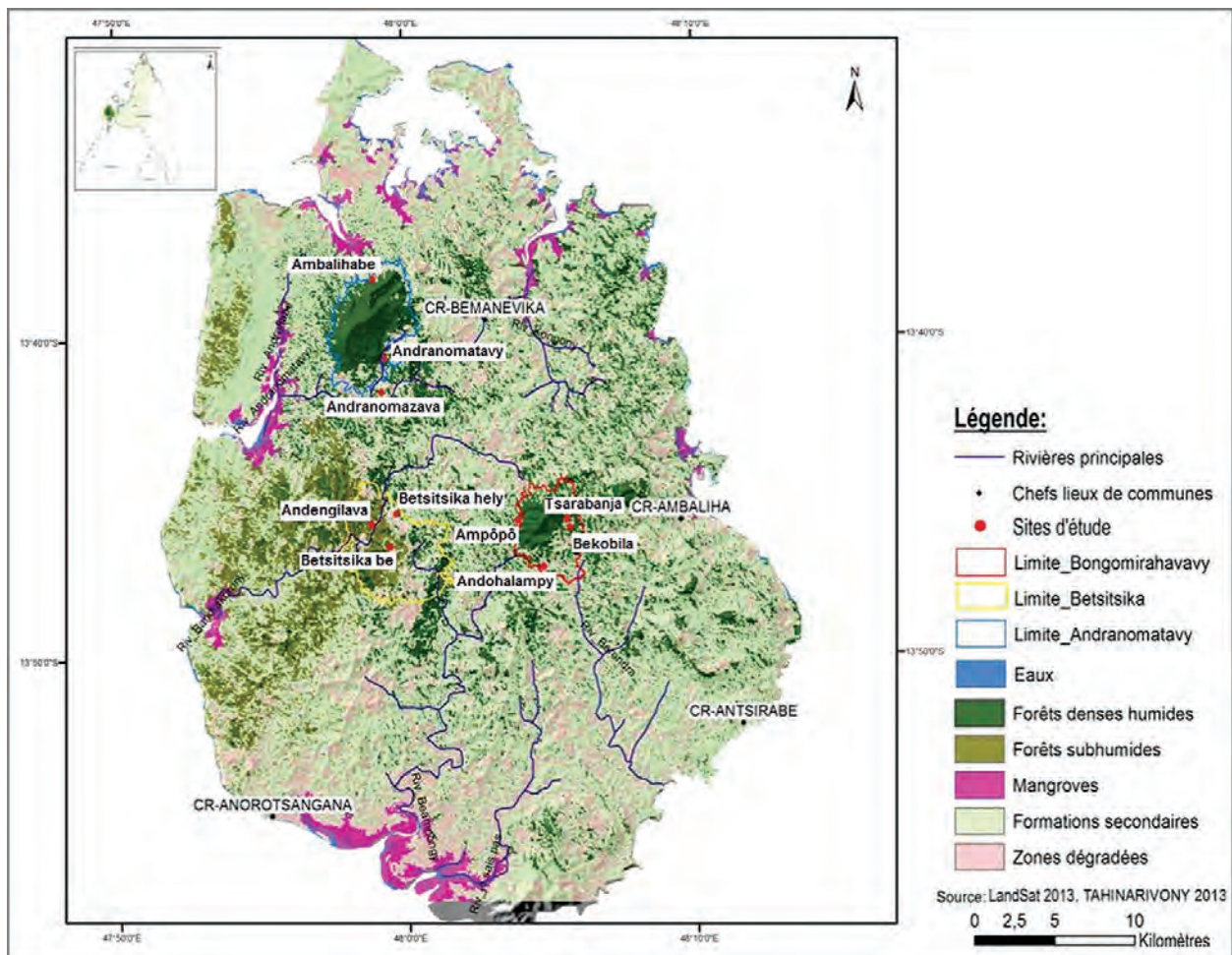


Figure 1. Carte de localisation des sites d'étude dans la presqu'île d'Ampasindava.

et que les surfaces qui lui ont été attribuées sont en réalité des forêts secondaires âgées, voire des forêts denses humides sempervirentes dans le cas du massif d'Andranomatavy. Quant à la végétation secondaire, elle est formée d'une mosaïque de jachères de différents âges.

### Choix des sites et zones de relevés

Les sites d'études ont été choisis à partir d'échantillonnage stratifié de diverses cartes (carte topographique, carte d'occupation du sol), des images satellitaires tirées de Landsat 7 et des données extraites d'un modèle numérique de terrain (MNT). Dix sites ont été retenus dont quatre à Bongomirahavavy, trois à Betsitsika, et trois autres à Andranomatavy (Figure 1). Dans ces sites, un total de 92 relevés mixtes ligne-surface ont été placés suivant les caractéristiques de la végétation et suivant leurs données ethnoécologiques (Tableau 1).

### Collecte des données

La méthode de relevé linéaire de Gautier *et al.* (1994) associée à la méthode de relevé de surface

de Braun-Blanquet (1965) ont été utilisées pour la collecte des données biologiques et écologiques. Le relevé linéaire a été effectué sur 100 m de long dans une formation végétale qui présente une physionomie et composition floristique homogènes et soumise aux mêmes conditions stationnelles. Il permet d'étudier la flore et la structure verticale de la végétation. La hauteur de contact, le nom scientifique, le nom vernaculaire et le type biologique (Raunkiaer, 1905 ; Lebrun, 1947) de tous les individus qui entrent en contact avec le jalon sont notés tous les 2 m. Le relevé de surface, réalisé dans une parcelle de 10 m x 100 m, permet d'étudier la structure horizontale de la végétation en vue d'une analyse dendrométrique du peuplement arboré. Dans la parcelle de relevé, le diamètre à hauteur de poitrine (dhp), et la hauteur du fût des individus semenciers ont été mesurés. Rappelons que les individus semenciers regroupent les pieds d'arbustes ou d'arbres ayant un diamètre à hauteur de poitrine supérieur ou égal à 10 cm. En dehors des paramètres biologiques, l'altitude, la pente, le niveau topographique et les coordonnées géographiques du milieu sont également notés.

**Tableau 1.** Localisation et distribution des sites de relevés sur les massifs forestiers d'Ampasindava.

Massifs forestiers	Sites	Altitude (m)	Nombre de relevés	Relevés de formations primaires	Relevés de formations secondaires (jeunes et âgées)
Bongomirahavavy	Tsarabanja	261	7	V001, V002, V003, V004, V005, V006, V007	Aucun relevé
	Ampôpô	248	9	V008, V009, V010, V011, V012, V013, V014, V015, V016	Aucun relevé
	Bekobila	295	12	Aucun relevé	V047, V048, V049, V050, V051, V052, V053, V054, V055, V056, V057, V058
	Andohalampy	250	9	V064	V059, V060, V061, V062, V063, V065, V066, V067
Betsitsika	Betsitsika hely	136	10	V023	V017, V018, V019, V020, V021, V022, V024, V025, V026
	Betsitsika be	157	8	V027, V030, V033, V034	V028, V029, V031, V032
	Andengilava	75	14	V073, V075, V076, V077, V078, V079, V080	V068, V069, V070, V071, V072, V074, V081
Andranomatavy	Andranomatavy	167	8	V035, V036, V037, V038, V039, V040, V041, V042	Aucun relevé
	Ambalihabe	27	4	V043, V044, V045, V046	Aucun relevé
	Andranomazava	110	11	V082, V085, V089, V092	V083, V084, V086, V087, V088, V090, V091

### Analyses et traitements des données floristiques et structurales

L'analyse des données floristiques a permis de déterminer la richesse floristique, la diversité spécifique de Shannon (Shannon & Weaver, 1949), le spectre biologique et le spectre comportemental des espèces (pourcentage des espèces rudérales, pionnières et forestières primaires). En guise de référence aux auteurs des noms des plantes identifiées dans cette contribution, nous avons utilisé la nomenclature botanique de Madagascar Catalogue (2015).

Le traitement des données structurales a permis d'estimer la hauteur moyenne et la rugosité de la canopée, d'établir le diagramme de recouvrement et le profil structural de la végétation (Gounot, 1969 ; Chatelain, 1996). L'analyse des données dendrométriques a permis d'évaluer la potentialité en bois (Roger & Rabarison, 2000) de la parcelle de relevé par le calcul de la surface terrière et du biovolume des semenciers.

### Identification des groupes floristiques et des différents stades de la succession végétale

L'identification des stades de la succession végétale a consisté en premier lieu à regrouper les 92 relevés en groupes floristiques puis à agréger ces groupes floristiques en différents stades de succession. La méthode utilisée est celle de la classification

ascendante hiérarchique, dont le résultat est présenté sous forme d'un dendrogramme d'agrégation.

Le regroupement des 92 relevés en groupes floristiques s'est basé sur le calcul de l'indice de similarité floristique de Horn entre les relevés (Horn, 1966). Les paramètres considérés sont la présence, l'abondance et la fréquence des espèces. Pour chaque groupe floristique obtenu, les espèces indicatrices ont été identifiées par le calcul de leur valeur indicatrice ou *Indval* (Dufrene & Legendre, 1997). Nous avons choisi de nommer chaque groupe floristique par les deux espèces à valeur indicatrice les plus élevées.

L'agrégation des groupes floristiques obtenus en stades a utilisé la méthode de distance euclidienne qui mesure l'éloignement entre les groupes floristiques selon leurs paramètres floristiques, structuraux et selon l'âge des formations. Chaque stade est défini par un intervalle d'âge et caractérisé par les espèces indicatrices des groupes floristiques. La terminologie des stades s'est basée sur les appellations locales tirées d'enquêtes ethno-écologiques (Rasoanaivo, 2014).

## Résultats

### Identification des groupes floristiques et des stades de succession végétale

Sept groupes floristiques, numérotés de 1 à 7, ont été identifiés grâce à la classification ascendante hiérarchique des 92 relevés écologiques (Figure 2).

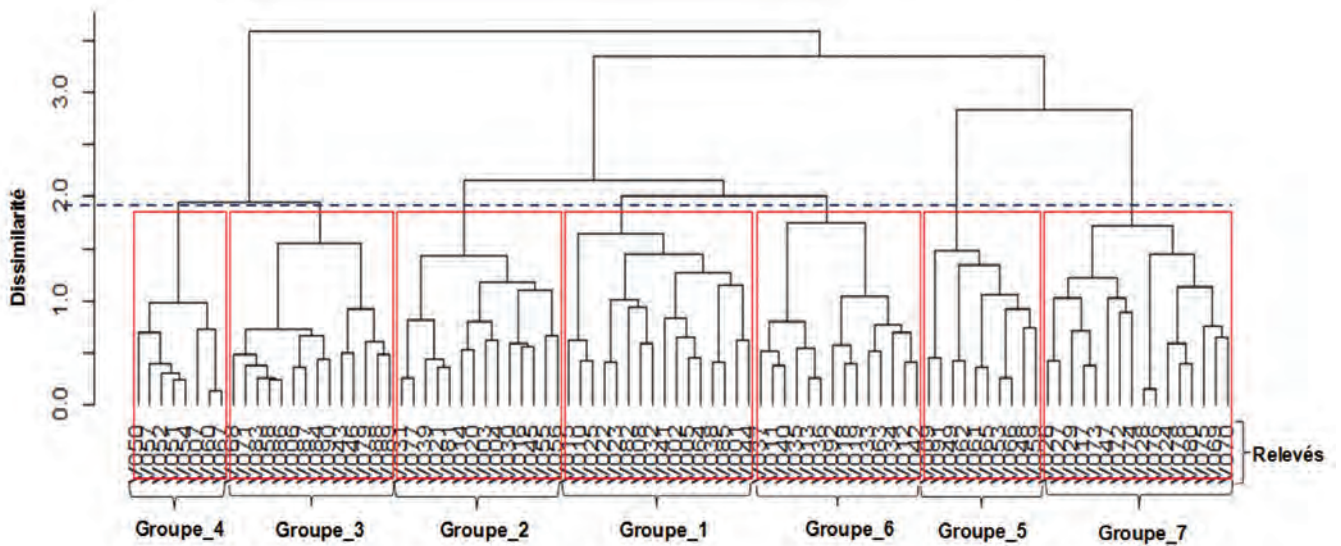


Figure 2. Dendrogramme d'agrégation des 92 relevés écologiques basé sur leur similarité floristique.

Le nombre de relevés linéaires par groupe varie de huit (groupe 4) à 16 (groupes 1 et 7). Quatre stades de succession végétale (numérotés de A à D) ont été obtenus par agrégation de ces sept groupes floristiques (Figure 3). Une correspondance entre stades, groupes floristiques et relevés est donnée dans le Tableau 2.

**Description des stades de succession végétale**

Les informations sur les caractères stationnels, floristiques et structuraux des quatre stades de succession sont données en Tableau 3. Les aspects structuraux de la végétation des quatre stades sont

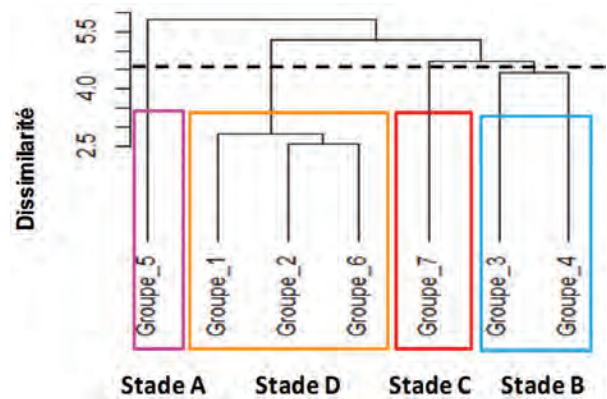


Figure 3. Dendrogramme d'agrégation des sept groupes floristiques basé sur leurs paramètres floristiques, structuraux et historiques.

Tableau 2. Correspondances entre stades, groupes floristiques et relevés.

Stades	Groupes floristiques	Variantes Espèces indicatrices	Relevés constitutifs	Âges (ans)	Appellations locales
Stade A	5	<i>Harungana madagascariensis</i> et <i>Trema orientalis</i>	V009, V048, V049, V053, V059, V061, V062, V065, V066, V091	0-10	<i>Matrangy</i> et jeune <i>trematrema</i>
Stade B	3	<i>Ixora cf. platythyrsa</i> et <i>Macphersonia gracilis</i>	V006, V043, V046, V058, V068, V071, V079, V083, V084, V086, V087, V088, V089, V090	10-20	<i>Trematrema</i> âgée et/ou <i>savoka</i>
	4	<i>Orfilea multispicata</i> et <i>Monanthes pilosa</i>	V007, V050, V051, V052, V054, V057, V060, V067		
Stade C	7	<i>Mascarenhasia arborescens</i> et <i>Xyloolaena sambiranensis</i>	V017, V024, V026, V027, V028, V029, V047, V069, V070, V072, V073, V074, V075, V076, V078, V080	20-30	<i>Savo-mody</i>
Stade D	1	<i>Canarium madagascariense</i> et <i>Memecyclon pterocladum</i>	V001, V002, V005, V008, V010, V015, V022, V023, V025, V032, V038, V041, V044, V064, V082, V085	> 30	<i>Ala velogno</i>
	6	<i>Strebus dimepate</i> et <i>Trophis montana</i>	V011, V012, V013, V018, V019, V033, V034, V035, V036, V037, V040, V042, V063, V092		
	2	<i>Dypsis ampasidavae</i> et <i>Grangeria porosa</i>	V003, V004, V014, V016, V020, V021, V030, V031, V039, V045, V055, V056, V077, V081		

**Tableau 3.** Synthèse sur les caractères stationnels, floristiques et structuraux des quatre stades de succession végétale.

Stades	Stade A	Stade B	Stade C	Stade D
	<b>Richesse floristique</b>			
Nombre de familles	74	78	73	104
Nombre de genres	189	242	210	348
Nombre d'espèces	270	483	388	966
	<b>Diversité floristique</b>			
Densité linéaire spécifique (Nombre d'espèces/100 m)	45,70 (±10,39)	55,77 (±11,29)	50,71 (±14,86)	66,25 (±13,6)
Diversité de Shannon	4,63 (±0,47)	5,12 (±0,35)	4,82 (±0,54)	5,39 (±0,51)
Equitabilité	0,84 (±0,04)	0,88 (±0,02)	0,86 (±0,05)	0,89 (±0,06)
	<b>Types biologiques (%)</b>			
Mégaphanéophytes (Me)	22,58	33,4	33,43	36,8
Mésophanéophytes (me)	18,95	19,9	14,93	21,2
Microphanéophytes (mi)	21,37	23,5	26,87	23,5
Nanophanéophytes (na)	2,42	1,4	2,99	1,2
Chaméphytes (Ch)	7,66	4,00	5,97	3,10
Hémicryptophytes (Hc)	3,63	1,40	3,28	1,30
Cryptophytes (C)	2,42	1,40	0,60	0,40
Thérophytes (Th)	3,23	0,70	1,18	0,20
Epiphytes (E)	0,81	0,70	0,90	1,80
Lianes (L)	16,94	13,50	9,85	10,50
	<b>Types comportementaux (%)</b>			
Espèces rudérales	37,34	7,45	4,38	4,26
Espèces pionnières	52,05	30,61	27,01	19,14
Espèces forestières primaires	10,61	61,91	68,61	77,60
	<b>Caractères structuraux</b>			
Hmax (m)	4,29 (±1,87)	9,43 (±1,1)	11,10 (±1,84)	14,29 (±2,4)
Rugosité	1,26 (±0,15)	1,45 (±0,1)	1,62 (±0,27)	1,7 (±0,34)
Nombre d'individus semenciers	74 (±22,2)	444,5 (±9,71)	584,41 (±12,54)	768 (±13,37)
G (m <sup>2</sup> /ha)	0,49 (±0,28)	7,43 (±0,1)	14,19 (±0,2)	25,72 (±0,33)
V (m <sup>3</sup> /ha)	3,16 (±1,81)	52,54 (±9,6)	73,40 (±12,54)	250,95 (±87,06)

décrits par leur profil structural et leur diagramme de recouvrement, présentés dans la Figure 4.

#### **Stade A : Stade jeune jachère pionnière (0 à 10 ans)**

Il correspond au groupe floristique à *Harungana madagascariensis* et à *Trema orientalis*. Il est constitué d'une végétation secondaire basse, discontinue (de 1 à 1,5 m) dite *matrangy*, âgée de 0 à 3 ans, dominée par des herbacées, ainsi que d'une formation arbustive de 2 à 8 m de haut, dite *trematrema*, âgée de 3 à 10 ans. La stratification de la végétation n'est pas bien définie. Les individus semenciers y sont rares, avec une faible potentialité en bois (3,1 m<sup>3</sup>/ha) et une surface terrière réduite. La flore y est la moins riche et la moins diversifiée. Les espèces rudérales telles que *Solanum mauritanum* (Solanaceae), *Heliotropium indicum* (Boraginaceae), *Clidemia hirta* (Melastomataceae), *Clitoria lasciva* (Fabaceae), *Urena lobata* (Malvaceae) et les pionnières telles que *Bremeria pervillei*

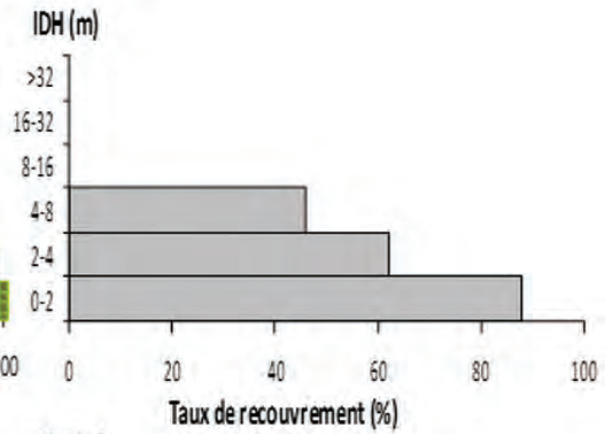
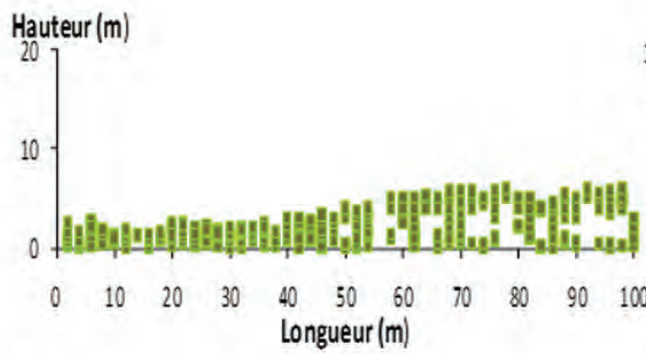
(Rubiaceae), *Ficus lutea* (Moraceae), *Harungana madagascariensis* (Hypericaceae) et *Trema orientalis* (Cannabaceae) y sont très abondantes. Ce stade est colonisé par des lianes et des herbacées à cycle court (Thérophytes [Th], Cryptophytes [C] et Hémicryptophytes [Hc]).

#### **Stade B : Stade jachère intermédiaire pré-forestière (10 à 20 ans)**

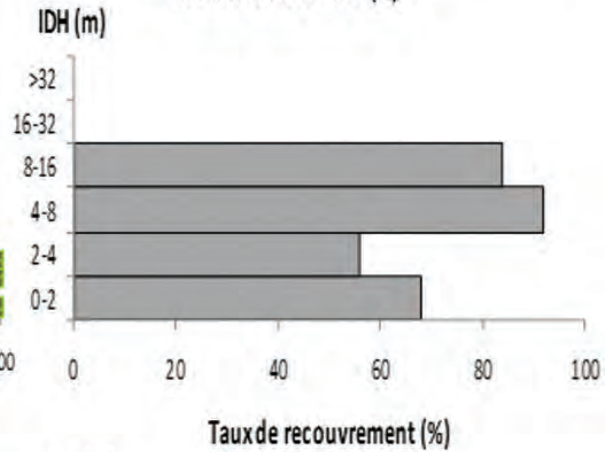
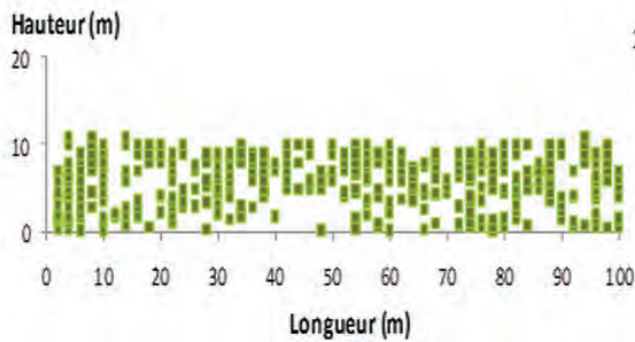
Deux groupes floristiques ont été rattachés à ce stade et en constituent deux variantes. L'une est la variante à *Ixora cf. platythyrsa* et *Macphersonia gracilis*, et l'autre est celle à *Orfilea multispicata* et *Monanthotaxis pilosa*. La végétation secondaire à ce stade est arborescente, d'environ 7 à 11 m de haut, représentée par des *trematrema* âgées et/ou des *savoka*.

Elle présente trois strates, ainsi qu'une canopée homogène, relativement plate et régulière. Les semenciers commencent à être présents, mais à potentialité en bois encore faible. La flore y est

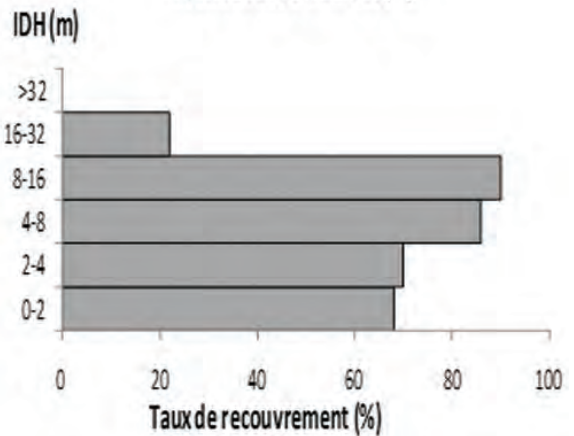
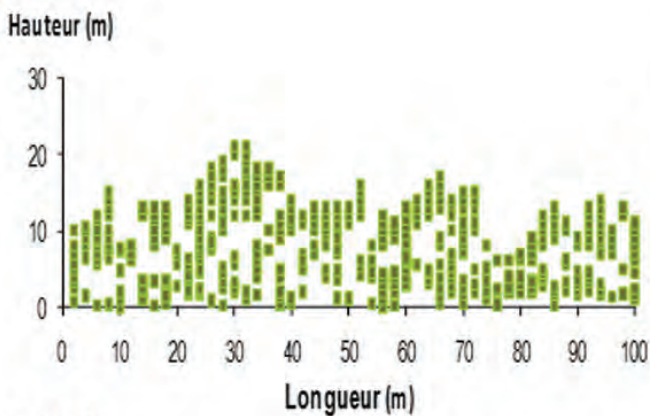
**STADE A**



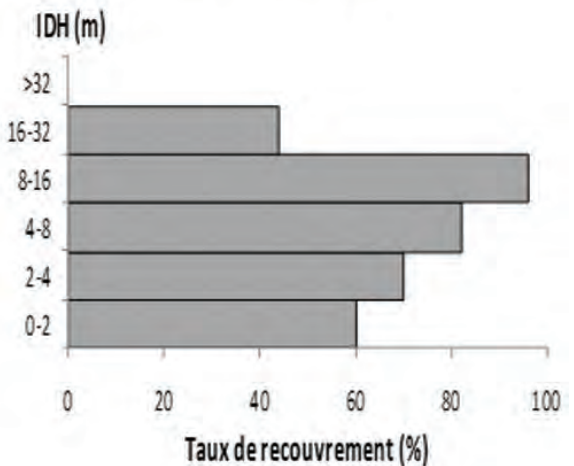
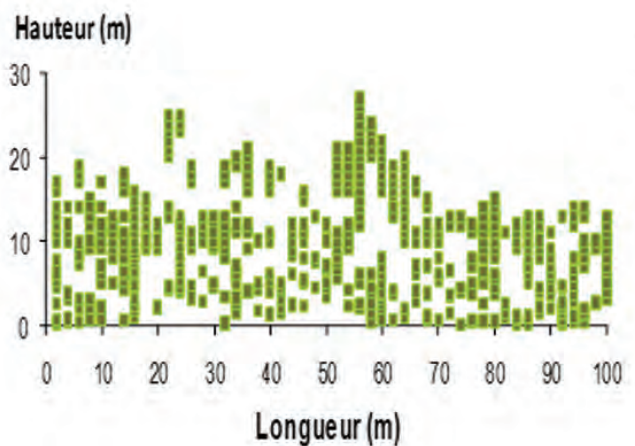
**STADE B**



**STADE C**



**STADE D**



**Figure 4.** Exemples de profils structuraux (à gauche) et diagrammes de recouvrement (à droite) de la végétation des 4 stades de la succession végétale (IDH : Intervalle de Hauteur).

plus riche et plus diversifiée que celle du stade A. Des espèces forestières telles que *Masoala madagascariensis* (Arecaceae), *Symphonia ambanjensis* (Clusiaceae), *Mammea cecystrae* (Calophyllaceae), *Cedrelopsis trivalvis* (Rutaceae), *Polycardia libera* (Celastraceae), *Breonia sambiranensis* (Rubiaceae) et *Xylopiya ambanjensis* (Annonaceae) apparaissent massivement tandis que la proportion des rudérales et des pionnières diminue. Des lianes et herbacées à cycle de vie court (Th, C, Hc) y sont moins nombreuses et les phanérophytes augmentent en proportion.

### **Stade C : Stade jachère forestière âgée (20 à 30 ans)**

Ce stade correspond au stade à *Mascarenhasia arborescens* et *Xyloolaena sambiranensis*, représenté par des formations dites *savo-mody*. La végétation est de type secondaire forestier, à canopée irrégulière, haute de 9 à 13 m. La végétation a une structure plus complexe, organisée en trois strates. Elle est également marquée par une augmentation en nombre et en taille des individus semenciers, avec une potentialité en bois moyenne et une surface terrière plus élevée que celles au stade B. Cependant, la flore est moins riche et moins diversifiée que celle du stade B. Les espèces rudérales et pionnières ne cessent de se raréfier au profit des espèces forestières primaires (68,6 %) telles que *Xyloolaena sambiranensis*, *X. richardii*, *Sarcolaena multiflora* (Sarcolaenaceae), *Uapaca ambanjensis* (Phyllanthaceae), *Pandanus sambiranensis*, *P. vandamii* (Pandanaceae). Les phanérophytes sont encore plus abondants (78,5 %) tandis que les lianes s'appauvrissent (9,9 %).

### **Stade D : Stade forêt pseudo-climacique (de plus de 30 ans)**

Trois groupes floristiques ont été rattachés à ce stade et en constituent des variantes : la variante à *Canarium madagascariense* et *Memecylon pterocladum*, la variante à *Streblus dimepate* et *Trophis montana* et la variante à *Dypsis ampasindavae* et *Grangeria porosa*. Ce stade, correspondant à une végétation nommée *ala velogno*, est constitué de formations forestières structurées en trois strates, presque similaires à une végétation climacique. La hauteur moyenne de la canopée est de 12 à 18 m et les émergents peuvent atteindre 32 m. Ce stade est très riche en semenciers et possède une potentialité en bois élevée (251 m<sup>3</sup>/ha), occupant une grande

surface terrière (25,7 m<sup>2</sup>/ha). La flore y est également riche et diversifiée. Elle est essentiellement formée d'espèces forestières telles que *Brachylaena merana* (Asteraceae), *Calophyllum paniculatum* (Clusiaceae), *Canarium madagascariense* (Burseraceae), *Dypsis ampasindavae*, *Ravenea sambiranensis* (Arecaceae), *Mauloutchia chapelieri* (Myristicaceae), *Memecylon amoenum* (Melastomataceae), *Olea cf. madagascariensis* (Oleaceae), *Streblus dimepate* et *Trilepisium madagascariense* (Moraceae) et de quelques pionnières cicatriciennes comme *Aphloia theiformis* (Aphloiaceae), *Erythroxyllum sphaeranthum* (Erythroxylaceae), *Psorospermum sambiranense* (Clusiaceae) et *Ixora hookeri* (Rubiaceae). Ces espèces amènent des proportions élevées de phanérophytes. Ce stade se distingue par l'apparition des épiphytes (1,1 %) par rapport aux autres stades.

### **Une évolution progressive de la végétation secondaire**

La variation des valeurs des paramètres floristiques et des paramètres structuraux (Tableau 3) entre les quatre stades mettent en évidence l'évolution de la végétation secondaire après l'abandon de la culture.

### **Evolution des paramètres floristiques**

Au cours de la succession végétale, des changements de la flore s'instaurent en fonction de la capacité des espèces à exploiter les ressources et à coloniser le milieu (Figure 5). L'enrichissement et la diversification de la flore indiquent une recolonisation progressive de la végétation forestière dans les jachères. En effet, la richesse et la diversité floristique augmentent du stade jeune jachère pionnière (stade A) au stade jachère intermédiaire pré-forestière (stade B), justifié par une augmentation significative de la densité linéaire spécifique (de 46 à 56 espèces/100 m) et de la diversité spécifique de Shannon (de 4,63 à 5,12) (Tableau 3). Ces dernières diminuent légèrement au stade jachère âgée forestière (stade C), présentant ensuite un maximum au dernier stade avec 66 espèces/100 m et une diversité de Shannon de 5,39. Par ailleurs, les espèces rudérales, à cycle de vie court et les espèces pionnières, à durée de vie plus longue, sont les premières à s'implanter sur les parcelles abandonnées à la jachère. Celles-ci disparaissent progressivement au cours de la reconstitution forestière. A l'inverse, les espèces forestières (constituées principalement de phanérophytes)



commencent à apparaître massivement au stade B et augmentent progressivement en proportion jusqu'au dernier stade en supplantant les espèces rudérales et pionnières.

### Evolution des paramètres structuraux

Du point de vue structural, la végétation devient de plus en plus haute, au cours de la succession (Figure 6). La stratification est plus simple (herbacée

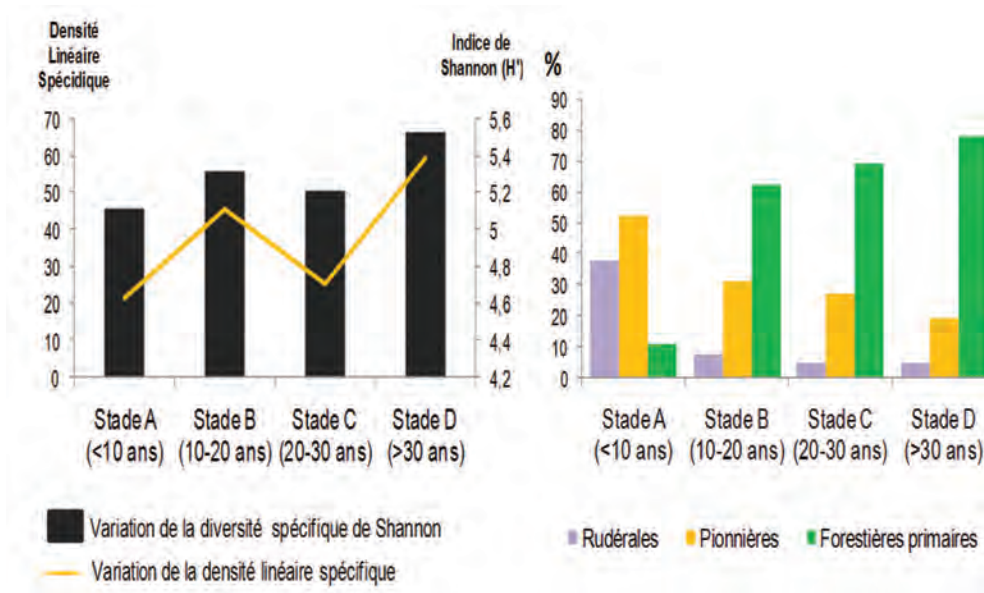


Figure 5. Evolution de la richesse, de la diversité spécifique de Shannon (à gauche), du pourcentage des types comportementaux (à droite).

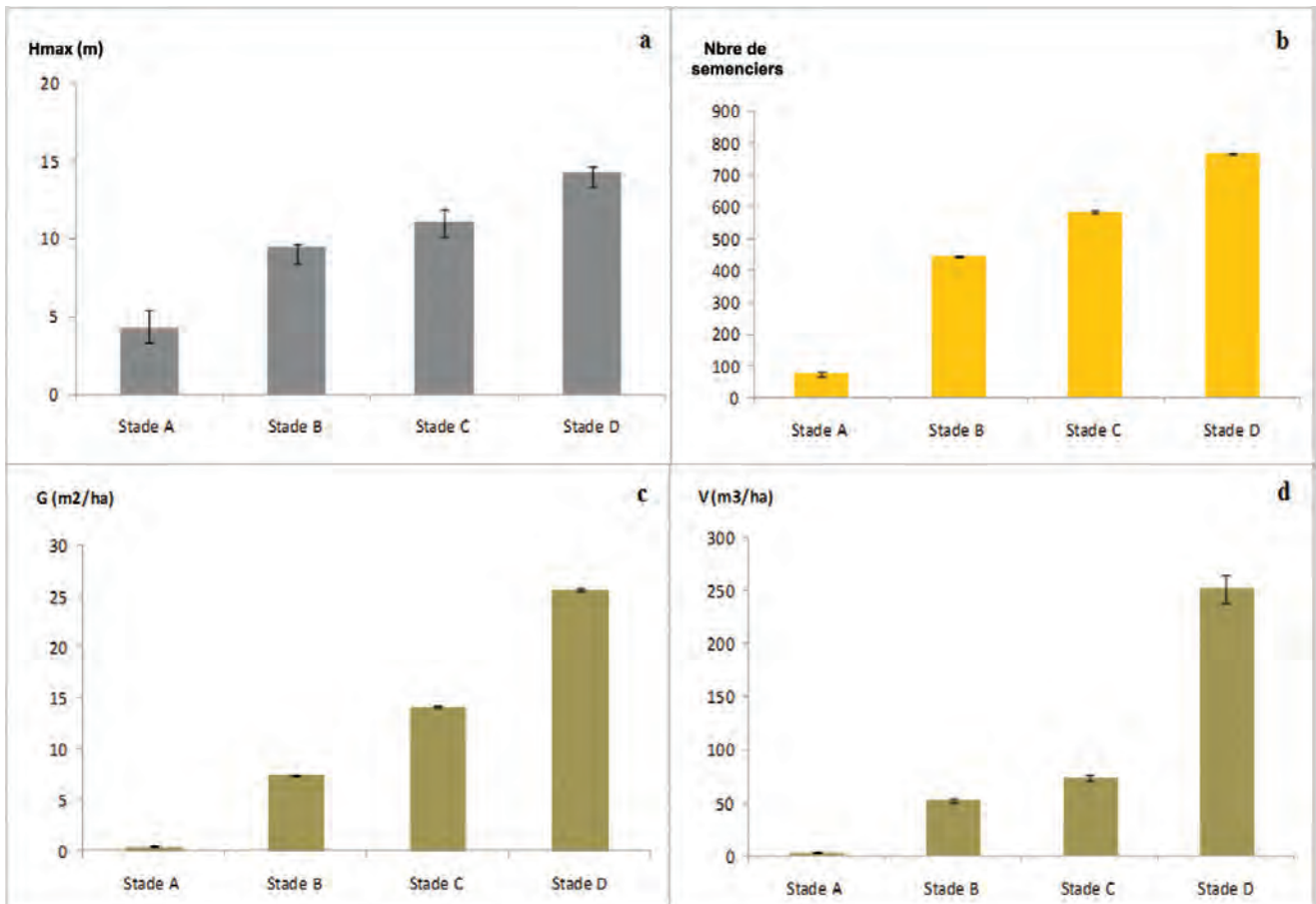


Figure 6. Variation de la moyenne des hauteurs maximales (Hmax) (a), de la richesse en semenciers par hectare (b), de la surface terrière (c), et du biovolume (d) entre les quatre stades de la succession végétale.

et arbustive) dans les jeunes stades et devient plus complexe (arbustive et/ou arborescente et arborée) dans les stades plus âgés. Le développement progressif des peuplements arborescents et arborés, du stade A au stade D est responsable de cette augmentation de la hauteur de la végétation et celle de l'enrichissement en individus semenciers. Les espèces forestières primaires et/ou espèces pionnières du stade B s'accroissent et se développent pour occuper des strates plus hautes, d'où la présence d'une canopée de plus en plus évidente dans les stades plus âgés. Cette évolution de la structure, accompagnée d'une augmentation en taille du peuplement ligneux, tend à la restitution d'une structure quasi-similaire à celle de la forêt originelle.

## Discussion

### Evolution de la flore et de la végétation

Au cours de la reconstitution forestière, le changement de la flore et de la structure de la végétation est fonction de la capacité des espèces à s'adapter aux conditions du milieu et à leur capacité à exploiter les ressources abiotiques. Les espèces rudérales et pionnières héliophiles, à croissance rapide et à dispersion efficace sont les premières à coloniser les jeunes stades post-culturels. L'installation de ces dernières favoriserait, selon Somé & De Blic (1967), l'amélioration progressive de la structure du sol et l'installation des nouveaux taxa, d'où l'augmentation de la densité linéaire spécifique et de la diversité floristique dans les vingt premières années après abandon de culture.

Ensuite, au cours de la reconstitution, les espèces rudérales à cycle de vie court disparaissent naturellement en absence des conditions favorables au recrutement de nouveaux individus, notamment la baisse de la luminosité. Les pionnières à cycle plus long persistent plus longtemps mais ne tolèrent plus les conditions microclimatiques et édaphiques du milieu lors de son évolution. Sous l'effet de la compétition inter-spécifique, elles sont alors supplantées par les espèces forestières primaires issues de l'expression des réserves de graines, des rejets de souches et/ou des diaspores disséminés (Alexandre, 1989 ; Fournier *et al.*, 2001). Au stade pseudo-climacique ou stade D, les espèces forestières primaires trouvent dans leur environnement les conditions optimales à leur installation et leur maintien (sol humifère, ombrage,...), expliquant ainsi une richesse et une diversité floristique élevées à ce stade.

En ce qui concerne la physiognomie de la végétation, une augmentation de la hauteur de la végétation au cours de la reconstitution et une évolution de la structure régulière et uniforme de la végétation des jeunes stades vers une structure irrégulière dans les stades plus âgés ont été constatées. La canopée presque absente dans les jeunes jachères de moins de 10 ans devient de plus en plus évidente et sa structure de plus en plus irrégulière dans les stades plus âgés. En effet, les espèces forestières primaires et/ou espèces pionnières du stade jachère intermédiaire pré-forestière s'accroissent et s'épanouissent de manière à quitter la strate intermédiaire pour occuper des strates plus hautes dans les stades plus âgés. Par ailleurs, l'augmentation en nombre et en taille du peuplement ligneux, constitué d'espèces forestières, est responsable de l'enrichissement en semenciers au cours de la succession en vue de restituer une structure quasi similaire à celle de la forêt primaire.

### Reconstitution naturelle post-culturelle de la végétation dans la presqu'île d'Ampasindava

A partir de la description des caractères physiognomiques et floristiques de chaque stade, nous avons essayé de reconstituer un modèle hypothétique de la dynamique végétale en un intervalle de 0 à 30 ans pour la presqu'île d'Ampasindava (Figure 7). Il exprime une évolution progressive de la végétation suite à une culture sur abattis-brulis de forêt primaire, dans les trois massifs (Bongomirahavavy, Andranomatavy, Betsitsika).

Ce modèle présente des similarités avec celui de toutes les zones tropicales humides, telles qu'ont décrit Aubreville (1947), Lebrun & Gilbert (1954), Schnell (1976) et Kahn (1982). En comparant les différents stades identifiés dans la presqu'île d'Ampasindava avec ceux trouvés par ces auteurs, le premier stade correspondrait au stade herbacé, quelque peu arbustif pionnier. Le second stade conviendrait au stade arbustif et arborescent. Quant au troisième stade, il correspondrait à un stade arborescent et arboré et finalement le dernier stade, similaire au climax, constituerait le stade arboré.

De plus, le stade jeune jachère pionnière (stade A) à Ampasindava présente les mêmes espèces caractéristiques (*Trema orientalis*, *Harungana madagascariensis*, *Solanum mauritanum*) que les recrues herbacées identifiées par Rasolofoarinoro (2001) à Andasibe-Périnet, et le *trematrema* décrit par Razanadravao (1997) à Mananara-Nord. Effectivement, à raison de leur forte capacité de

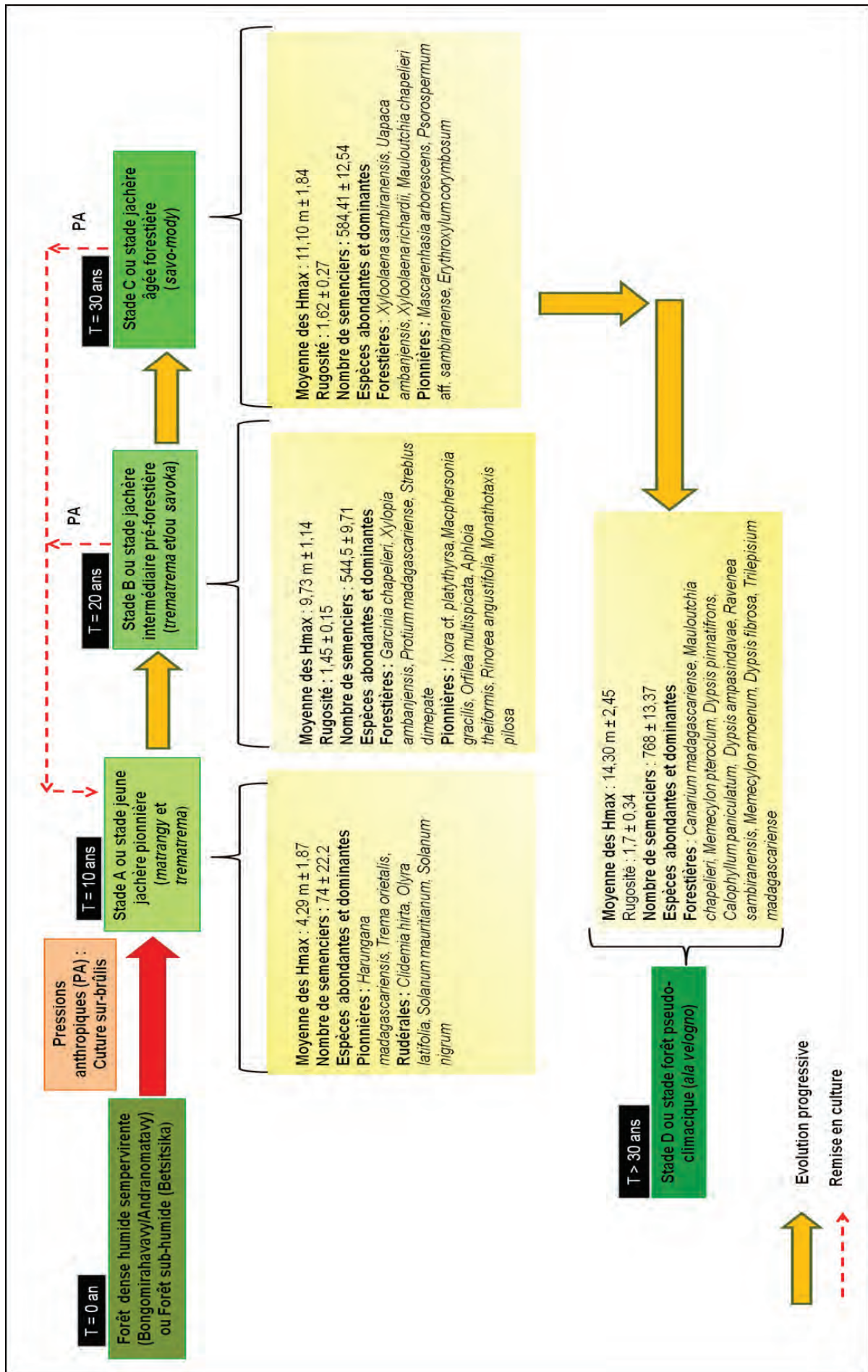


Figure 7. Modèle synthétique de la dynamique végétale après défrichement et abandon de culture dans la presqu'île d'Ambohitra ; cas d'une évolution progressive.

dispersion, les espèces rudérales et pionnières ont une distribution nettement plus grande que les espèces climaciques. Elles sont alors capables de coloniser rapidement les espaces vides suivant les conditions du milieu, expliquant ainsi la ressemblance floristique entre ces sites. Cependant, les stades arbustifs, arborescents et arboré de la presqu'île possèdent leur propre espèces caractéristiques, leur distinguant des *savoka* et recrues arbustifs et arborés de Vohimana (Hasiniaina, 2007) et d'Andasibe-Périnet (2001) (Tableau 4). En effet, cette différence peut être expliquée, d'une part, par la diversité des réserves de graine du sol, dont la nature est fonction de la formation défrichée à l'origine de la jachère (Alexandre, 1989 ; Dupuy, 1998). D'autre part, elle peut être due à la diversité des espèces disséminées provenant des formations végétales situées à proximité. En outre, l'évolution de la richesse spécifique au cours de la succession végétale à Ampasindava

se distingue par une réduction du nombre d'espèces dans le stade jachère âgée forestière (Figure 8, Tableau 5). Ceci n'a pas été remarqué, ni dans les *savoka* âgée de la Biosphère de Mananara-Nord, ni dans les recrues arborés d'Andasibe-Périnet, ni dans les *savoka* arborées de Vohimana.

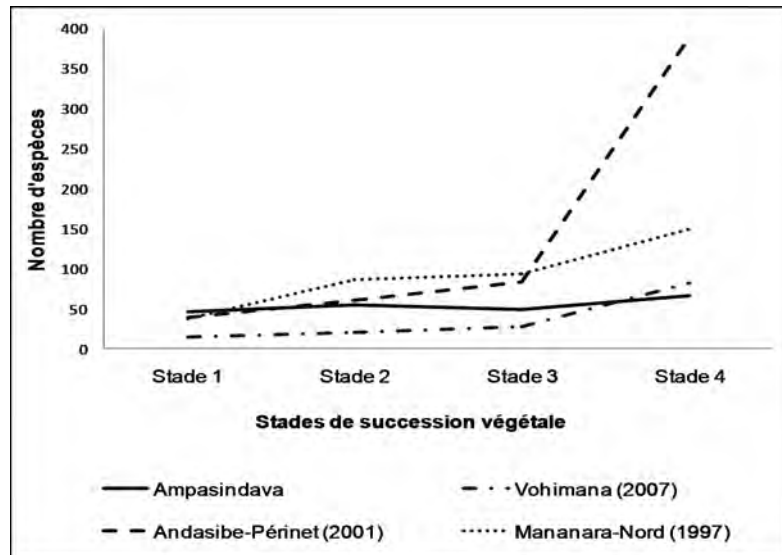


Figure 8. Comparaison de l'évolution de la richesse spécifique durant la reconstitution végétale entre différents sites à Madagascar.

Tableau 4. Comparaison entre les espèces caractéristiques des stades arbustifs, arborescents et arborés de la succession végétale dans différents sites à Madagascar.

Presqu'île d'Ampasindava (Domaine du Sambirano)	Stades	Jachère intermédiaire pré-forestière (arbustive)	Jachère âgée forestière (arborescente-arborée)
	Taxa caractéristiques	<i>Ixora cf. platythyrsa</i> , <i>Garcinia chapelierii</i> , <i>Orfilea multispicata</i> , <i>Monanthes pilosa</i>	<i>Xylocopa sambiranensis</i> , <i>Mascarhenasia arborescens</i>
Vohimana (Intermédiaire entre Domaine du Centre de moyenne altitude et Domaine de l'Est de basse altitude), Hasiniaina, 2007	Stades	Savoka arbustive	Savoka arborée
	Taxa caractéristiques	<i>Croton mongue</i> , <i>Trema orientalis</i> , <i>Psidium altissimum</i> , <i>Fromomum angustifolium</i> , <i>Rubus mollucanus</i> , <i>Imperata cylindrica</i>	<i>Harungana madagascariensis</i> , <i>Croton mongue</i> , <i>Ocotea cymosa</i> , <i>Eugenia emirnensis</i>
Andasibe-Périnet (Domaine de moyenne altitude) Rasolofoharino, 2001	Stades	Recru arbustif	Recru arboré
	Taxa caractéristiques	<i>Harungana</i> , <i>Ravensara</i> , <i>Gaertnera</i> , <i>Weinmannia</i>	<i>Gaertnera</i> , <i>Weinmannia</i>

Tableau 5. Comparaison de l'appellation de quatre stades de succession végétale dans différents sites à Madagascar.

Stade de succession	Presqu'île d'Ampasindava	Vohimana (2007)	Andasibe-Périnet (2001)	Mananara-Nord (1997)
Stade 1	Jeune jachère pionnière (herbacée et arbustive)	Savoka herbacée	Recru herbacé	<i>Matrangy</i> (herbacée) et <i>trematrema</i> (arbustive)
Stade 2	Jachère intermédiaire pré-forestière (arbustive)	Savoka arbustive	Recru arbustif	Savoka arbustive-arborescente
Stade 3	Jachère âgée forestière (arborescente-arborée)	Savoka arborée	Recru arboré	Savoka âgée (arborée)
Stade 4	Forêt pseudo-climacique	Forêt primaire	Forêt naturelle	Forêt primaire

## Conclusion

Cette étude nous a permis de comprendre le processus de secondarisation de la végétation dans la presqu'île d'Ampasindava. Les résultats nous ont montré une possibilité de succession secondaire naturelle allant dans le sens d'une reconstitution de la végétation après abandon de culture. Les différents stades reflètent une évolution progressive de la végétation dont la physionomie est conforme à celle observée dans les zones tropicales humides.

Les conclusions de cette étude constituent également une source d'information pour des activités de gestion et de conservation, comme celles menées par le projet *Managed Resources Protected Areas* (MRPA) dans la région. En effet, ce dernier œuvre pour la mise en place et la conservation d'une Nouvelle Aire Protégée de la catégorie V (Paysage terrestre ou marin protégé) et VI (Aire Protégée de ressources naturelles gérée) de l'UICN. Aussi, les données fournies par cette étude peuvent, d'une part, contribuer à la gestion des cultures sur brûlis ou *tavy*, par la valorisation rationnelle et l'optimisation maximale du système de culture itinérante. D'autre part, elles peuvent être utiles dans la délimitation des zones prioritaires de conservation et l'élaboration du plan d'aménagement et de gestion. En outre, elles peuvent servir à sensibiliser la population locale sur l'importance de conserver les forêts primaires et secondaires afin de favoriser la résilience du paysage forestier et la pérennisation des ressources naturelles. Dans cette optique, le potentiel d'évolution progressive de la végétation post-culturelle devrait permettre l'instauration des corridors biologiques forestiers pour assurer la connectivité entre les principaux massifs (Bongomirahavavy et Andranomatavy). Ceci favorisera ainsi les échanges génétiques entre la faune et la flore.

Par ailleurs, cette étude est l'une des pionnières réalisées dans le Domaine du Sambirano en ce qui concerne la dynamique post-culturelle de la végétation. Ces données pourront servir de référence quant à l'étude de la reconstitution naturelle dans le reste du Sambirano, et ce, entre autre, dans la partie basse altitude du massif du Manongarivo. Toutefois, pour toute étude ultérieure, il serait intéressant de caractériser la capacité de régénération des parcelles abandonnées suivant le degré de perturbation (nombre de cycles culturels et mode d'utilisation du sol) qui influence la structure du sol, mais également en mettant l'accent sur la nature, l'expression et le rôle du potentiel séminal externe (diaspores). Ceci permettrait de mieux comprendre l'évolution des

systèmes écologiques et de mieux les favoriser en choisissant les bonnes alternatives techniques de réhabilitation.

## Remerciements

Nous tenons à remercier le Ministère de l'Environnement, de l'Ecologie et de la Mer de nous avoir autorisé la réalisation de ce travail. Cette étude a été rédigée dans le cadre d'une collaboration entre l'Université d'Antananarivo (Département de Biologie et Ecologie Végétales), les Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève, l'Association Famelona et l'Association Vahatra. Nous remercions la fondation Vontobel en Suisse pour son soutien logistique et financier. Sincères remerciements à Nathalie Rasolofo et Hélène Ralimanana pour leurs commentaires et critiques constructifs. Nos reconnaissances s'adressent également aux éditeurs du présent article.

## Références bibliographiques

- Alexandre, D. L. 1989.** Dynamique de la régénération naturelle en forêt dense de Côte d'Ivoire. *Cahier ORSTOM, Série Biologie*, 8(3): 261-266.
- Ammann, M. Y. 2011.** La presqu'île d'Ampasindava (Nord-ouest de Madagascar) : Une région mal connue et menacée, capitale pour la compréhension et la mise en place de la flore du Domaine du Sambirano. Mémoire de Master, Université de Genève, Genève.
- Aubreville. 1947.** Les brousses secondaires en Afrique équatoriale. *Bois et Forêt des Tropiques*, 2: 24-49.
- Braun Blanquet, J. 1965.** *Plant sociology: The study of plant communities*. Hafner, London.
- Budowski, G. 1970.** The distinction between old secondary and climax species in tropical Central American forest. *Tropical Ecology*, 11: 44-48
- Chatelain, C. 1996.** Possibilités d'application de l'imagerie satellitaire à haute résolution pour l'étude des transformations de la végétation en Côte d'Ivoire forestière. Thèse de Doctorat. Université de Genève, Genève.
- Cornet, A. & Guillaumet, J.-L. 1976.** Divisions floristiques et étages de végétation à Madagascar. *Cahier ORSTOM, Série Biologie*, 6(1): 35-40.
- Dufrene, M. & Legendre, P. 1997.** Species assemblages and indicator species: The need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs*, 67: 345-366.
- Dupuy, B. 1998.** *Base pour une sylviculture en forêt dense tropicale humide africaine*. Centre de Coopération Internationale en Recherche Agronomique pour le Développement, Montpellier.
- Fournier, A., Floret & C. Gnahoua, G.-M. 2001.** Végétation des jachères et succession post-culturelle en Afrique tropicale. In *La jachère en Afrique tropicale. Dossier*

- MAB 16, eds. C. Floret, R. Pontanier & G. Serpentier, pp. 123-168. UNESCO, Paris.
- Gautier, L., Chatelain, C. & Spichiger, R. 1994.** Presentation of a releve method for vegetation studies based on fine-scale satellite high-resolution satellite imagery. In *Proceedings of XIII<sup>th</sup> plenary meeting of AETFAT*, eds. J. H. Seyani & A. C. Chikuni, pp.1339-1350. National Herbarium and Botanic Gardens of Malawi, Zomba.
- Gounot, M. 1969.** *Méthode d'étude quantitative de la végétation*. Masson et Compagnie, Paris.
- Hasiniaina, M. H. Z. 2007.** Inventaire et typologie des formations végétales de Vohimana en vue d'une restauration écologique. Mémoire de DEA, Département de Biologie et Ecologie Végétales, Université d'Antananarivo, Antananarivo.
- Horn, H. S. 1966.** Measurement of "overlap" in comparative ecological studies. *American Naturalist*, 100: 419-424.
- Humbert, H. 1955.** Les territoires phytogéographiques de Madagascar. *Année Biologique*, série 3, 31: 439-448.
- Kahn, F. 1982.** *La reconstitution de la forêt tropicale humide, Sud-ouest de la Côte d'Ivoire*. Office de la Recherche Scientifique et Technique d'Outre-Mer, Paris.
- Lebrun, J. 1947.** *A propos des formes biologiques en régions tropicales*. Académie Royal des Sciences d'Outre-mer, Bruxelles.
- Lebrun, J. & Gilbert, G. 1954.** *Une classification écologique des forêts du Congo. Série Scientifique 63*, Institut National pour l'Etude Agronomique du Congo Belge, Bruxelles.
- Madagascar Catalogue. 2015.** *Catalogue of the vascular plants of Madagascar*. Missouri Botanical Garden, St. Louis & Antananarivo. [<http://www.efloras.org/madagascar>. Accession : août 2015].
- Madiomanana, C. 2010.** Caractérisation des groupes floristiques de la Presqu'île d'Ampasindava. Cas des massifs forestiers d'Ambohimirahavavy et de Betsitsika (Région DIANA). Mémoire de DEA, Département de Biologie et Ecologie Végétales, Université d'Antananarivo, Antananarivo.
- Moat, J. & Smith, P. 2007.** *Atlas of the vegetation of Madagascar*. Royal Botanical Gardens, Kew.
- Rasoanaivo, N. S. 2014.** Les successions post-culturelles dans la presqu'île d'Ampasindava, Domaine du Sambirano, Nord-ouest de Madagascar. Mémoire de DEA, Département de Biologie et Ecologie Végétales, Université d'Antananarivo, Antananarivo.
- Rasolofoharino. 2001.** Successions végétales post-culturelles dans la région d'Andasibe-Périnet. In *Société paysannes, transition agraires et dynamique écologiques dans le Sud-ouest de Madagascar*, eds. S. Razanaka, M. Grouzis, P. Milleville, B. Moizo & C. Aubry, pp. 315-326. CNRE/IRD, Antananarivo.
- Raunkiaer, C. 1905.** Types biologiques pour la géographie botanique. *Bulletin Académie Recherches Scientifiques*, 5: 347-437.
- Razafimamonjy, D. 1987.** Contribution à l'étude de la dynamique du savoka dans la région de Ranomafana Ifanadiana. Mémoire de DEA, Département de Biologie et Ecologie Végétales, Université d'Antananarivo, Antananarivo.
- Razanadravao, M. J. 1997.** Etude phytoécologique des savoka dans la Réserve de Biosphère de Mananara-Nord. Mémoire de DEA, Département de Biologie et Ecologie Végétales, Université d'Antananarivo, Antananarivo.
- Richards, P. W. 1952.** *The tropical rain forest: An ecological study*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Roger, E. & Rabarison, H. 2000.** Etude sur la politique de la conservation des ressources humaines à Madagascar. Rapport non publié. Reniala, Antananarivo. [[http://madadoc.irenala.edu.mg/v02973\\_ETU.pdf](http://madadoc.irenala.edu.mg/v02973_ETU.pdf), Accession : mars, 2014]
- Schnell, R. 1976.** *Introduction à la phytogéographie des pays tropicaux*. Bordas, Paris.
- Shannon, C. E. & Weaver, W. 1949.** *The mathematical theory of communication*. The University of Illinois Press, Urbana.
- Somé, A. & De Blic, P. 1967.** Différenciation structurale et distribution de la matière organique, de ses fractions et de leur niveau de minéralisation, dans les jachères : Le rôle des espèces clefs de la jachère au Burkina Faso (*Andropogon* spp.). In *La jachère en Afrique tropicale*, eds. C. Floret, R. Pontanier & G. Serpentier, pp. 47-60. UNESCO, Paris.
- Tahinarivony, A. J. 2010.** Caractérisation écologique de la végétation dans la presqu'île d'Ampasindava. Diplôme Mémoire de DEA, Département de Biologie et Ecologie Végétales, Université d'Antananarivo, Antananarivo.
- Tahinarivony, A. J., Rasoanaivo, N. S., Ranirison, P., Rasolofo, N. & Gautier, L. 2015.** Historique de la colonisation du milieu de la presqu'île d'Ampasindava : Transformations du paysage et système de conservation. *Madagascar Conservation & Development*, 10(2): 77-84.