

INFLUENCE DES PRATIQUES CULTURALES ET DU MILIEU SUR LA DIVERSITÉ
DES JACHÈRES D'ORIGINE FORESTIÈRE (HAUTES-TERRES, MADAGASCAR)R. J. RANDRIAMALALA^{1, 2, 3}, G. SERPANTIÉ¹ & S. M. CARRIÈRE¹

SUMMARY. — *Influence of agricultural practices and ecological environment on the diversity of the fallows of forest origin (Highlands, Madagascar).* — The present study relates to the fallow (*kapoka*) of forest origin in western edge of the forested “corridor” Ranomafana-Andringitra on the Malagasy Highlands. The objectives of this research were to characterize the evolution of the vegetation in the fallows and to describe the cultivation parameters and those related to the ecological environment in order to determine those which could influence the dynamics of succession. A synchronic approach was adopted: 14 fallow fields of different ages were retained. Formal investigations and pedological studies were carried out in the fields. The results showed that: (1) the fallow vegetation can be in a progressive evolution leading to a shrubby and wooded vegetation when intensity of exploitation, characterized by the cumulated duration of the cultivated period, mode of tillage, and the age of the fallow, is weak; on the other hand when intensity of exploitation is high the regressive evolution leading to a grassy formation of pseudo-steppic type occurs; (2) vegetation diversity within each field in fallow is low (from 3 to 41 species), whereas when scale is changed, total diversity for the 14 fields is much more important (107 species).

RÉSUMÉ. — La présente étude concerne les jachères (*kapoka*) d'origine forestière en lisière ouest du « corridor » forestier Ranomafana-Andringitra sur les Hautes-Terres malgaches. Les objectifs de cette recherche sont de caractériser l'évolution de la végétation dans les jachères et de décrire les paramètres culturels et liés à la station, afin de déterminer ceux qui pourraient influencer la dynamique de succession. Une approche synchronique a été adoptée : 14 parcelles d'âges différents ont été retenues. Des enquêtes formelles et des études pédologiques ont été effectuées dans les parcelles. Il ressort des résultats que : (1) la végétation des jachères peut évoluer d'une manière progressive si l'intensité d'exploitation, caractérisée par la durée cumulée de la phase culture, le mode de préparation du sol, et l'âge de la jachère, est faible, sinon, c'est l'évolution régressive aboutissant à une formation herbeuse de type pseudo-steppe qui l'emporte ; (2) la diversité végétale au sein de chaque parcelle en jachère est faible (de 3 à 41 espèces), alors que si l'on change d'échelle, la diversité totale pour les 14 parcelles est beaucoup plus importante (107 espèces).

Les études des formations végétales consécutives à l'agriculture sur brûlis en zone de forêt humide sont nombreuses : Awetto (1981), Mitja & Hladik (1989), De Rouw (1991), Sarrailh (1991), Mitja & Puig (1993), Guelly (1993) et Carrière *et al.* (2002). Les modes de défrichement (Mitja & Puig, 1993) et de préparation du sol (De Rouw, 1991), les pratiques culturelles et les coupes sélectives (Mitja & Hladik, 1989 ; Carrière *et al.*, 2002a, b) sont des facteurs déterminants dans l'installation et dans l'évolution de la végétation pionnière. L'environnement immédiat joue également un rôle sur la reconstitution de la végétation en particulier la proximité aux sources de graines (Mitja & Hladik, 1989).

¹ Programme Gerem-Fianarantsoa (Cnre/Ird), BP 434, Tsiadana, Route d'Ambohipo, 101 Antananarivo, Madagascar.

² Université d'Antananarivo, Faculté des Sciences, Ankatso, BP 906, 101 Antananarivo, Madagascar.

³ Auteurs correspondants : ramarolanonana@yahoo.fr, stephanie.carriere@ird.fr

Qu'en est-il à Madagascar où la culture sur brûlis ou *tavy*, est depuis longtemps évoquée pour être la principale cause de la déforestation des forêts humides (Humbert, 1927) ? La littérature disponible sur la végétation secondaire (*savoka*) issue de cette pratique met généralement l'accent sur la description des différents stades de successions végétales post-culturelles et des spécificités malgaches (Razafimamonjy, 1987 ; Rasolofoharino *et al.*, 1997 ; Razanadravao, 1997). Rares sont les études, qui prennent en compte les détails du passé culturel (Styger *et al.*, 2006) et les facteurs écologiques liés à la station, la plupart les étudient séparément sans approfondir les relations qui unissent végétation et facteurs environnementaux. Pfund (2000) et Styger *et al.* (2006) ont cependant trouvé que, dans les forêts de l'Est malgache, des *tavy* répétés réduisent sensiblement la capacité de reprise et de croissance de la végétation.

En plus de l'importance de ces jachères en termes d'occupation de l'espace dans la région, il est à remarquer que les formations secondaires issues de la culture sur brûlis offrent de multiples services aux populations locales. En effet le nombre des savoirs et usages associés à ces espaces et aux espèces qui les composent montrent le potentiel économique, culturel et foncier qu'elles représentent (Razafy Fara *et al.*, 1997 ; Pfund, 2000 ; Blanc-Pamard & Ralaivita, 2004 ; Carrière *et al.*, 2005) d'où l'intérêt de les étudier.

La présente étude s'intéresse aux facteurs déterminants de la régénération post-culturelle en zone de forêt humide sur les Hautes-Terres malgaches. Les objectifs sont (1) de déterminer les dynamiques post-culturelles de la végétation secondaire des jachères d'origine forestière, du premier défrichement à l'état observé et (2) de mettre en évidence les facteurs du milieu et les pratiques culturelles qui les influencent afin de comprendre les déterminants de la diversité des dynamiques de reconstitution de la végétation dans les jachères forestières.

MÉTHODOLOGIE

Le site d'étude est localisé au centre-est des Hautes-Terres malgaches dans le terroir villageois d'Ambendrana (province de Fianarantsoa, commune d'Androy, 21°22'46"S ; 47°18'34"E ; Figure 1) en lisière nord-ouest du « corridor » forestier qui relie les Parcs Nationaux de Ranomafana et d'Andringitra. L'altitude varie de 1 100 à 1 250 m. Le poste climatique Fofifa-Ird-Cnre de Sahambavy, à 15 km de là donne, sur trois ans, pour la température une moyenne annuelle de 17,7°C et une pluviosité annuelle de 1 370 mm. Le climat est de type tropical unimodal de moyenne altitude caractérisé par un hiver frais, humide mais sans pluies importantes d'avril à septembre, un déficit hydrique d'août à octobre et parfois novembre et une saison des pluies estivale, de novembre à mars. Les sols sont ferrallitiques rouge et

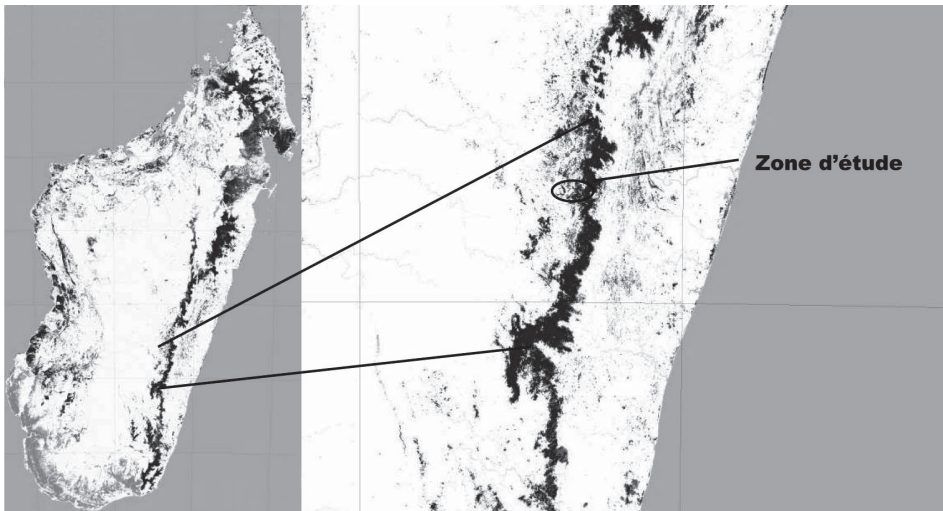


Figure 1. — Carte de localisation du « corridor » Ranomafana-Andringitra et de la zone d'étude (village d'Ambendrana) sur les Hautes-Terres malgaches. Source : Madagascar Forest cover and Clearance ~1990 ~2000 (Center For Applied Biodiversity Science for CI, 2000).

jaune sur rouge, particulièrement pauvres en phosphore assimilable et en bases échangeables. Le « corridor » de plus de 100 km de long est couvert d'une forêt dense ombrophile de moyenne altitude caractérisée par la série à *Weinmannia* (Cunoniaceae) et à *Tambourissa* (Monimiaceae) (Koechlin *et al.*, 1974 ; Goodman & Razafindratsita, 2001). Lors de ces recherches, menées de novembre 2003 à mai 2004, une grande variété de communautés végétales dans les jachères (*kapoka*) provenant de l'abandon temporaire de parcelles cultivées ont été observées (Carrière *et al.*, 2005) contrairement à ce qui est généralement mentionné pour ces espaces post-cultureux (Koechlin *et al.*, 1974 ; Lowry *et al.*, 1997 ; Styger *et al.*, 2006).

COLLECTE DES DONNÉES

L'étude synchronique aborde l'évolution de la végétation à partir de l'analyse de jachères d'âges différents. Ce choix portait sur 14 parcelles de composition et de physionomie (de la pseudo-steppe aux jachères arbustives et arborées) *a priori* différentes afin d'embrasser la diversité floristique inter-parcellaire. De fait, les critères d'âges variaient également (entre 1 et 23 ans) tout comme le passé cultural et les pratiques (mise à feu, pratique du labour, sarclages). Ces jachères ont été choisies au sein d'une surface d'environ 6 km² dans une situation de globale proximité aux sources de graines (entre 0 et 500 m) c'est-à-dire de la lisière ouest de la mosaïque forestière du « corridor » forestier de Fianarantsoa. L'aire minimale de chaque parcelle a été déterminée selon le principe du doublement de la surface de relevé (Gounot, 1969 ; Frontier & Pichod Viale, 1998) et par la méthode du carré juxtaposé (Gounot, 1969). Les carrés sont disposés le long d'un transect dont la longueur est proportionnelle à l'aire minimale. Les relevés ont été effectués dans une zone homogène sur le plan topographique au sein des parcelles en jachère. Les études de la végétation ont eu lieu au mois de novembre 2003.

DIVERSITÉ ET STRUCTURE DE LA VÉGÉTATION

La diversité floristique des jachères a été caractérisée par (1) la richesse spécifique *S*, le nombre d'espèces recensées à l'intérieur d'une surface de référence (Godron *et al.*, 1983), (2) l'indice de régularité $R = (-\sum f_i (i = 1 \text{ à } S) \times \log_2 f_i) / \log_2 S$, avec f_i , la fréquence spécifique, qui caractérise la répartition des individus relevés à l'intérieur d'une richesse spécifique donnée (Frontier & Pichod Viale, 1998), (3) le pourcentage des plantes annuelles (%Ann.), (4) le mode de dispersion (anémochore, zoochore (%Zoo.), autochore et inconnue), (5) l'origine des espèces (germination des graines, rejets de souche (%Rs), reproduction végétative). La structure de la végétation a été caractérisée par (1) la surface terrière $G = \sum \pi \times DHP_i^2 / 4 (i = 1 \text{ à } n)$, le DHP étant le diamètre à hauteur de poitrine et *n* le nombre total de tiges (Namur, 1978), (2) la densité des ligneux de plus de 1,30 m de hauteur *D* et (3) la hauteur maximale *Hm*. Une tige appartenant à une espèce ligneuse est considérée comme un individu (arbre, arbuste ou arbrisseau). Deux tiges issues d'une même racine par drageonnement sont considérées comme deux individus distincts car aucune investigation n'a été menée sous la surface du sol. Par contre les tiges issues d'un même pied (rejets de souche par exemple) sont considérées comme faisant partie d'un seul individu. Pour les herbacées, le recouvrement a été estimé à l'aide de la « charte pour l'estimation visuelle des rapports de surface » (Godron *et al.*, 1983).

PRATIQUES CULTURALES

L'historique des pratiques et successions culturales dans les parcelles a été reconstitué à partir d'enquêtes formelles et informelles auprès des propriétaires. L'âge de la jachère (AGE jach) actuelle et la durée écoulée depuis le premier défrichement (1^{er} déf) ainsi que le nombre de cycles culture-jachère (Ccj) ont été notés. L'Intensité d'Usage Agricole (IUA), définie comme le rapport du temps de culture sur la durée totale d'exploitation, jachère comprise (Serpantié, 2003), a été estimée. Le degré de remaniement du sol (1 de rem) qui caractérise l'état induit par le mode de préparation de la dernière culture, est classé en 3 catégories : (1) Aucun, faible remaniement, semis direct, (2) Kobokaka, remaniement moyennement fort par préparation du sol consistant à l'ameublir sans retourner les mottes, (3) Labour, fort remaniement du sol. Les résultats sur les historiques des parcelles et sur les pratiques culturales ont fait l'objet de recoupements avant d'être saisis : les réponses aux enquêtes données par les propriétaires des parcelles ont été confrontées avec celles des villageois ayant des jachères ou des champs cultivés proches de la parcelle d'étude. De plus des événements familiaux tels que âges d'enfants, naissance, décès, mariage, etc. ont pu servir de repères permettant de situer avec plus de précision les différentes étapes (premier défrichement, abandon, etc.) de l'histoire de la parcelle.

ÉTUDE DES SOLS

Onze parcelles ont fait l'objet d'études pédologiques. Les études du sol ont eu lieu en avril-mai 2004 et trois des jachères étudiées n'ont pas fait l'objet de mesures car elles ont été cultivées entre temps.

Une fosse pédologique par parcelle a été creusée à un endroit représentatif de la formation végétale. Un échantillon de sol (1 kg) par horizon a été prélevé pour analyses. Les analyses physiques ont été effectuées par le laboratoire de pédologie du Fofifa et les analyses chimiques par le laboratoire des Radio-Isotopes, Antananarivo, Madagascar. Les caractères physiques retenus sont : (1) la texture à 3 fractions, obtenue grâce à l'hydromètre de Bouyoucos, et (2) la stabilité structurale estimée par l'indice de Hénin. Les analyses chimiques portent sur (1) les pH eau mesurés avec un pH-mètre électronique, (2) l'Al échangeable par complexation avec du fluorure de sodium, (3) la teneur en MO par la méthode de Walkley-Black, (4) le N total, par la méthode de Kjeldhal, (5) le P assimilable par la méthode colorimétrique d'Olsen, (6) les bases échangeables (SBE = K⁺, Na⁺, Ca²⁺ et Mg²⁺) et (7) la Capacité d'Echange Cationique (CEC) par la méthode du chlorure de cobaltihexamine (Cohex).

TRAITEMENTS NUMÉRIQUES DES DONNÉES

Les données relatives à la structure de la végétation (14 parcelles x 8 paramètres biotiques ; G, D, Hm, %Ann, %Rs, S, R et %Zoo) et celles relatives à l'historique des parcelles (14 parcelles x 5 paramètres cultureux ; 1^{er} déf, AGE jach, Ccj, IUA et I de rem) ont fait l'objet d'Analyses en Composantes Principales et de Classification Hiérarchique Ascendante (ACP et CAH ; Xlstat 7.0, Eddinsoft, Paris). Les paramètres de structure et de la diversité de la végétation ont ensuite fait l'objet de tests de Kruskal-Wallis (Xlstat 7.0, Eddinsoft, Paris) avec un risque d'erreur de 0,05 afin de montrer la pertinence des groupes définis par l'ACP et la CAH. Des analyses de co-inertie (Chessel & Mercier, 1993) qui fournissent un coefficient de corrélation entre deux catégories de variables et le degré de significativité (ADE4, Cnrs, Lyon) ont été effectuées pour apprécier d'une part la relation entre la structure (G, D, Hm, %Ann et %Rs) et la diversité de la végétation (S, R et %Zoo), et les pratiques culturelles (1^{er} Déf., Âge jach., IUA, I de rem. et Ccj), avec 14 parcelles et d'autre part, la relation entre la structure et la diversité de la végétation (cf. supra) et les caractères chimiques du sol (avec 11 parcelles). Les six paramètres chimiques des horizons A du sol (pH, MO, N_{tot}, P_{ass.}, SBE et CEC) ont été considérés dans cette analyse. Une analyse de co-inertie a également été effectuée entre les mêmes paramètres de structure et de diversité de la végétation et ceux relatifs aux pratiques culturelles sur les 11 parcelles afin de les comparer avec les résultats associés au sol.

RÉSULTATS

DES PRATIQUES CULTURALES DIVERSIFIÉES

Le premier défrichement, qui a généralement eu lieu il y a moins de 25 ans, consiste à couper tous les arbres et arbustes de la parcelle considérée, à les laisser sécher, et à les brûler. La culture associée de haricot et de maïs, en semis direct, initie souvent l'exploitation d'une parcelle défrichée, pendant quelques années. Puis, après un ou deux cycles culture-jachère, le sol durcit et des cultures plus rustiques (manioc, patate douce, pois de terre), sont installées à la faveur d'opérations de préparation du sol comme le kobokaka ou le labour au cours duquel des dessouchages partiels ont lieu. La durée d'exploitation, c'est-à-dire la durée écoulée depuis le premier défrichement de chaque parcelle d'étude varie entre 3 et 28 ans (Tableau I).

L'ACP effectuée sur les paramètres cultureux (Figure 2a et b) montre que :

– le premier axe (45 %) est essentiellement déterminé par l'Intensité d'Usage Agricole (34 %), l'âge de la jachère (33 %) et l'intensité de remaniement du sol (25 %). Il sépare les

TABLEAU I

Caractéristiques culturelles et historiques des parcelles

Type d'historique	Parcelle	Durée depuis le premier défrichement (ans)	Âge jachère (ans)	Nb cycles culture-jachère	Nb récoltes	Travail sol (dernière culture)	IUA
C1	P2	27-28	1 à 2	4	20	Labour	0,71
	P4	10 à 11	2 à 3	1	5	Labour	0,45
	P5	9 à 10	1 à 2	3	6	Labour	0,6
	P13	18-19	1 à 2	1	14	Labour	0,74
C2	P1	20-21	4 à 5	3	7	Aucun	0,33
	P8	19-20	11 à 12	1	4	Kobokaka	0,2
	P10	17-18	11 à 12	2	3	Labour	0,17
	P12	21-22	6 à 7	3	4	Labour	0,18
C3	P6	5 à 6	2 à 3	1	3	Aucun	0,5
	P7	3 à 4	2 à 3	1	1	Aucun	0,25
	P11	5 à 6	3 à 4	1	1	Kobokaka	0,17
C4	P3	17-18	14-15	1	3	Aucun	0,17
	P9	17-18	12 à 13	2	2	Aucun	0,11
	P14	27-28	22-23	2	2	Aucun	0,07

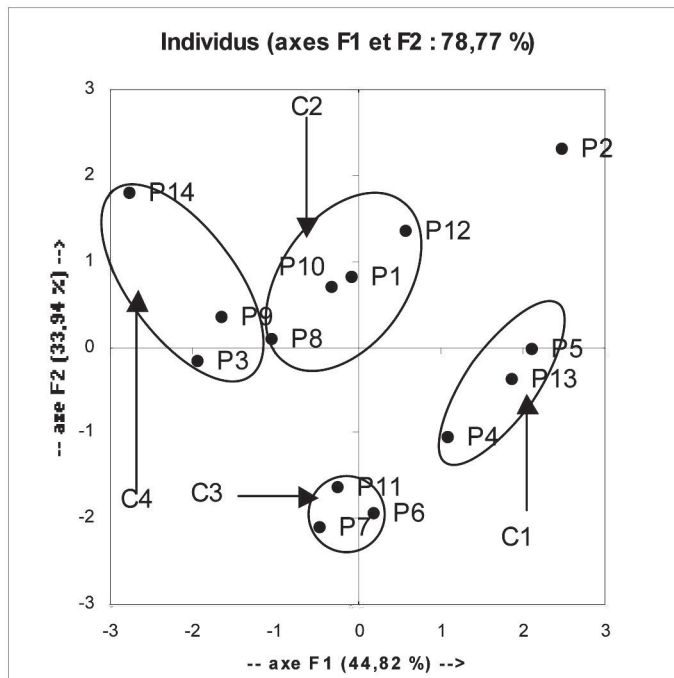
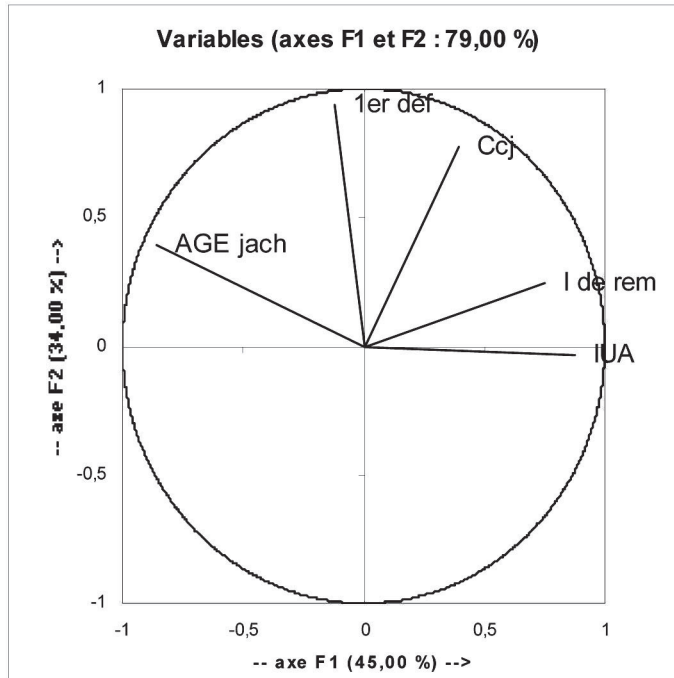


Figure 2. — Projection des paramètres cultureux (a) et des parcelles d'étude (b) dans le premier plan factoriel. AGE jach : âge de la jachère ; 1^{er} déf : durée depuis le premier défrichement ; Ccj : nombre de cycles culture-jachère ; I de rem : intensité de remaniement du sol ; IUA : intensité d'usage agricole.

jachères âgées (> 11 ans) à faible IUA (< 0,2) et dont les sols sont faiblement remaniés (P3, P9 et P14) des jeunes jachères (< 3 ans), à IUA généralement forte (0,44 < IUA < 0,75) et dont les sols ont été labourés (P2, P5, P13, et dans une moindre mesure P4) ;

– le deuxième axe (34 %), essentiellement formé par la durée depuis le premier défrichement (52 %) et le nombre de cycles culture-jachère (35 %), sépare les jachères issues d'anciennes défriches (1^{er} Déf > 15 ans, P2, P14, P1, P10 et P9) des jachères issues de défriches récentes (1^{er} Déf < 6 ans, P7, P6, P11 et P4). Cet axe caractérise surtout l'ancienneté des premières défriches.

Au final l'ACP couplée avec une CAH permet d'identifier, 4 classes d'historiques : (C1) jeunes jachères intensément exploitées (IUA généralement élevée et sols labourés) regroupant P4, P5, P13 et P2 peut être inclus dans ce groupe du fait de sa forte exploitation (IUA = 0,71) et de la présence de labour, (C2) jachères issues de premières défriches anciennes (1^{er} Déf > 16 ans) et moyennement exploitées (IUA relativement faible mais sols labourés ou ayant fait l'objet de kobokaka, sauf pour P1), (C3) jeunes jachères (< 4 ans) récemment défrichées (1^{er} Déf < 6 ans) et dont les sols n'ont pas été labourés et (C4) vieille jachères (Age jach > 15 ans) faiblement exploitées (faible IUA et pas de labour).

DES SOLS PAUVRES EN NUTRIMENTS

La majorité des sols des parcelles de jachère présente un profil ferrallitique complet (horizons A, B et C ; N = 8). Des sols pénévulés issus d'une troncature sévère (A, CB, C) (N = 3) sont également présents. Tous ces sols sont épais. Les horizons d'altération, rencontrés à moins de 2 m de profondeur, sont meubles. L'horizon A, d'épaisseur allant de 10 à 20 cm, montre une structure grumeleuse, bien nette et une texture sablo-limoneuse. La structure de l'horizon B est polyédrique (rarement massive) et sa texture est souvent argilo-sableuse. L'indice d'instabilité de Hénin correspondant aux horizons A varie de 0,08 à 1,3 (Tableau II). Les horizons A sont riches en matière organique, en azote mais pauvres en phosphore assimilable et en bases échangeables (Tableau II).

Les caractères physiques de l'horizon de surface des sols des jachères sont favorables à l'enracinement de plantes : structures grumeleuse avec des agrégats stables. Les caractères chimiques témoignent d'une pauvreté en nutriments utilisables : le pH est acide (5 < pH < 6,5), la richesse en matière organique (%MO > 4,5%) et en azote total (%N ≥ 1,9 %) masque une minéralisation lente (C/N ≥ 14) et de faibles teneurs en phosphore assimilable (P_{ass.} < 8 ppm) et en bases échangeables, en particulier en potassium (K_{éch.} < 0,2 me/100 g). Les sols ne présentent pas de contrastes apparents entre eux, si ce n'est P3, plus riche en nutriments.

LA VÉGÉTATION

Les aires minimales des relevés floristiques varient de 1 à 100 m² (Tableau III). La richesse spécifique totale par parcelle est comprise entre 3 et 41 espèces (Appendice I). La surface terrière ne dépasse jamais 30 m²/ha et la densité des ligneux de plus de 1,30 m de hauteur, quand ils sont présents, varie de 2 800 à 50 000 tiges par ha (Tableau III). L'indice de régularité varie de 0,58 à 0,91 (Tableau III). De manière générale, ces formations végétales secondaires sont dominées par une strate arbustive, de moins de 5 m de hauteur et seulement 3 parcelles présentent une strate arborée de plus de 10 m. Le pourcentage des plantes annuelles varie beaucoup d'une parcelle à l'autre (de 4,5 à 90 %), de même que pour les plantes issues de rejets de souche (de 0 à 76 %) et les plantes zoochores (de 0 à 77 %) (Tableau III). Généralement les parcelles riches en espèces zoochores sont pauvres en plantes anémochores et inversement, les espèces à dispersion inconnue étant rares (< 3 %).

L'ACP effectuée sur les paramètres de structure et de diversité floristique (Figure 3a et b) montre que :

– le premier axe (54,65 %) est essentiellement constitué par le pourcentage des plantes zoochores (19,6 %), la surface terrière (15,96 %), le pourcentage des plantes annuelles (15,84 %), la hauteur maximale (15,05 %) et la richesse spécifique (14,67 %). Cet axe sépare les parcelles à forte surface terrière et à hauteur maximale élevée, relativement riches en espèce-

TABLEAU II

Les caractéristiques du sol

Types d'historique	Parcelles	Caractéristiques physiques du sol						Caractères chimiques de l'horizon A						
		% Eléments fins (A+L)		Is Hénin				C/N	P ass. (ppm)	pH eau	CEC (me/100 g)	K éch. (me/100 g)	SBE (me/100 g)	AI (me/100 g)
		Horizon 1 (A)	Horizon 2 B (ou CB)	Horizon 1 (A)	Horizon 2 B (ou CB)	%MO (%)	%N (%)							
C1	P2	34	52 (B)	0,08	1,20	6,4	2,7	14,1	1,9	5,5	5,1	0,14	5,2	0,3
	P4	24	46 (B)	0,72	1,17	6,8	2	19,7	3,7	5,2	7,4	0,03	0,5	1,6
	P5	nd*	nd*	nd*	nd*	nd*	nd*	nd*	nd*	nd*	nd*	nd*	nd*	nd*
	P13	nd*	nd*	nd*	nd*	nd*	nd*	nd*	nd*	nd*	nd*	nd*	nd*	nd*
C2	P6	50	52 (B)	0,52	0,51	4,9	1,9	14,8	7,2	5,3	2,7	0,12	1,2	2,1
	P7	42	61 (CB)	0,41	1,02	6,4	2,3	16,2	7	5,2	4,3	0,09	0,9	1,9
	P11	36	42 (CB)	1,28	0,42	9	2,4	22	5,2	5,2	5,2	0,10	1,1	1,9
	P1	48	54 (B)	0,90	0,92	6,8	2,3	17,3	1,3	5,1	3,9	0,09	3	0,8
C3	P8	55	55 (B)	0,69	1,07	5,3	2	15,2	6,1	5,3	2,3	0,07	0,7	1,6
	P10	nd*	nd*	nd*	nd*	nd*	nd*	nd*	nd*	nd*	nd*	nd*	nd*	nd*
	P12	39	59 (B)	0,24	0,90	8,8	2,8	18	3,8	5,2	2,6	0,06	0,3	1,6
	P3	24	48 (CB)	0,46	0,84	13,7	5,7	14	5,4	6,4	11	0,34	15,2	0
C4	P9	38	49 (B)	0,09	0,11	8,8	3,5	14,7	5,1	5,3	7,6	0,21	6,6	0,3
	P14	28	46 (B)	0,985	0,62	7,7	2,3	19,2	5,4	5,3	4,31	0,10	0,9	1,4

nd* : non déterminé

TABLEAU III

Principaux descripteurs biotiques pour les 14 parcelles d'étude, pour les espèces abondantes, il s'agit du nombre de tiges pour les espèces ligneuses et du recouvrement pour les espèces herbacées

Groupe physionomie et diversité	Groupe historique	Parcelles	Espèces abondantes	AM (m ²)	G (m ² /ha)	D (n/ha)	R	Hm (m)	S	%Ann.	Rs	%Zoo
G1	C1	P2	<i>Ageratum conyzoides</i>	4	0	0	0,87	1	14	67,65	0	14,71
			<i>Erigeron naudinii</i>									
	C1	P4	<i>Sporobolus subulatus</i>	1	0	0	0,58	0,15	3	90	0	0
G2	C1	P13	<i>Psiadia salviaefolia</i>	4	0	0	0,59	0,5	12	61,54	0	7,69
			<i>Sporobolus subulatus</i>									
	C2	P10	<i>Psiadia altissima</i>	18	8,11	18 889	0,67	2,6	14	19,4	1,49	5,97
G3	C3	P11	<i>Dodonaea viscosa</i>	27	13,6	51 481	0,64	2,5	36	4,5	17,12	46,85
			<i>Trema orientalis</i>									
	C2	P12	<i>Solanum auriculatum</i>	18	7,8	18 333	0,63	4	13	21,28	0	6,38
G3	C2	P1	<i>Dodonaea viscosa</i>	25	7,4	10 800	0,71	3,5	11	15,15	75,76	45,45
			<i>Dichanthanthera cordifolia</i>									
	C1	P5	<i>Pteridium aquilinum</i>	18	7,4	3 333	0,85	2	16	42,86	9,52	11,9

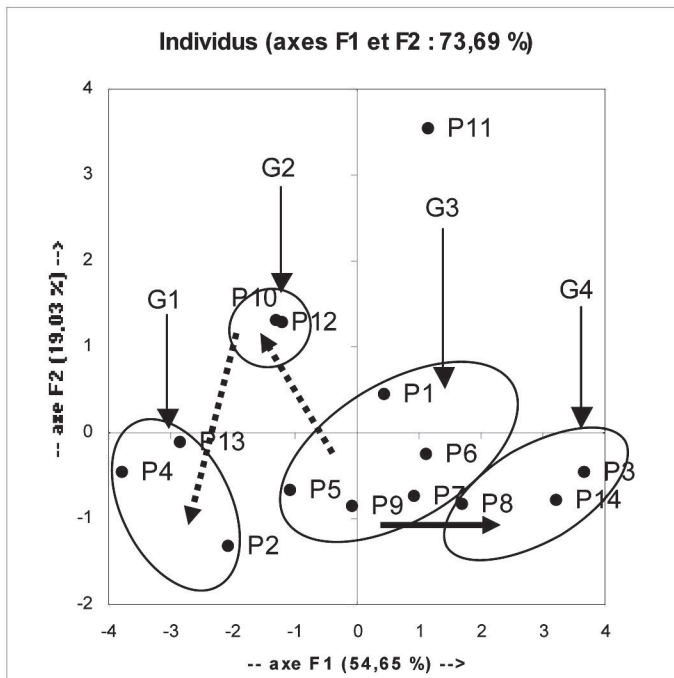
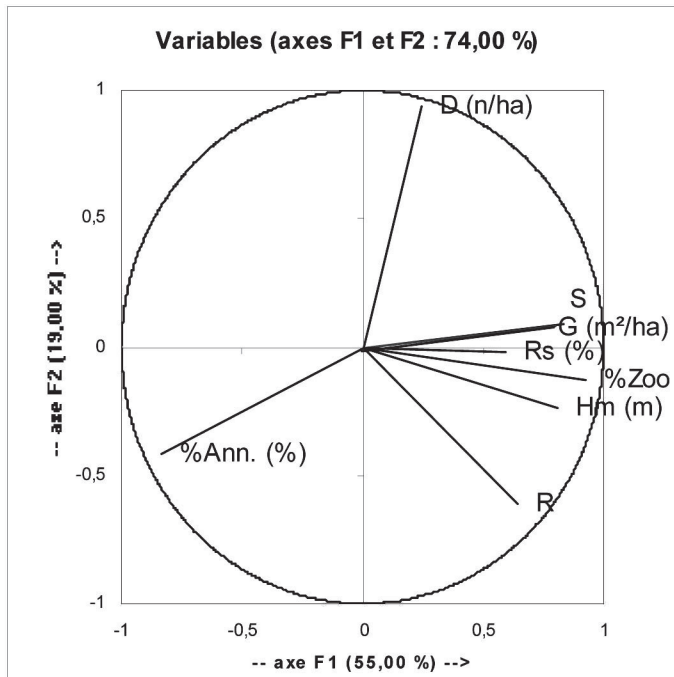


Figure 3. — Cercle de corrélation des variables biotiques (a) et projection des parcelles (b) sur le premier plan factoriel.

—> Evolution progressive - - -> Evolution régressive

%Ann. (%) : pourcentage des plantes annuelles ; D (n/ha) : densité des ligneux ; S : richesse spécifique ; G (m²/ha) : surface terrière ; Rs (%) : pourcentage de plantes issues de rejets de souche ; %Zoo : pourcentage d'espèces zoochores ; Hm (m) : hauteur maximale ; R : indice de régularité.

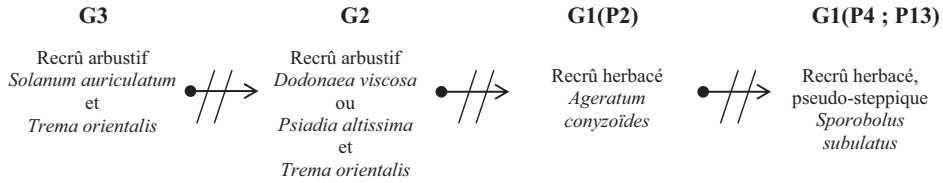


Figure 5. — Les espèces les plus fréquentes associées aux différents stades d'une dynamique régressive.

Une évolution régressive de G3 à G1 en passant par G2 est également possible. Les espèces les plus fréquentes correspondant à chaque stade de succession sont présentées en figure 5.

RELATIONS ENTRE LES PRATIQUES CULTURALES, LE SOL ET LA VÉGÉTATION

Le coefficient de corrélation reliant les deux catégories de variables dans le premier plan de co-inertie est de 0,82 ($p = 0,003$) pour les 14 parcelles (Figure 6) et de 0,73 ($p = 0,018$) pour les 11 parcelles ayant fait l'objet de relevés pédologiques. Les variables telles que le pourcentage des plantes zoochores, la richesse spécifique, le pourcentage de plantes issues de rejets de souche et l'indice de régularité s'opposent à l'intensité de remaniement du sol (Figure 6). Le pourcentage des plantes annuelles est positivement corrélé avec l'intensité d'usage agricole (Figure 6). La hauteur maximale et la surface terrière augmentent surtout avec l'âge de la jachère (Figure 6).

La relation entre paramètres biotiques et pédologiques n'est pas significative ($p = 0,24$, $n = 11$).

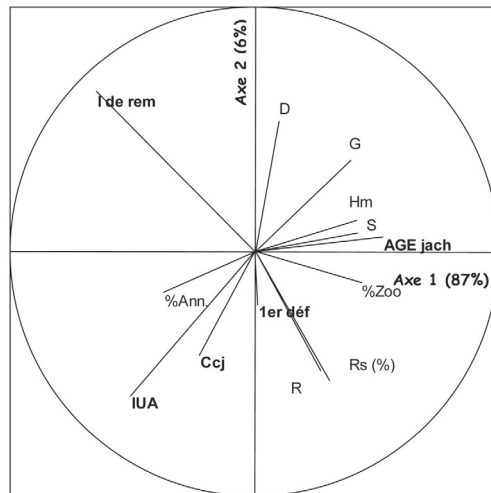


Figure 6. — Projections des variables biotiques et culturelles dans le premier plan de co-inertie.

DISCUSSION

FAIBLE INFLUENCE DU SOL

La diversité et la structure de la végétation pionnière étudiée semblent quasiment indépendantes de l'état du sol. Le faible nombre d'observations (14 parcelles) et l'homogénéité relative des sols peuvent expliquer cet effet non significatif. De plus un biais inhérent aux études synchroniques des jachères en milieu réel peut également être évoqué. En effet les zones riches en jachères peuvent correspondre aux terres les moins recherchées par les paysans car exposées

au sud (sols « froids » pour les paysans, Carrière *et al.*, 2005), tandis que les meilleurs terrains sont plus fréquemment cultivés (Serpantié & Ouattara, 2001). Pour approfondir le rôle potentiel du sol, il faudrait combiner ce facteur à l'exposition dans l'échantillonnage des jachères et également mener des recherches sur la biologie du sol.

FORTE INFLUENCE DES PRATIQUES CULTURALES

Les résultats mettent en évidence un lien entre mode de dispersion des espèces et niveau de perturbation. L'analyse de co-inertie montre que la fréquence des espèces zoochores telles que *Smilax kraussiana* (Smilacaceae) et *Halleria ligustrifolia* (Scrophulariaceae) diminue avec l'intensité de remaniement du sol. L'installation de ces espèces semble être plus difficile après perturbations, en particulier après labour. En effet, les espèces herbacées anémochores telles qu'*Ageratum conyzoides* (Asteraceae) et *Sporobolus subulatus* (Poaceae) sont plus compétitives dans les conditions écologiques des parcelles fortement exploitées (C1) qu'elles recouvrent fortement. Elles disparaissent à mesure que les espèces d'arbustes anémochores autochtones comme *Psiadia salviaefolia* (Asteraceae) ou introduites telles que *Dodonaea viscosa* (Sapindaceae) se développent, réduisant ainsi l'accès à la lumière.

L'analyse de co-inertie montre également que la diversité floristique (caractérisée par S et R) est essentiellement liée au mode de préparation du sol et dans une moindre mesure au nombre d'années de culture effective (caractérisé par IUA). Les jachères faiblement exploitées, c'est-à-dire non labourées et ayant un faible nombre d'années de culture ($n < 4$; C3 et C4), sont généralement plus diversifiées et contiennent des essences que l'on peut trouver dans la forêt mature à proximité, telles qu'*Halleria ligustrifolia*, *Aphloia theiformis* (Flacourtiaceae) et *Weinmannia bojeriana* (Cunoniaceae). Ces espèces sont probablement issues de la banque de graines du sol qui n'a été que partiellement détruite et de rejets de souches. Ces résultats concordent avec ceux de De Rouw (1991) qui a montré qu'une longue période de mise en culture, même sans labour, conduit à la destruction de la banque de graines dans le sol, et avec ceux de Mitja & Puig (1993) qui ont confirmé l'hypothèse de destruction du potentiel séminal édaphique et végétatif par les modes de défriche entraînant un remaniement important du sol. On peut penser qu'il existe un lien direct entre les brûlis et les labours répétés et la faible richesse spécifique en général et en espèces zoochores en particulier.

Cette même analyse montre que les structures horizontale et verticale de la végétation, notamment la hauteur et la surface terrière sont liées à l'âge de la jachère.

Les jeunes jachères fortement exploitées de moins de 3 ans (C1) présentent une strate herbacée de moins de 1 m tandis que les jachères de 2 à 12 ans (C2 et C3) sont recouvertes d'une strate arbustive dense quand elles ont été labourées ou ayant été cultivées pendant de longues années (C2, sans P8) et moins dense dans le cas contraire (C3) (Tableaux I et III). Les vieilles jachères (C4, sans P9 et avec P8) présentent une strate arborée et la surface terrière correspondante est élevée (Tableaux I et III). Les incendies qui ont touché P9 (Tableau I) peuvent expliquer sa faible surface terrière. En effet les feux ayant eu lieu après l'abandon peuvent être considérés comme un nouveau défrichage pour ce qui est de la végétation et ainsi raccourcir la durée effective de la jachère actuelle.

La petite taille de l'échantillon et la relative homogénéité de la zone n'a pas permis de démontrer le rôle potentiel des facteurs relatifs à la station (l'exposition, la pente, la nature du sol et la distance aux sources potentielles de graines) sur les paramètres biotiques.

DYNAMIQUES DE LA VÉGÉTATION

La végétation se régénère plus vite à la faveur de longues jachères (> 10 ans) et de phases de culture antérieures courtes (nombre d'années de culture ≤ 3 ans) et peu perturbatrices (sans labour) au sein d'une dynamique de succession végétale. Ces observations peuvent s'expliquer par les processus de disparition des espèces les moins compétitives à des stades avancés de la succession. Ces espèces héliophiles à courte durée de vie telles que *Solanum auriculatum* (Solanaceae) sont rapidement remplacées par des essences forestières ligneuses telles que *Weinmannia rutenbergii* et *W. bojeriana* ou par des essences pionnières forestières plus résistantes comme *Dodonaea viscosa* et *Harungana madagascariensis* (Clusiaceae). Ces

dernières dominant pendant plusieurs années quand la parcelle a été intensément exploitée (labour et nombre d'années de culture élevé) avant de laisser la place aux essences forestières. Les espèces pionnières sont, pour la plupart, des essences introduites (cas de *Solanum auriculatum*, *Trema orientalis* et *Dodonaea viscosa*) et rarement natives de Madagascar (*Harungana madagascariensis*). Les fougères telles que *Pteridium aquilinum* (Pteridaceae) ne semblent pas constituer un blocage des successions végétales. En effet cette espèce ne prolifère que sur les sites fréquemment brûlés (cas de P9), ce qui est rare car les jachères proches de terrains cultivés sont généralement protégées contre les feux accidentels. La tendance régressive de la végétation des jachères, marquée par la dominance d'espèces herbacées et envahissantes telles que *Ageratum conyzoides* et *Sporobolus subulatus*, est observée lorsque la parcelle est fortement exploitée (IUA > 0,4, durée cumulée des phases culture de plus de 5 ans, labour du sol). Les résultats de Pfund (2000) pour les forêts de l'Est de Madagascar et ceux de Mitja & Hladik (1989) en zone forestière humide africaine qui montrent que la biomasse ou la surface terrière diminue avec le nombre de cycles culture-jachère, vont dans le même sens quoiqu'ils ne spécifient pas les rôles respectifs du nombre d'années de culture et du labour. Les souches des essences forestières disparaissent peu à peu et les arbustes pionniers tels que *Psiadia salviaefolia* et *Dodonaea viscosa* sont momentanément supplantés par les espèces rudérales et adventices issues de la dernière culture (*Ageratum conyzoides*, *Erigeron naudinii* (Asteraceae), *Sporobolus subulatus*, etc.). Cet envahissement entraîne le ralentissement par compétition de la vitesse de reconstitution des essences forestières à la faveur des pionnières herbacées héliophiles. Ce n'est pas la pratique du *tavy* en soi (abattage, brûlis et culture) qui contribue à bloquer les successions végétales, mais sa fréquence réitération qui accroît l'intensité d'utilisation (IUA, durée totale des phases culture et mode de préparation du sol).

Enfin la dynamique de la végétation des jachères forestières d'Ambendrana montre des similitudes, sur le plan physiognomique, avec les stades d'évolution progressive (herbacé, arbustif et arboré) à Andasibe Perinet (Rasolofoharino *et al.*, 1997), à Beforona (Pfund, 2000) pour ce qui concerne Madagascar, en Guyane (Sarrailh, 1991), au Togo (Guelly, 1993) et en Asie du Sud-Est (Peltier & Pity, 1993). En effet les trois principaux stades, herbacé (marqué par la dominance des plantes annuelles), arbustif (dont la canopée ne dépasse pas 10 m) et arboré (avec des émergents de plus de 10 m) observés dans cette étude et qui sont associés à une évolution progressive, sont tous mentionnés dans les travaux cités.

UNE FAIBLE DIVERSITÉ INTRA-PARCELLAIRE MAIS UNE FORTE DIVERSITÉ INTER-PARCELLAIRE

Les richesses spécifiques de la végétation des jachères étudiées sont en général faibles (3 espèces dans les jachères de un an à 41 dans la jachère de 22 ans) et inférieures à celles trouvées par Rasolofoharino *et al.* (1997), dans la région d'Andasibe-Périnet à Madagascar (26 espèces dans les jachères de un an, à 84 espèces dans les jachères de 20 ans et plus). Ces différences peuvent être liées aux méthodes employées (surfaces de relevé plus grandes de 200 m² à Andasibe, et 1 à 100 m² dans cette étude). De plus ces auteurs ont utilisé la méthode du transect dont la longueur dépend de la taille de la jachère considérée. Dans la présente étude les surfaces de relevés sont relativement plus petites afin d'obtenir des correspondances entre l'historique de la parcelle et la physiognomie de la végétation avec plus de rigueur. En effet la surface défrichée initialement (de 0,25 à 0,5 ha) est formée par une mosaïque de plusieurs parcelles contiguës de taille plus modeste (500 à 1 000 m²) ayant des itinéraires culturels différents. De ce fait les aires minimales devaient absolument être incluses dans ces sous-parcelles historiquement homogènes.

En outre le climat de la région d'Ambendrana présente un déficit hydrique prononcé de trois mois (août à octobre), contrairement à Andasibe qui n'en présente pas. La plupart des plantes annuelles, déjà affaiblies par le froid hivernal (juin à septembre), meurent pendant cette période sèche qui correspond au moment où les relevés floristiques ont été effectués, réduisant ainsi la richesse spécifique à cette période. Enfin les parcelles d'Ambendrana sont généralement plus exploitées que celles d'Andasibe où par exemple la pratique du labour est peu courante.

Par contre, à l'échelle du terroir, le paysage agricole, limitrophe du « corridor », présente une grande hétérogénéité, source d'une diversité floristique importante (107 espèces dans les 14 parcelles de recrûs, 53 dans les formations herbeuses (Gondard *et al.*, 2004), et 260 dans les parcelles inventoriées dans le « corridor » forestier (Goodman & Razafindratsita, 2001). Cette hétérogénéité est le résultat de la multiplicité des historiques cultureux, des pratiques agricoles, des logiques socio-économiques (foncier, production) mais également des contraintes écologiques (fertilité du milieu, distance aux sources de graines) qui sont d'ailleurs prises en compte par les paysans.

CONCLUSION

La diversité des pratiques et des historiques cultureux, caractérisés, entre autres, par le mode de préparation du sol et l'intensité d'exploitation, influent considérablement sur la diversité et les dynamiques post-culturelles de la végétation des jachères en lisière du « corridor » de Fianarantsoa. Cette dynamique aboutit ainsi à une grande diversité d'habitats et d'espèces végétales à l'échelle du paysage. Dans cette étude le facteur sol n'a pas été discriminant pour expliquer la diversité floristique et la physionomie des jachères. Une augmentation de l'échantillonnage et un élargissement de la zone d'étude (par exemple comparaison de situations sur des roches-mères et à des expositions différentes) pourraient apporter de nouveaux résultats. Une gestion durable de ces ressources renouvelables (les terres en jachère en lisière et les forêts naturelles du « corridor ») devrait tenir compte des variations dans les schémas de régénération forestière après culture sur brûlis. En effet il faudrait tenter d'établir un compromis entre la nécessité d'une exploitation économe de ces jachères pour favoriser la régénération forestière et les besoins de la production agricole.

REMERCIEMENTS

Nous remercions le gouvernement malagasy de nous avoir donné l'autorisation de mener nos recherches en partenariat avec l'Ird, le Cnre et l'Université d'Antananarivo. Nous remercions vivement les populations riveraines du « corridor » de Fianarantsoa, en particulier les villageois du Fokontany de Iambara, village d'Ambendrana. Nous remercions également notre interprète, notre technicien Modeste Rakotondramanana et notre assistante Noly Razanajaonarijery pour la qualité de leur travail. Nous remercions Hasina Andrianotahiananahary pour son travail de terrain et d'analyse. Nous sommes reconnaissants envers le FOFIFA et le LRI pour les analyses des échantillons de sols. Enfin, nous remercions le FSP Forma et Yannick Leroux pour nous avoir permis de lancer la première version de ce manuscrit dans de bonnes conditions, ainsi que les deux relecteurs anonymes qui, par leurs remarques, ont contribué à l'amélioration du manuscrit initial.

RÉFÉRENCES

- AWETTO, A.O. (1981). — Secondary succession and soil fertility restoration in South-Western Nigeria, I- Succession. *J. Ecol.*, 69: 601-607.
- BLANC-PAMARD, C. & RALAIVITA, M. (2004). — *Ambendrana, un territoire d'entre-deux. Conversion et conservation de la forêt (Corridor betsileo, Madagascar)*. Rapport GEREM Fianarantsoa (IRD-CNRE), CNRS-EHES-CEAf (UR100).
- CARRIÈRE, S., ANDRIANOTAHIANANAHARY, H., RANAIVOARIVÉLO N. & RANDRIAMALALA, R.J. (2005). — Savoirs et usages des plantes dans les recrûs post-agricoles du Betsileo : valorisation d'une biodiversité oubliée à Madagascar. *Vertigo*, 6: 1-14.
- CARRIÈRE, S.M., ANDRÉ, M., LETOURMY, P., OLIVIER, P. & MCKEY, D.B. (2002a). — Seed rain under isolated trees in a slash and burn agricultural system in southern Cameroon. *J. Trop. Ecol.*, 18: 353-374.
- CARRIÈRE, S.M., LETOURMY, P. & MCKEY, D.B. (2002b). — Effects of isolated trees in fallows on diversity and structure of forest regrowth in a slash and burning agricultural system in Southern Cameroon. *J. Trop. Ecol.*, 18: 375-396.
- CHELSEL, D. & MERCIER, P. (1993). — Couplage de triplets statistiques et liaison espèces-environnement. Pp. 15-54, in : J.D. Lebreton & B. Asselain (eds). *Biométrie et environnement*. Masson, Paris.
- DE ROUW, A. (1991). — The invasion of *Chromolaena odorata* (L.) King et Robinson (ex. *Eupatorium odoratum*), and competition with the native flora, in a rain forest zone, South-west Côte d'Ivoire. *J. Biogeogr.*, 18: 13-15.

- FRONTIER, S. & PICHOD VIALE, D. (1998). — *Ecosystèmes : structure, fonctionnement, évolution*. Dunod, Paris.
- GODRON, M., DAGET, P., LONG, G., SAUVAGE, C., EMBERGER, L., LE F'LOCH, E., POISSONET, J. & WACQUANT, J.P. (1983). — *Relevé méthodologique de la végétation et du milieu : code et transcription sur cartes perforées*. CNRS, Paris.
- GONDARD, H., RANAIVOARIVÉLO, N. & RAKOTOARIMANANA, V. (2004). — *Dynamique des savanes herbeuses en lisière du « corridor » forestier reliant le Parc National de Ranomafana et le Parc National d'Andringitra, région de Fianarantsoa, Madagascar*. Rapport de mission du 1^{er} octobre-26 décembre 2004, Gerem-Fianarantsoa, CNRE/IRD.
- GOODMAN, S.M. & RAZAFINDRATSITA, V.R. (2001). — *Inventaire biologique du Parc National de Ranomafana et du couloir forestier qui le relie au Parc National d'Andringitra*. CIDST, Recherches pour le Développement n°17, Antananarivo.
- GOUNOT, M. (1969). — *Méthodes d'étude quantitative de la végétation*. Masson, Paris.
- GUELLY, K.A. (1993). — Les jachères de savane sur le plateau Akposso au Sud-Ouest du Togo. Pp. 367-375, in : C. Floret & G. Serpantié (eds). *Les jachères en Afrique de l'Ouest*. ORSTOM, Montpellier.
- HUMBERT, M. (1927). — *La destruction d'une flore insulaire par le feu. Principaux aspects de la végétation à Madagascar*. Mémoire de l'Académie malgache Fasc.V(XLI), Antananarivo.
- KOECHLIN, J., GUILLAUMET, J.L. & MORAT, P. (1974). — *Flore et végétation de Madagascar*. J. Cramer, Vaduz.
- LOWRY II., P.P., SCHATZ, G.E. & PHILLIPSON, P.B. (1997). — The classification of natural and anthropogenic vegetation in Madagascar. Pp. 93-123, in: Goodman S.M. & Patterson B.D. (eds.) *Natural change and human impact in Madagascar*. Smithsonian Institution Press, Washington, DC.
- MITJA, D. & HLADIK, A. (1989). — Aspects de la reconstitution de la végétation dans deux jachères en zone forestière africaine humide (Makokou, Gabon). *Acta Oecologica*, 10: 75-94.
- MITJA, D. & PUIG, H. (1993). — Essartage, culture itinérante et reconstitution de la végétation en savane humide de Côte d'Ivoire (Booro – Borotou – Touba). Pp. 376-392, in : C. Floret & G. Serpantié (eds.) *Les jachères en Afrique de l'Ouest*. ORSTOM, Montpellier.
- NAMUR, C. (1978). — Etude floristique. *Cahiers ORSTOM série Biologie*, XIII: 203-210.
- PELTIER, R. & PITY, B. (1993). — De la culture itinérante sur brûlis au jardin agroforestier en passant par les jachères enrichies. *Bois et Forêts des Tropiques*, 235: 49-57.
- PFUND, J.L. (2000). — *Culture sur brûlis et gestion des ressources naturelle : évolution et perspectives de trois terroirs ruraux du versant est de Madagascar*. Thèse de doctorat ès Sciences Naturelles, Ecole Polytechnique Fédérale de Zurich.
- RASOLOFOHARINORO, BELLAN, M. & BLASCO, F. (1997). — La reconstitution végétale après agriculture itinérante à Andasibe-Périnet (Madagascar). *Ecologie*, 28:149-165.
- RAZAFIMAMONJY, D. (1987). — *Contribution à l'étude de la dynamique du savoka dans la région de Ranomafana-Ifanadiana*. DEA Sciences Biologiques Appliquées, option Ecologie Végétale. Université d'Antananarivo.
- RAZAFY FARA, L., PFUND, J.L., RANJATSON, P. & RAZAFIMAHATRATRA, A. (1997). — Aperçu des recherches en cours : Les utilisations paysannes de l'arbre et de la forêt. Pp. 104-118, in : Cahier Terre-Tany, N° 6. *Un système agro-écologique dominé par le tavy : la région de Beforona, falaise est de Madagascar*. FOFIFA, GDE/GIUB, Antananarivo.
- RAZANADRVAO, M.J. (1997). — *Etude phytoécologique des savoka dans la réserve de biosphère de Mananara-Nord*. Mémoire de DEA, Université d'Antananarivo.
- SARRAILH, J.M. (1991). — L'évolution du milieu après déforestation : bilan de 14 années de recherche en Guyane française. *Bois et Forêts des Tropiques*, 227: 31-35.
- SERPANTIÉ, G. (2003). — *Persistance de la culture temporaire dans les savanes cotonnières d'Afrique de l'Ouest : étude de cas au Burkina Faso*. Thèse de doctorat, INA-PG, Paris.
- SERPANTIÉ, G. & OUATTARA, B. (2001). — Fertilité et jachères en Afrique de l'Ouest. Pp. 123-168, in : C. Floret & R. Pontanier (eds.) *Volume I. La jachère en Afrique tropicale : rôles, aménagement, alternatives*. John Libbey Eurotext, Paris.
- STYGER, E., RAKOTONDRA MASY, H.M., PFEFFER, M.J., FERNANDES, E.C.M. & BATES, D.M. (2006). — Influence of slash-and-burn farming practices on fallow succession and land degradation in the rainforest region of Madagascar. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, doi:10.1016/j.agee.2006.07.012.

APPENDICE I

Liste des espèces inventoriées dans les 14 parcelles d'étude. * nd : non déterminés ; h* : herbacée ; l* : ligneux

Familles	Genres et espèces	Autorités	Présence de lignine	P1	P2	P3	P4	P5	P6	P7	P8	P9	P10	P11	P12	P13	P14
Acanthaceae	<i>Hypoestes</i> sp.		h*											+			+
Adiantaceae	<i>Pellaea angulosa</i>	(Buy ex Willd) Baker	h*	+									+				
Anacardiaceae	<i>Rhus taratana</i>	(Baker) H. Perrier	l*		+			+			+						+
Apocynaceae	<i>Carissa edulis</i>	(Forrsk.) Vahl.	l*		+				+	+			+	+			
Aquifoliaceae	<i>Ilex mitis</i>	(L.) Radlk.	l*		+				+	+							+
Araliaceae	<i>Polyscias repanda</i>		l*														+
Asteraceae	<i>Ageratum conyzoides</i>	L.	h*	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	<i>Bidens pilosa</i>	L.	h*		+				+								
	<i>Emilia citrina</i>	A. DC.	h*							+							
	<i>Erigeron naudinii</i>	(Bonnet) Humbert	h*		+				+	+	+			+	+	+	+
	<i>Helichrysum attenuatum</i>	Humbert	h*									+	+	+	+	+	+
	<i>Helichrysum cordifolium</i>	A. DC.	h*					+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	<i>Inula speciosa</i>	(DC.) O. Hoffm.	h*									+					
	<i>Lactuca indica</i>	L.	h*		+				+	+		+					
	nd*		h*		+				+			+	+	+	+	+	+
	<i>Psiadia altissima</i>	(DC.) Drake	l*			+						+	+	+	+	+	+
	<i>Psiadia saviaefolia</i>	A. DC.	l*		+				+		+	+	+	+			+
	<i>Senecio faujacoides</i>	Baker	l*								+						+
	<i>Vernonia moquinioides</i>	Baker	l*					+		+				+			+
	<i>Vernonia</i> sp.		l*														+

Fabaceae	<i>Albizia gummifera</i> (J.F. Gmel.) C.A.Sm.	l*	+	+	+	+	+	+	+
	<i>Desmodium barbatum</i>	h*							+
	<i>Desmodium frutescens</i>	h*	+						
	<i>Desmodium incanum</i>	h*							+
	nd*	h*	+						
Flacourtiaceae	<i>Aphloia theiformis</i> (Vahl) Benn. et R.Br.	l*	+	+	+	+	+	+	+
Icacinaceae	<i>Cassinopsis</i> sp.	l*							+
Liliaceae	<i>Dianella ensifolia</i> L.	h*	+						+
Loganiaceae	<i>Anthocheista madagascariensis</i>	l*		+					+
	<i>Buddleja madagascariensis</i>	l*						+	
	<i>Nuxia capitata</i>	l*					+	+	
Malvaceae	<i>Sida rhombifolia</i> L.	h*	+						+
Melastomataceae	<i>Dichaetanthera cordifolia</i>	l*	+						+
	<i>Tristema virsanum</i>	h*					+	+	+
Monimiaceae	<i>Tambourissa perrieri</i> Drake	l*						+	
	<i>Tambourissa purpurea</i> (Tul.) A.DC.	l*		+					+
Moraceae	<i>Ficus soroceoides</i>	l*					+		+
	<i>Ficus</i> sp.	l*					+	+	
	<i>Pachytrophe dimepate</i>	l*					+		+
Myrcinaceae	<i>Maesa lanceolata</i> Forssk.	l*		+			+	+	+
	<i>Myrica phyllireaeifolia</i>	l*					+		+

Myrtaceae	<i>Eugenia emirnensis</i>	Baker	l*		+	+	+	
	<i>Psidium cattleianum</i>	Sabine	l*	+	+	+	+	+
	<i>Syzygium emirnense</i>	(Baker) Labat et GE Schatz	l*	+				
nd*	nd*		h*	+				
Orchidaceae	<i>Gastrochis</i> sp.		h*	+				
Palmaceae	<i>Dypsis</i> sp		l*	+				
Passifloraceae	<i>Passiflora</i> sp.		h*		+			+
Pittosporaceae	<i>Pittosporum polypermum</i>	Tul.	l*	+				
Poaceae	<i>Anadinella cylindrica</i>		h*		+			
	<i>Eulalia villosa</i>	(Thumb.) NEES	h*				+	
	<i>Imperata cylindrica</i>	(L.) Raeush.	h*	+			+	
	nd*		h*	+				
	<i>Panicum maximum</i>	Jacq.	h*			+	+	
	<i>Panicum</i> sp.		h*	+				
	<i>Paspalum commersonii</i>	Lam.	h*					+
	<i>Sporobolus subulatus</i>	Hack.	h*	+				+
Pteridaceae	<i>Adiantum</i> sp.		h*		+		+	
	<i>Pellaea viridis</i>	(Forssk.) Prantl.	h*				+	
	<i>Pteridium aquilinum</i>	(L.) Kuhn	h*	+	+	+	+	
Ranunculaceae	<i>Clematis mauritiana</i>	Lam.	l*	+				
Rosaceae	<i>Rubus rosifolius</i>	Sm.	h*	+				+
	<i>Rubus</i> sp.		h*		+	+	+	

Rubiaceae	<i>Anterospermum emirnense</i>	Baker	l*			+			+
	<i>Canthium</i> sp.		l*						+
	<i>Danais cernua</i>	Baker	l*						+
	<i>Danais fragrans</i>	(Comm.ex Lam.) Pers.	l*						+
	<i>Danais rhamnifolia</i>	Baker	l*	+					+
	<i>Mussaenda vestita</i>	Baker	l*		+				
	nd*		l*						+
	nd*		l*						+
	nd*		l*						+
	<i>Paederia</i> sp.		l*						+
	<i>Psychotria homolleae</i>	Brem. Speenoa	l*	+	+				+
	<i>Psychotria</i> sp.		l*		+				
	<i>Psychotria subcapitata</i>	Bremekamp.	l*						+
	<i>Schismatoclada psychotrioides</i>	Baker	l*			+			+
Sapindaceae	<i>Dodonaea viscosa</i>	Baker	l*	+	+	+	+	+	+
Scrophulariaceae	<i>Halleria ligustrifolia</i>	Baker	l*		+				+
Smilacaceae	<i>Smilax kraussiana</i>	Meisn.	h*	+	+	+	+	+	+
Solanaceae	<i>Physalis peruviana</i>	L	h*						+
	<i>Solanum auriculatum</i>	Aiton	l*		+	+	+	+	+
Taccaceae	<i>Tacca leontopetaloides</i>	(L.) Kuntze	h*		+				
Ulmaceae	<i>Trema orientalis</i>	(L.) Blume	l*		+	+	+	+	+
	<i>Vaccinium secundiflorum</i>	Hook.	l*						+
Verbenaceae	<i>Clerodendrum putre</i>	Shau.	l*			+			+
	<i>Clerodendrum</i> sp.		h*						+

