

# Forêts et fourrés de montagne à Madagascar

JEAN-LOUIS GUILLAUMET

## RÉSUMÉ

GUILLAUMET, J.-L. (1983). Forêts et fourrés de montagne à Madagascar. *Candollea* 38: 481-502. En français, résumé anglais.

Description des caractères physiologiques, biologiques et floristiques des formations ligneuses des montagnes malgaches — considérations générales sur leur étagement, leur répartition altitudinale et leur signification.

## ABSTRACT

GUILLAUMET, J.-L. (1983). Forests and mountain thickets of Malagasy. *Candollea* 38: 481-502. In French, English abstract.

Description of physiognomical, biological and floristic characteristics of woody units in the mountains of Malagasy; general consideration on their altitudinal range distribution and significance.

Les montagnes de Madagascar ont toujours attiré spécialement l'attention des botanistes; H. Perrier de la Bâthie puis H. Humbert explorèrent à peu près tous les sommets collectant un matériel considérable qui fut l'objet de nombreuses études dans tous les groupes systématiques, en outre des travaux de détails ou d'ensemble furent effectués sur la végétation, sa composition, sa physiologie, etc., (voir bibliographie).

En 1970, le Professeur R. Paulian initiait une recherche interdisciplinaire portant sur les écosystèmes montagnards dans la région malgache (Recherche coopérative sur programme n° 225 du Centre national de la recherche scientifique).

Les trois campagnes successives ont permis l'étude des massifs de l'Andrinotra et de l'Andrianony (PAULIAN & al., 1971), les chaînes anosyennes (PAU-

CODEN: CNDLAR  
ISSN: 0373-2967 38(2) 481 (1983)

© CONSERVATOIRE ET JARDIN  
BOTANIKUES DE GENÈVE 1983

O. K. S. I. O. M. Fonds Documentaire

N° : 15715, ex 1

Cote : B

LIAN & al., 1973), le Marojejy, l'Ankaratra, les massifs centraux de l'Ibity et de l'Itremo (GUILLAUMET & al., 1975). Il n'a malheureusement pas été possible de prospecter le complexe du Tsaratanana; en fait, quand il fallut choisir entre le Marojejy et le Tsaratanana, le premier fut retenu à cause de sa conservation et de son intégrité et parce que le moins connu des deux.

La description des types de végétation a été parmi nos principales préoccupations: il fallait aux autres disciplines des cadres utilisables et définir le plus précisément possible ces formes de végétation. Nous avons été amenés à le faire partiellement (Guillaumet, *Les groupements végétaux*: 234-261, in PAULIAN & al., 1971; GUILLAUMET & KOEHLIN, 1971) ou d'une façon plus générale (KOEHLIN & al., 1974). Il est maintenant possible de présenter une vue générale des formations ligneuses des montagnes malgaches qui sont la forêt dense humide, la forêt sclérophylle et le fourré.

### Caractères physiologiques

#### *Forêt dense humide de montagne*

Forêt à sous-bois herbacé (PERRIER DE LA BÂTHIE, 1921); forêt à mousses ou forêt à mousses et sous-bois herbacé (idem, 1927); forêt dense ombrophile de l'étage montagnard (HUMBERT, 1965).

Arbres minces hauts de 6 à 15 m, rarement plus; troncs tortueux et fortement branchus à faible hauteur.

Les circonférences de 50 individus (Ankaratra, 2100 mètres d'altitude), mesurées à 80 cm du sol sont représentées sur la figure 1. Peu d'arbres dépassent 100 cm de circonférence, soit un peu plus de 30 cm de diamètre; ce sont des *Weinmannia* et *Ilex mitis*, qui arrivent à dépasser 150 cm de circonférence (deux entre 165 et 175 cm, un entre 175 et 185 cm).

La base des troncs est dépourvue de contreforts et de racines échasses à quelques exceptions près: espèces du genre *Uapaca* notamment.

Les formes simples, mono- ou leptoblastiques (MANGENOT, 1969), sont encore fréquentes: Palmiers, *Pandanus*, *Cyathea*, *Dracaena*, Araliacées.

Sous-bois, plus ou moins dense, constitué d'arbustes grêles aux troncs droits.

Strate inférieure très importante, formée de plantes herbacées à grandes feuilles, de Fougères et Cypéracées.

Epiphytes abondants, tant en espèces qu'en individus et en types morphologiques, formant de véritables manchons sur les branches.

Lianes, le plus souvent herbacées, rares.

Absence presque totale de Bryophytes et de Lichens sur le sol.

### *Forêt dense sclérophylle de montagne*

Silve des Lichens (PERRIER DE LA BÂTHIE, 1921); silve à Lichens des cimes (HUMBERT, 1923); silve à Lichens (PERRIER DE LA BÂTHIE, 1927).

Nous avons utilisé ce terme pour ce que H. Perrier de la Bâthie nommait "silve à lichens" et décrivait si exactement "comme n'étant ... ni une vraie forêt, car la futaie en est trop basse, ni un vrai "bush", car on y peut encore distinguer deux étages. C'est une végétation intermédiaire, plus proche pour tant de la forêt que des broussailles" (1921: 146-147).

Cette formation présente de profondes analogies physiologiques et biologiques avec les forêts des pentes occidentales à *Uapaca bojeri* et Chlaenacées, nous les avons réunis dans un même type forestier (GUILLAUMET & KOEHLIN, 1971).

Strate supérieure de 6 à 10 mètres de hauteur, formée d'arbres tortueux à cimes peu ou pas jointives; ports typiquement fastigiés, rarement étalés.

Diamètre des troncs n'excédant pas 30 cm.

Les formes simples, mono- ou leptoblastiques, sont rares mais peuvent être représentées sur certains massifs par des espèces spéciales à cette formation (Palmiers et Cyathacées).

Strate moyenne importante, presque impénétrable, formée d'arbustes à petites feuilles, très ramifiés.

Strate inférieure très réduite, composée de Fougères, Cypéracées et quelques rares herbacées.

Lianes presque inexistantes.

Cette formation est dominée par l'abondance des Bryophytes, Lichens et plantes vasculaires indifféremment épiphytes, rupicoles ou terrestres. Le tapis de mousses peut atteindre jusqu'à 80 cm à 1 m d'épaisseur rendant le sol invisible, il se continue en s'amenuisant peu à peu sur les racines, les troncs, les branches jusqu'aux plus petits rameaux.

### *Fourré de montagne*

Broussaille éricoïde des hautes altitudes (PERRIER DE LA BÂTHIE, 1921); brousse éricoïde (HUMBERT, 1927); fourré dense ou végétation buissonnante éricoïde d'altitude (HUMBERT, 1965).

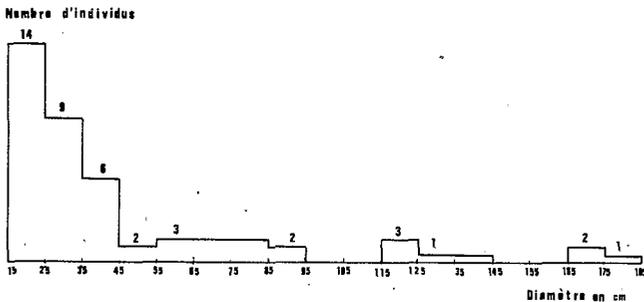


Fig. 1. — Répartition des circonférences de 50 arbres en forêt dense humide de montagne (Ankara, 2100 m).

Formation non stratifiée atteignant au maximum une hauteur de 5 à 6 m, inextricable, formée de petits arbres et arbustes à troncs tortueux et courts, généralement éricoïdes. Lianes rares sinon absentes, de même que les épiphytes à l'exception des Bryophytes et Lichens. Les herbes peuvent être assez abondantes au détriment des Bryophytes et Lichens complètement absents dans certains cas.

Si on peut admettre qu'il n'y a qu'un type physiologique de forêt dense humide de montagne, quelques variantes dans la forêt sclérophylle selon la densité et la hauteur du peuplement, il faut dans le fourré distinguer plusieurs types.

Cette formation est en effet très hétérogène, mosaïque de groupements divers liés à l'hétérogénéité du support et aux conditions rigoureuses du milieu.

On tiendra compte de la présence d'arbres plus abondants mais qui ne forment jamais de strate continue: fourré arboré; de la hauteur du fourré supérieur à 2 mètres: fourré haut, ou inférieur: fourré bas.

Par analogie à la forêt claire, forme dégradée de la forêt dense sèche ou de la forêt dense sclérophylle (GUILLAUMET & KOEHLIN, 1971: 276), on utilisera le terme de fourré clair pour des formes de dégradation où les espèces ligneuses subsistent disséminées au milieu d'un tapis herbacé, graminéen ou non.

Il convient d'utiliser le terme de fourré à bambous pour cette formation physiologiquement, biologiquement et floristiquement si originale qu'elle ne demande pas de description.

### Caractères biologiques

On ne peut envisager l'étude de toutes les caractéristiques biologiques, l'accent sera tout particulièrement mis sur les feuilles.

### *Forêt dense humide de montagne*

La microphyllie<sup>1</sup> est largement dominante dans la strate arborée; sur 18 espèces d'une forêt de l'Andringitra (1650 m), 12 sont microphylles, 4 mésophylles dont 4 Araliacées (trois à feuilles composées de feuilles microphylles), et 2 mégaphylles (1 *Pandanus*, 1 palmier). Bien que restreint ce comptage est représentatif, les espèces méso- et mégaphylles étant peu nombreuses, même si elles sont très caractéristiques. Ce sont surtout des espèces d'Araliacées et du genre *Croton* pour les premiers, des *Pandanus* et des Palmiers pour les seconds mais jamais nombreux.

La microphyllie s'accompagne d'une sclérophyllie marquée. La forme des feuilles est remarquablement constante (fig. 2), généralement ovale à oblongue et pas spécialement acuminée.

Les feuilles de la strate moyenne sont nettement plus grandes, même si elles sont encore microphylles (Rubiacées); il n'y a pas de marque de sclérophyllie. La mésophyllie est représentée chez les herbacées sub-ligneuses (Gesnériacées, Acanthacées, Labiées, Mélastomatacées). La mégaphyllie ne serait atteinte que par les frondes de Cyathacées si on les considère globalement et non au niveau des divisions qui relèvent de la nanophyllie.

Dans la strate herbacée, la gamme des dimensions foliaires paraît plus étendue, avec des nanophylles (Urticacées, Violacées, Lobeliacées, *Peperomia*, etc.), des microphylles (*Impatiens*, *Streptocarpus*, *Solenostemon*, etc.), des mésophylles (*Liparis*, *Streptocarpus*, etc.). Les Ptéridophytes, par leurs frondes, se situent dans ces trois classes mais surtout en méso-, macro- et mégaphylles, de même que de nombreuses Cypéracées. La sclérophyllie n'apparaît pas, il y a par contre une tendance marquée à la crassulescence (*Peperomia*, *Streptocarpus*, *Solenostemon*); à noter aussi l'abondance des Hyménophyllacées aux frondes composées de une ou deux couches de cellules.

La crassulescence des épiphytes doit être mentionnée, elle atteint à des degrés divers l'ensemble des organes végétatifs chez *Senecio francoisii* Humb., *Medinilla* div. sp., *Peperomia* div. sp., *Kalanchoë gracilipes* Baill., *K. porphyrocalyx* Baill., *K. uniflora* Hamet.

### *Forêt dense sclérophyllie de montagne*

Les feuilles se réduisent considérablement; les 37 espèces étudiées au Marojejy se répartissent ainsi: 5 leptophylles, 9 nanophylles, 16 microphylles, 5 mésophylles, 2 mégaphylles (1 *Pandanus* et 1 palmier) (fig. 3). Encore les

<sup>1</sup>Classification des feuilles de RAUNKIAER (1916 et trad. angl. de 1934) d'après leurs dimensions: leptophylle < 0.25 cm<sup>2</sup> < nanophylle < 2.25 cm<sup>2</sup> < microphylle < 20.2 cm<sup>2</sup> < mésophylle < 182.2 cm<sup>2</sup> < macrophylle < 1640.0 cm<sup>2</sup> < mégaphylle.



Fig. 2. — Quelques exemples de feuilles de forêt dense humide de montagne.

1. *Ilex mitis* (L.) Radlk. (Aquifoliaceae); 2. *Cussonia vantsilana* Bak. (Araliaceae); 3. *Araliaceae* sp.; 4. *Ocotea foveolata* Kost. (Lauraceae); 5. *Schefflera halleana* Bernardi (Araliaceae); 6. *Ephippiandra* cf. *capuronii* Cavaco (Monimiaceae); 7. *Cassinopsis madagascariensis* Baill. (Icacinaeae); 8. *Cussonia capuroniana* Bernardi (Araliaceae); 9. *Macaranga* sp. (Euphorbiaceae); 10. *Vernonia* sp. (Compositae); 11. *Polyscias* sp. (Araliaceae); 12. *Weinmannia* cf. *eriocarpa* Tul. (Cunoniaceae); *Weinmannia* sp. (Cunoniaceae).

mésophylles sont-elles dans la partie inférieure de leur classe; la plus grande mésophylle est *Anthocleista madagascariensis* Bak. dont la surface se situe entre 32 à 35 cm<sup>2</sup> (mésophyllie entre 20.2 et 182.2 cm<sup>2</sup>).

Il est surprenant de trouver dans cette formation des genres tels *Anthocleista*, *Gaertnera*, *Symphonia*, *Uapaca*, qui ne sont représentés que par des espèces à petites feuilles, véritables orophytes (dans les genres *Symphonia* et *Uapaca*) ou non (*Anthocleista madagascariensis* Bak.). Tout se passe comme si les plantes à petites feuilles avaient pu conquérir ce milieu sans difficultés, alors que d'autres n'auraient pu y pénétrer qu'en réduisant leurs feuilles.

Le faible couvert de la strate supérieure ne permet pas la réalisation d'un microclimat interne très individualisé sinon au niveau de la strate inférieure. Il y a une grande confusion au niveau des deux strates supérieures et une grande homogénéité pour les conditions climatiques qui font que les différences foliaires s'estompent et qu'on ne peut que confondre les deux strates.

La strate inférieure est généralement affectée par la diminution des feuilles et la sclérophyllie, même si les macro- et mégaphylles sont encore bien représentées par les fougères qui restent nombreuses. La crassulescence est moins évidente qu'en forêt dense humide.

La tendance à la sclérophyllie est très générale. Elle se retrouve chez les Muscinées où POTIER DE LA VARDE (1955) signale que dans ce type de végétation au Marojejy ... "la réunion d'espèces aux feuilles scarieuses ..., est très significative, et indique bien un groupement xérophile".

#### *Fourré de montagne*

Dans cette formation la tendance générale est à la réduction la plus énergique du feuillage. Il y a encore quelques mégaphylles; et au Marojejy, trois Cyathéacées (*Cyathea boivinii* Mett. var. *humblotii* C. Chr., *C. dregei* Kunze var. *polyphlebia* C. Chr., *Gymnosphaera alticola* Tard.), un palmier (*Neodypsis* sp.) et plus rarement *Pandanus sparganioides* Bak. C'est assez particulier à ce massif.

Un relevé effectué dans l'Andringitra donne 12 leptophylles, 8 nanophylles, 14 microphylles et 1 mésophylle (toutes dans les parties inférieures de ces deux classes). On remarquera dans cette formation, comme dans les précédentes, l'absence totale de macrophylle.

Leptophyllie et nanophyllie se rencontrent dans des taxons très divers: Podocarpacees, Composées, Mélastomatacées, Rubiacées, Guttifères, Rhamnacées, Thyméléacées, Mélastomatacées, Vacciniacées, Ericacées (fig. 4); chez ces derniers le genre *Philippia* a réalisé la nanophyllie de différentes manières (fig. 5).

La réduction foliaire et la sclérophylie affectent la strate herbacée et dans des familles où ce n'est pas habituel: *Impatiens marojejensis* H. Humb. (Balsaminacées), *Heteromorpha laxiflora* (Bak.) H. Humb. (Gesnériacées).

Cette réduction maximale des surfaces foliaires, supérieure à ce qu'on observe dans le fourré xérophylle du sud de Madagascar (THOMASSON, 1974) est accompagnée de sclérophylie très marquée: feuilles raides, coriaces, persistantes à cuticules épaisses, dotées d'organisations réductrices de transpiration telles les replis pileux abritant les stomates de la face inférieure des feuilles de *Philippia* ou la tendance à la succulence dans plusieurs taxons.

### Flore

Il y a des affinités floristiques<sup>1</sup> certaines entre les trois formations arborées et arbustives de montagne, mais aussi des différences profondes entre la forêt dense d'une part, la forêt sclérophylle et le fourré d'autre part; d'autant plus marquées au niveau spécifique (KOECHLIN & al., 1974).

Les espèces, non épiphytes, communes aux trois formations sont rares. Dans les chaînes anosyennes, une seule espèce de *Peperomia* terrestre semble exister dans la forêt dense, la forêt sclérophylle et le fourré. Mais sur les 32 espèces recensées, 12 sont communes à des deux dernières. Une seule, *Pittosporum humbertii* Cuf., serait spéciale à la forêt sclérophylle, 19 au fourré (Guillaumet, *Groupements végétaux*, pp. 27-37 in PAULIAN & al., 1973).

<sup>1</sup>Les plantes vasculaires ne sont pas prises en considération. Durant la RCP 225, une petite collection de Bryophytes et Lichens a été faite et l'étude en a été commencée par ONRAEDT (1976). Il est prématuré d'établir des conclusions même partielles mais il est vraisemblable que celles de POTIER DE LA VARDE (1955) sur le peuplement muscinal du Marojejy se confirmeront: "... Chaque étage est caractérisé par un ensemble d'espèces qui lui paraissent propres. Huit espèces seulement sont communes à plusieurs étages".

Fig. 3. — Quelques exemples de feuilles de forêt sclérophylle de montagne.

1. *Symphonia* cf. *microphylla* Benth. & Hook. f. (Guttiferae);
2. *Symphonia* cf. *lepidocarpa* Bak. (Guttiferae);
3. *Aphloia theiformis* Bennett. (Flacourtiaceae);
4. *Senecio* sp. (Compositae);
5. *Cabucala crassifolia* M. Pichon (Apocynaceae);
6. *Helichrysum* sp. (Compositae);
7. *Vaccinium* sp. (Vacciniaceae);
8. *Myrica phylliraefolia* Bak. (Myricaceae);
9. *Callophyllum* sp. (Guttiferae);
10. *Medinilla torrentum* Jum. & Perr. (Melastomataceae);
11. *Erythroxylum gerardii* Bak. (Erythroxylaceae);
- 12-13. *Uapaca* sp. (Euphorbiaceae);
- 14-15. *Agauria salicifolia* (comm. ex Lam.) Hook. f. (Ericaceae);
16. *Alberta* sp. (Rubiaceae);
17. *Evodia* cf. *floribunda* Bak. (Rutaceae);
18. *Eugenia* sp. (Myrtaceae);
19. *Dombeya* sp. (Sterculiaceae);
20. *Hedycariopsis perrieri* Cavaco (Monimiaceae);
21. *Dichaetanthera oblongifolia* Bak. (Melastomataceae);
22. *Psorospermum* sp. (Hypericaceae);
23. *Gaertnera* sp. (Rubiaceae);
24. *Elaeocarpus* sp. (Elaeocarpaceae);
25. *Cussonia* sp. (Araliaceae);
26. *Anthocleista madagascariensis* Bak. (Loganiaceae);
- 27-28. *Philippia* sp. (Ericaceae);
29. *Oncostemon ericophyllum* H. Perr. (Myrsinaceae).

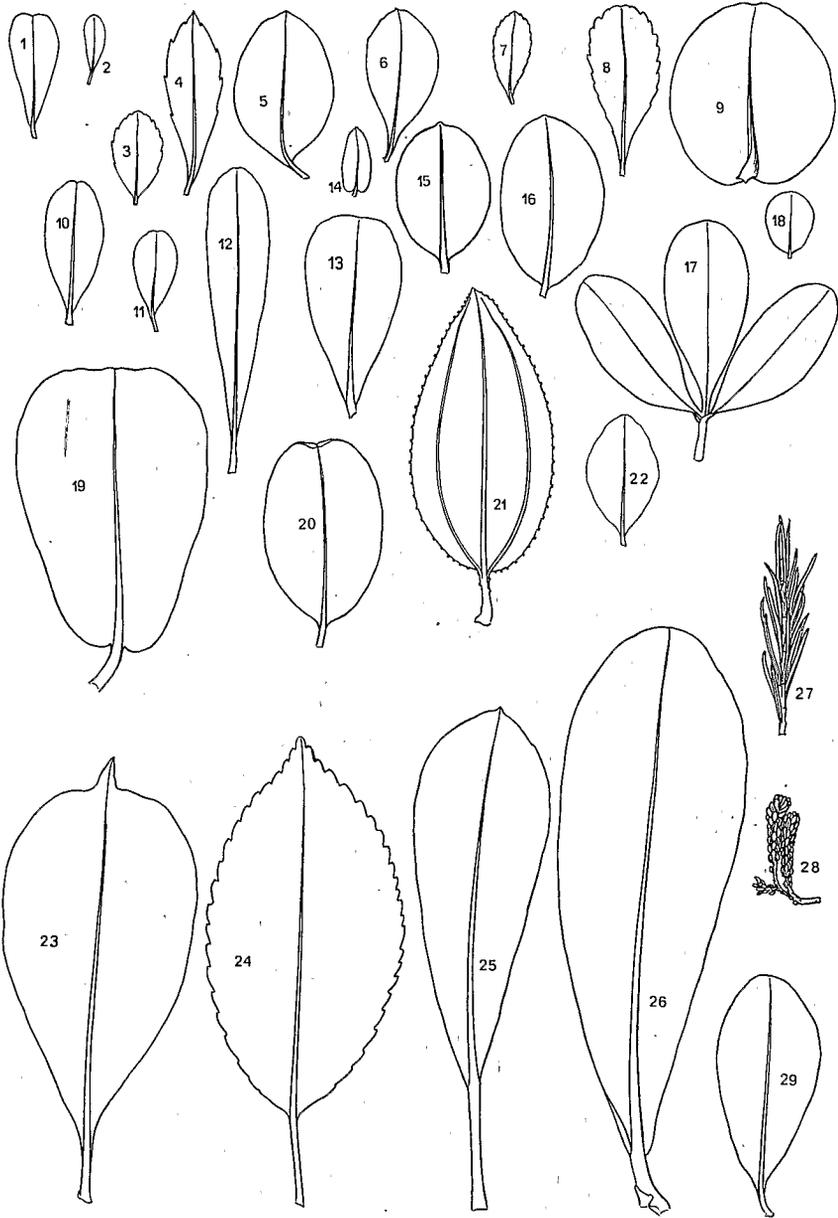




Fig. 4. — La réduction foliaire dans le fourré de montagne.

1. *Psiadia alticola* H. Humb. (Compositae); 2. *Podocarpus humbertii* de Laub. (Podocarpaceae); 3. *Symphonia lepidocarpa* (Guttifereae); 4. *Agauria salicifolia* (comm. ex Lam.) Hook. f. (Ericaceae); 5. *Phyllica emirnenis* Tul. (Rhamnaceae); 6. *Osbeckia minimifolia* Jum. & Pierr. (Melastomataceae); 7. *Podocarpus rostratus* Laurent (Podocarpaceae); 8. *Gnidia bakeri* Gilg (Thymeleaceae); 9. *Anthospermum* sp. (Rubiaceae); 10. *Helichrysum adhaerens* (DC.) R. Vig. & H. Humb. (Compositae); 11. *Stoebe cryptophylla* Bak. (Compositae); 12. *Stoebe pachyclada* H. Humb. (Compositae); 13. *Stenocline ericoides* DC. (Compositae).

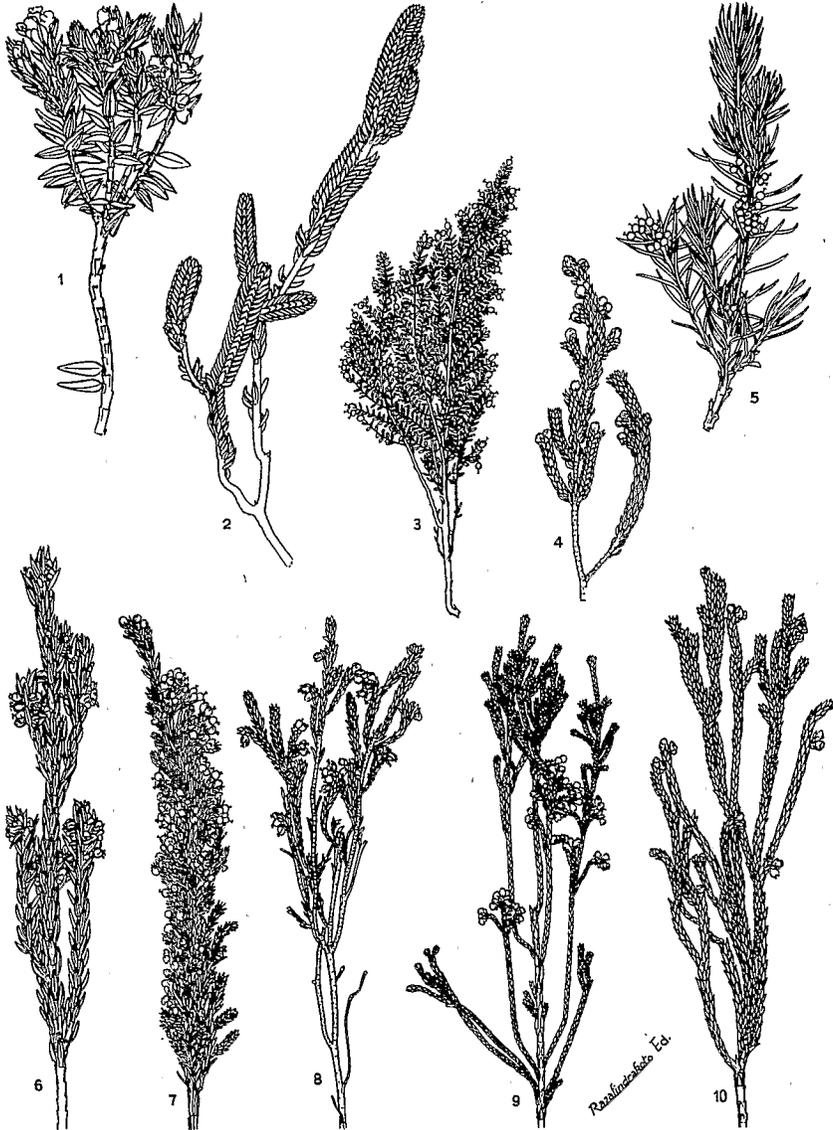


Fig. 5. — Quelques types de feuilles dans le genre *Philippia* (Ericaceae).

On rappellera qu'il existe un endémisme par massif, essentiellement spécifique, très élevé et on n'envisagera que le niveau générique.

Signalons seulement qu'un même genre peut être représenté par des espèces ou des taxons inférieurs individualisés dans les trois formations (par exemple dans les genres *Uapaca*, *Symphonia*, *Agauria*, *Cyathea*, *Helichrysum*, etc.).

*Forêt dense humide (les genres suivis d'un astérisique sont représentés uniquement par des espèces de montagne)*

Dans la strate supérieure, les familles et genres suivants peuvent être représentés: Taxacées (*Podocarpus*), Pandanacées (*Pandanus*), Palmiers (*Chrysalidocarpus*, *Dypsis*, *Neodypsis*, *Neophloga*), Liliacées (*Dracaena*), Moracées (*Ficus*), Myricacées (*Myrica*), Protéacées (*Dilobeia*, *Macadamia*\*), Monimiacées (*Ephippiandra*\*, *Hedycaryopsis*\*), Lauracées (*Ocotea*, *Ravensara*), Pittosporacées (*Pittosporum*), Cunoniacées (*Weinmannia*), Rosacées (*Pygeum*), Légumineuses (*Dalbergia*), Erythroxylacées (*Erythroxylon*), Rutacées (*Evodia*, *Zanthoxylon*), Euphorbiacées (*Thecacoris*, *Uapaca*), Anacardiacées (*Protorhus*, *Micronychia*), Aquifoliacées (*Ilex*\*), Icacinacées (*Cassinopsis*), Elaeocarpacees (*Sloanea*), Sarcolaenacées (*Pentachlaena*\*), Tiliacées (*Grewia*), Sterculiacées (*Dombeya*), Guttifères (*Callophyllum*, *Symphonia*, *Rheedia*), Flacourtiacées (*Homalium*), Myrtacées (*Polyscias*, *Cuphocarpus*), Cornacées (*Melanophylla*), Myrsinacées (*Maesa*, *Oncostemon*), Ebénacées (*Diospyros*), Oléacées (*Olea*, *Noronhia*), Verbénacées (*Vitex*), Bignoniacées (*Colea*), Composées (*Brachylaena*, *Vernonia*), ...

Ces espèces peuvent avoir une très large amplitude altitudinale (*Dilobeia thoursii* Roemer & Schultes, *Podocarpus madagascariensis* Bak.), être les représentantes montagnardes de genres à large distribution (*Weinmannia*, *Tambourissa*, *Symphonia*, etc.), appartenir à des genres strictement orophytes à Madagascar, endémiques (*Ephippiandra*, *Hedycariopsis*) ou non (*Ilex mitis* (L.) Radlk.).

La strate arbustive est composée de Cyathéacées (*Cyathea*, *Gymnosphaeria*), Graminées (*Arundinaria*), Légumineuses (*Mundulea*), Rutacées (*Vepris*), Euphorbiacées (div. gen. dont *Phyllanthus*, *Savia*, *Croton*), Ochnacées (*Campylospermum*), Guttifères (*Garcinia*), Thyméléacées (*Peddiaea*\*), Cornacées (*Melanophylla*), Myrsinacées (*Oncostemon*), Loganiacées (*Neuxia*), Scrofulariacées (*Halleria*) et de très nombreux genres de Rubiacées (Psychotriées, *Ixora*, *Coffea*).

La strate herbacée est très riche: *Impatiens*, *Peperomia*, *Streptocarpus*, *Solenostemon*, *Begonia*, *Lobelia*, *Dialypetalum*, *Hydrocotyle*, et très nombreuses espèces de Ptéridophytes, Orchidées, Graminées, Cypéacées, Acanthacées, Urticacées, Euphorbiacées, etc. On notera la présence d'afro-montagnardes et de boréales: *Sanicula europaea* L., *Viola abyssinica* Steud. ex Oliv., *Caucalis melanantha* (Hochst.) Hiern., *Cardamine africana* L.

Sur 100 m<sup>2</sup>, à 1650 m d'altitude dans l'Andringitra (Andrianony), on a noté 13 espèces d'Angiospermes, appartenant à 11 genres et 9 familles ainsi que 5 espèces de Ptéridophytes, dont 1 Hyménophyllacée.

Sur 50 m<sup>2</sup>, à la même altitude dans le même massif (Anjavidilava), 16 espèces d'Angiospermes, appartenant à 15 genres, 9 familles et 2 Ptéridophytes.

Des relevés plus complets dus à H. Perrier de la Bâthie donnent sur 100 m<sup>2</sup>, épiphytes exclus:

- Tsaratana (à 2000 m) – 98 individus (strate arborée 5, strate arbustive 23, strate herbacée 62, lianes 8) appartenant à 22 espèces et 16 familles.
- Ankaratra (à 2400 m) – 117 individus (strate arborée 6, strate arbustive 19, strate herbacée 88, lianes 4) appartenant à 30 espèces et 13 familles.

*Forêt dense sclérophylle (les genres suivis d'un astérisque sont représentés uniquement par des espèces de montagne)*

Dans les strates supérieures et moyennes généralement confondues, sont susceptibles d'être rencontrées les espèces appartenant aux familles et genres suivants: Cyathéacées (*Cyathea*, *Gymnosphaera*), Taxacées (*Podocarpus*), Graminées (*Arundinaria*), Liliacées (*Dracaena*), Chloranthacées (*Ascarinopsis*), Myricacées (*Myrica*), Protéacées (*Faurea*), Monimiacées (*Tambourissa*), Pittosporacées (*Pittosporum*), Cunoniacées (*Weinmannia*), Légumineuses (*Erythroxylon*), Euphorbiacées (*Phyllanthus*, *Uapaca*), Aquifoliacées (*Ilex*\*), Célastracées (*Maytenus*, *Mystroxyton*), Sapindacées (*Dodonaea*), Sterculiacées (*Dombeya*), Hypericacées (*Hypericum*, *Psorospermum*), Guttifères (*Symphonia*, *Ochrocarpos*), Flacourtiacées (*Aphloia*), Thymelacées (*Peddiaea*\*, *Dais*, *Lasiosiphon*), Rhizophoracées (*Macarisia*), Myrtacées (*Eugenia*), Araliacées (*Cuphocarpus*, *Schefflera* incl. *Cussonia* et *Neocussonia*), Vacciniacées (*Vaccinium*), Ericacées (*Agauria*, *Philippia*), Myrsinacées (*Monoporus*, *Oncostemon*), Ebénacées (*Diospyros*), Oléacées (*Olea*), Loganiacées (*Anthocleista*, *Nuxia*), Verbénacées (*Vitex*, *Clerodendrum*), Scrofulariacées (*Halleria*), Rubiacées (*Gaertnera*, *Alberta*), Composées (*Vernonia*, *Senecio*, *Centauroopsis*, *Psiadia*, *Apodocephala*, *Helichrysum*).

Les lianes sont surtout des Bambous (*Nastus*), Fougères et une Myrsinacée du genre *Embellia*.

La strate inférieure est riche en Fougères, Cypéracées, Orchidées, Pipéracées (*Peperomia*), Balsaminacées (*Impatiens*).

PERRIER DE LA BÂTHIE (1921) a fait un relevé sur 100 m<sup>2</sup> à l'Ankaratra (2200 m) dans cette formation: strate arborée 4 individus, 3 espèces, 2 familles; strate arbustive 32 individus, 13 espèces, 8 familles; strate herbacée 6 Fougères, 3 espèces et "presque toutes les espèces d'épiphytes" (6 espèces de Fougères, 6 d'Orchidées, 1 de *Peperomia*, 1 de *Kalanchoë*).

### Fourré de montagne

Les espèces non herbacées pouvant être présentes dans le fourré de montagne appartiennent aux familles et genres suivants: Cyathacées (*Cyathea*, *Gymnosphaera*), Blechnacées (*Blechnum*), Graminées (*Arundinaria*), Myricacées (*Myrica*), Protéacées (*Faurea*\*), Monimiacées (*Tambourissa*), Cunoniacées (*Weinmannia*), Légumineuses (*Mimosa*, *Crotalaria*, *Indigofera*, *Tephrosia*, *Mundulea*, *Phylloxylon*), Euphorbiacées (*Glochidion*, *Phyllanthus*), Célas-tracées (*Mystroxyton*), Sapindacées (*Dodonea*), Rhamnacées (*Phyllica*), Sarc-laenacées (*Pentachlaena*\*), Sterculiacées (*Dombeya*), Hypéricacées (*Psorosper-mum*), Guttifères (*Symphonia*), Flacourtiacées (*Aphloia*), Thyméléacées (*Dais*, *Lasiosiphon*), Myrtacées (*Eugenia*), Mélastomatacées (*Sakersia*, *Rousseauxia*, *Medinilla*), Araliacées (*Schefflera*), Vacciniacées (*Vaccinium*), Ericacées (*Agauria*, *Philippia*), Myrsinacées (*Monoporus*, *Oncostemon*, *Badula*), Gen-tianacées (*Gentianothamnus*\*), Labiées (*Salvia*), Verbénacées (*Clerodendrum*), Rubiacées (*Alberta*, *Schismatoclada*, *Anthospermum*), Composées (*Stoebe*\*, *Syncephalum*, *Helichrysum*, *Rochonia*, *Psiadia*, *Athrixia*, *Stenocline*, *Oligan-thes*, *Vernonia*, *Apodocephala*, *Senecio*).

La diversité et la richesse floristiques sont très grandes; plus faibles par contre parmi les herbes, *Impatiens*, *Tachyadenus*, *Thesium*, *Pelargonium*, Ptéridophytes et Orchidées diverses.

PERRIER DE LA BÂTHIE (1921) donne des relevés (100 m<sup>2</sup>):

- Andringitra (2200 m). Plantes ligneuses 72 individus, 18 espèces, 9 familles; plantes herbacées 8 individus, 1 espèce d'Angiosperme, 1 de Ptéridophyte.
- Tsaratanana (2660 m). Plantes ligneuses 40 individus, 16 espèces, 12 familles; plantes herbacées 30 individus, 6 espèces, 5 familles dont 1 Ptéridophyte.

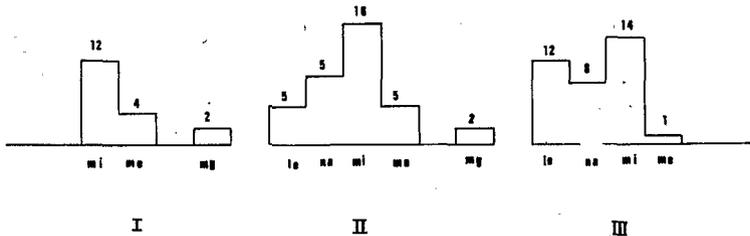


Fig. 6. — Comparaisons des dimensions foliaires dans les trois formations végétales de montagne. I. Forêt dense humide. II. Forêt sclérophylle. III. Fourré de montagne (*le*: leptophylle; *na*: nanophylle; *mi*: microphyll; *mé*: mésophylle; *ma*: macrophyll; *mg*: mégaphylle).

*Bambous, Pandanus, Palmiers et Cyathéacées*

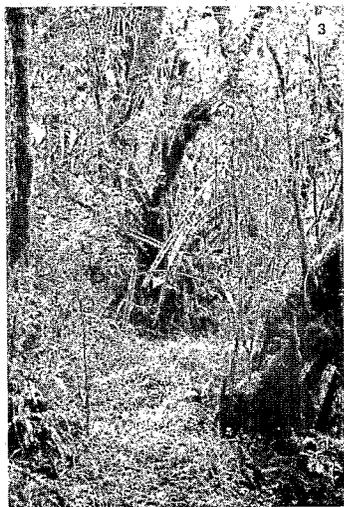
Ces quatre groupes de plantes sont assez particuliers, leurs présences suffisamment représentatives pour justifier un traitement de faveur.

Les bambous des montagnes malgaches sont dressés (genre *Arundinaria*) ou lianescents (genre *Nastus*). Ils sont présents sur tous les massifs mais n'y jouent pas un rôle de même importance, ainsi dans les chaînes anosyennes, l'étage montagnard est limité à sa partie inférieure par une ceinture à bambous définie comme forêt dense humide de montagne à bambous (Guillaumet in PAULIAN & al., 1973: 30) par sa physionomie, ses caractéristiques biologiques et sa flore. Dans l'Andringitra, par contre, les bambous (*Arundinaria* sp.) forment des peuplements disséminés, en altitude il existe un véritable fourré d'une autre espèce. Dans les massifs dénudés du centre de l'île (Ibity, Itremo), *Arundinaria ibityensis* A. Cam. constitue des fourrés bas presque monospécifiques. Aucun bambou n'est signalé de l'Ankaratra. Le Tsaratanana possède sa ceinture à bambous, alors que *Arundinaria marojejyensis* A. Cam. ne forme sur le massif dont il porte le nom, que des fourrés très importants dans la forêt sclérophylle et le fourré d'altitude.

Les *Pandanus* sont rares en altitude, représentés essentiellement par trois espèces de la section *Acanthostyla* dont ils ne présentent pas les caractéristiques de port (GUILLAUMET, 1973): *Pandanus alpestris* Martelli, *P. pseudobathiei* Pichi-Serm. et *P. sparganioides* Bak. Le premier atteindrait 2400 m au Tsaratanana, le second se trouve au Marojejy mais ne semble pas sortir de la forêt dense humide, le dernier enfin existe aussi dans l'Andringitra, dans la forêt dense humide des chaînes anosyennes, et monte presque jusqu'au sommet du Marojejy (2137 m) où il forme des peuplements importants. Pas plus que de bambous, l'Ankaratra n'a de *Pandanus*.

Les palmiers offrent sensiblement la même image que les *Pandanus*, très caractéristiques et très abondants en individus et en espèces dans les forêts humides de basse altitude ils se raréfient en montant. En forêt dense humide de montagne, ils sont encore représentés par quelques espèces des genres *Neophloga*, *Neodypsis*, *Chrysalidocarpus* et *Ravena*, ils deviennent plus rares en forêt sclérophylle (*Chrysalidocarpus*, *Neodypsis*, *Dypsis*, *Neophloga*), où cependant HUMBERT en a encore récolté 12 espèces au Marojejy (1955); au Tsaratanana *Neodypsis heteromorphus* Jum. est très abondant entre 1600 et 2000 m. Le fourré n'en a plus que quelques-uns, *Chrysalidocarpus acuminum* Jum. du Manongarivo et un *Neodypsis* presque sans tronc du Marojejy.

L'importance des Cyathéacées va en augmentant de la forêt de basse altitude à la forêt dense humide de montagne (6 espèces au Marojejy) puis diminue au-delà: 1 espèce de forêt sclérophylle et 3 espèces dans le fourré dont une commune avec la formation précédente (TARDIEU-BLOT, 1955).



Photos 1 et 2. — Forêt dense humide de montagne (Andringitra).

Photo 3. — Forêt dense humide de montagne (Marojejy).

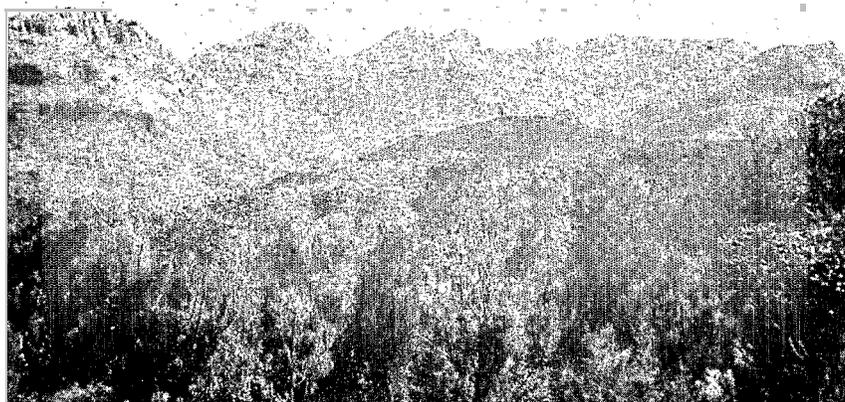
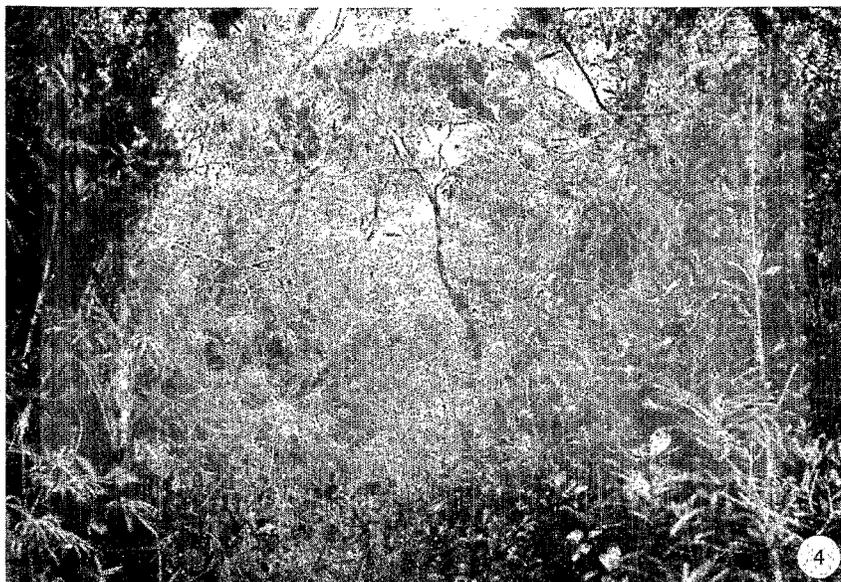


Photo 4. — Forêt sclérophylle de montagne (Marojejy).

Photo 5. — Fourré de montagne (Andringitra).



Photo 6. — Fourré de montagne (Marojejy).

### *Les épiphytes*

Les épiphytes sont un des éléments les plus spectaculaires des formations végétales d'altitude par leur abondance, leur diversité spécifique, leur tendance à s'affranchir du support végétal et à s'installer sur les rochers et le sol; les plantes habituellement terrestres et rupicoles devenant elles-mêmes épiphytes.

Les épiphytes vasculaires appartiennent à des groupes très divers: Fougères (très nombreux genres appartenant à presque toutes les familles de Polypodiacées et Hyménophyllacées), Aracées (*Remusatia vivipara* (Roxb.) Schott), Liliacées (*Rhodocodon*), Orchidées (très nombreux genres), Pipéracées (*Peperomia*), Crassulacées (*Kalanchoë*), Mélastomacées (*Medinilla* surtout), Moracées (*Ficus*), Araliacées (*Schefflera*), Composées (*Senecio françoisii* H. Hum.). On citera aussi la fréquence d'un *Vaccinium* épiphyte qui n'est peut être qu'accidentel, la rareté du *Rhipsalis baccifera* (J. S. Mill.) Stearn, qui semble préférer les altitudes inférieures à 1500 mètres, la relative abondance des Loranthacées dont le minuscule mais très remarquable *Korthalsella madagascariensis* Danser dont la forme évoque un cactus à raquettes.

Quelques chiffres donneront un aperçu de la richesse des formations d'altitude en épiphytes.

#### *Forêt dense humide*

- Ankaratra (2400 m), 100 m<sup>2</sup> (PERRIER DE LA BÂTHIE, 1921): 6 *Kalanchoë* (1 espèce), 5 *Medinilla* (1 espèce) et innombrables touffes de Fougères (5 espèces), d'Orchidées (5 espèces), de *Peperomia* (2 espèces).
- Tsaratanana (2000 m), 100 m<sup>2</sup> (PERRIER DE LA BÂTHIE, 1921): 10 Orchidées (3 espèces), 13 Fougères (6 espèces), 1 *Rhipsalis*, 3 *Medinilla* (2 espèces).
- Andringitra (Andrianony, 1650 m), environ 100 m<sup>2</sup> (Guillaumet, RCP 225). Relevé spécifique seulement: *Hymenophyllum polyanthos* S. W. B., *H. viguieri* Tard., *H. sibthorpioides* Mett., *H. ciliatum* Sw. et une espèce indéterminée, *Asplenium sandersoni* H. K., *Grammitis synsora* (Bak.) Cop., *Trichomanes boivini* V. d. B. et une espèce indéterminée de Fougère, 2 espèces de *Liparis* et 6 autres espèces d'Orchidées, *Senecio francoisii* H. Humb., *Vaccinium* sp., 3 espèces de *Peperomia*, 1 espèce de *Medinilla* (liane épiphyte) et un hémiparasite, *Bakerella* cf. *microcuspis* (Bak.) Van Tieghem.
- Chaînes anosyennes (1800 m), environ 100 m<sup>2</sup> (Guillaumet, RCP 225). *Hymenophyllum sibthorpioides* Mett. et une espèce indéterminée, *Asplenium* sp., *Senecio francoisii* H. Humb., *Kalanchoë porphyrocalyx* (Bak.) Baill. et *K. gracilipes* Baill., *Medinilla* sp., *Schefflera myriantha* (Bak.) Drake et plusieurs espèces d'Orchidées et de Pipéracées.

#### *Forêt sclérophylle*

- Ankaratra (2200 m), 100 m<sup>2</sup> (PERRIER DE LA BÂTHIE, 1921). Innombrables individus de Fougères (9 espèces), d'Orchidées (6 espèces), de *Peperomia* (1 espèce) et quelques pieds d'une espèce de *Kalanchoë*.

#### *Fourré*

- Tsaratanana (2600 m), 100 m<sup>2</sup> (PERRIER DE LA BÂTHIE, 1921). 2 Fougères (1 espèce) et 2 Orchidées (2 espèces):
- Andringitra (2200 m), 100 m<sup>2</sup> (PERRIER DE LA BÂTHIE, 1921). Absence totale de plantes vasculaires.

### Considérations générales

#### *Etagement et répartition en altitude*

Il est clair que la forêt dense humide et les bambusaies qui lui sont liées forment la ceinture de la forêt de montagne et que forêt dense sclérophylle et

fourrés constituent la ceinture des fourrés de montagne ou ceinture à Ericacées (GUILLAUMET, 1974).

Elles appartiennent à un étage climatique montagnard caractérisé par un déficit hydrique annuel cumulé inférieur à 100 mm, l'absence de saison sèche et une moyenne des minimums du mois le plus froid inférieur à 5°C (CORNET & GUILLAUMET, 1976).

On peut situer la limite inférieure de cet étage, donc celle de la forêt de montagne, imprécise comme toute limite due à un gradient climatique, aux environs de 1800 m avec quelques variantes d'un massif à l'autre selon la latitude, l'isolement, l'exposition et l'altitude même du massif.

### *Signification des formations ligneuses de montagne*

Cet étagement est compliqué du fait même des significations différentes des trois formations étudiées:

- la forêt dense humide représente incontestablement la réponse aux conditions optimales de climat et de sol; et elle pourrait atteindre les plus hauts sommets de l'île si celles-ci existaient. Elle atteint 2500 m au Tsaratanana point culminant de l'île avec 2876 m (PERRIER DE LA BÂTHIE, 1927) et persiste encore à 2700 m dans un ravin abrité (comm. de Ph. Morat).

Forêt dense sclérophylle et fourrés de montagne occupent les sols peu profonds et les stations les plus largement exposées à l'insolation et à ses effets. On retrouve un phénomène comparable à plus basse altitude, la "forêt des cimes", qui "... n'est autre que la forêt orientale, modifiée sur les crêtes stériles par les vents violents de l'est ou du sud-est" (PERRIER DE LA BÂTHIE, 1927).

La végétation des montagnes malgaches présente d'incontestables caractères physiologiques et biologiques liés aux caractères climatiques altitudinaux. Les sommets offrent des stations ponctuelles et discontinues soumises à de sévères contraintes édaphiques et climatiques, où ce sont différenciées des formes de végétation originales et spécialisées, comparables et assimilables à la ceinture des fourrés de montagne d'Afrique mais à des altitudes moindres.

La flore, issue dans sa plus grande part d'espèces et de genres tropicaux représentés en basse altitude à Madagascar et devenus des orophytes vrais, n'en représente pas moins des taxons typiquement de montagne surtout d'affinités africaines, plus rarement asiatiques ou américaines, voire sans affinités connues (DEJARDIN & al., 1973).

Les caractéristiques physiques ont joué le rôle prépondérant dans la mise en place de cette végétation et de cette flore des montagnes malgaches, accentuées encore par une implantation ancienne soumise à maintes vicissitudes cli-

matiques et géographiques (GUILLAUMET & MANGENOT, 1975) qui ont été fondamentales dans les processus de développement du monde végétal à Madagascar.

#### REMERCIEMENTS

J'évoquerai tout d'abord la mémoire de Paul Griveaud et remercie particulièrement Edmond Razafindrakoto pour son merveilleux talent de dessinateur, le Recteur Renaud Paulian pour son aide et ses encouragements, mes camarades qui ont travaillé dans cette RCP, Jean-Marie Betsch, Charles Blanc, Jean Descarpentries, Jean Kœchlin, Philippe Morat, André Peyrieras et Pierre Viette pour leur amicales discussions.

#### RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- CORNET, A. & J.-L. GUILLAUMET (1976). Divisions floristiques et étages de végétation à Madagascar. *Cah. ORSTOM, Sér. Biol.* 11(1): 35-42.
- DEJARDIN, J., J.-L. GUILLAUMET & G. MANGENOT (1973). Contribution à la connaissance de l'élément non endémique de la flore malgache (végétaux vasculaires). *Candollea* 28: 325-391.
- GUILLAUMET, J.-L. (1973). Formes et développement des Pandanus malgaches. *Webbia* 28(2): 495-519.
- (1974). Comparaison entre les formations végétales de montagne à Madagascar et en Afrique orientale. *Bull. Acad. Malg.* 51(1): 101-112.
  - & J. KOEHLIN (1971). Contribution à la définition des types de végétation dans les régions tropicales (exemple de Madagascar). *Candollea* 26: 263-277.
  - & G. MANGENOT (1975). Aspects de la spéciation dans la flore malgache. *Boissiera* 24: 119-123.
  - J.-M. BETSCH, C. BLANC, P. MORAT & A. PEYRIERAS (1975). Etude des écosystèmes montagnards dans la région malgache III. Le Marojeje, IV. L'Itremo et l'Ibity. Géomorphologie, climatologie, faune et flore (campagne RCP 225, 1972-1973). *Bull. Mus. Natl. Hist. Nat., Sér. 3*, 309, *Ecol Gén.* 25: 29-67.
- HUMBERT, H. (1925). La végétation des hauts sommets du sud-est de Madagascar. *Compt. Rend. Sommaires Séances Soc. Biogéogr.*: 102-103.
- (1927). La destruction d'une flore insulaire par le feu. Principaux aspects de la végétation à Madagascar. *Mém. Acad. Malg.* 5: 79 pp., 41 pl.
  - (1927). Le peuplement des hautes montagnes de Madagascar. *Compt. Rend. Sommaires Séances Soc. Biogéogr.*: 84-87.
  - (1928). La végétation des hautes montagnes de Madagascar. *Mém. Soc. Biogéogr.* 2: 195-200.
  - (1935). L'extinction des divers vestiges de certains types de végétation autochtone à Madagascar. *Arch. Mus., Sér. 6*: 569-587.
  - (1941). Le massif de l'Andohahela et ses dépendances - (Rés. nat. n° XI). *Compt. Rend. Sommaires Séances Soc. Biogéogr.*: 32-37.
  - (1952). Les territoires phytogéographiques du Nord de Madagascar. *Compt. Rend. Sommaires Séances Soc. Biogéogr.*: 176-184.

- HUMBERT, H. (1955). Une merveille de la nature à Madagascar. Première exploration du massif du Marojejy et de ses satellites. *Mém. Inst. Rech. Sci. Mad., Sér. B*, 6: 1-210.
- (1965). Description des types de végétation. In: HUMBERT, H. & G. COURSDARNE, Notice de la Carte Madagascar. *Trav. Sect. Sci. Tech. Inst. Franç. Pondichery, H.S.*, 6: 46-78.
- KOECHLIN, J., J.-L. GUILLAUMET & PH. MORAT (1974). *Flore et végétation de Madagascar*. J. Cramer, Vaduz.
- MANGENOT, G. (1969). Réflexions sur les types biologiques des plantes vasculaires. *Candollea* 24: 279-294.
- ONRAEDT, M. (1976). Bryophytes des îles mascareno-malgaches et Seychelles I et II. *Bull. Jard. Bot. Natl. Belgique* 46: 351-378.
- PAULIAN, R., J.-M. BETSCH, J.-L. GUILLAUMET, CH. BLANC & P. GRIVEAUD (1971). Etude des écosystèmes montagnards dans la région malgache. I. Le massif de l'Andringitra. *Bull. Soc. Ecol. France* 2: 189-266.
- CH. BLANC, J.-L. GUILLAUMET, J.-M. BETSCH, P. GRIVEAUD & A. PEYRIERAS (1973). Etude des écosystèmes montagnards dans la région malgache. II. Les chaînes anosyennes. Géomorphologie, climatologie et groupements végétaux (campagne RCP 225, 1971-1972). *Bull. Mus. Natl. Hist. Nat., Sér. 3*, 118: 1-40.
- PERRIER DE LA BÂTHIE, H. (1921). La végétation malgache. *Ann. Mus. Col. Marseille*: 1-268.
- (1926). Le Tsaratanana, l'Ankaratra et l'Andringitra. *Mém. Acad. Malg.* 3: 1-71.
- POTIER DE LA VARDE, R. (1955). Les muscinées du massif du Marojejy et des montagnes environnantes. *Mém. Inst. Sci. Mad., Sér. B*, 6: 213-218.
- TARDIEU-BLOT, M.-L. (1955). Les Fougères du massif du Marojejy. *Mém. Inst. Sci. Mad., Sér. B*, 6: 219-244.
- THOMASSON, M. (1974). Remarques sur la végétation des environs de Tuléar (sud-ouest malgache) V. La forêt dense sèche. *Adansonia, Sér. 2*, 14(2): 293-298.
- RAUNKIAER, C. (1916). The use of leaf size in biological plant geography. In: *The life forms of plants and statistical plant geography* (trad. angl. 1934). Clarendon Press, Oxford.