

THESE

Présentée pour l'obtention du grade de Docteur
En cotutelle entre l'Université d'Avignon et des Pays de Vaucluse, France
et l'Université d'Antananarivo, Madagascar

Evaluation du rôle des feux de brousse sur la composition, la structure, la phénologie, et la résistance de la végétation des bois de tapia (*Uapaca bojeri*) du massif d'Ibity, Nouvelle Aire Protégée, en vue de sa gestion durable

Swanni T. Alvarado

Soutenue le 10 décembre 2012, devant les membres de jury d'examen composé de :

Alexandre Buttler	Professeur École Polytechnique Fédérale de Lausanne	Rapporteur
Jean-Paul Métaillé	Directeur de Recherche CNRS Université du Mirail, Toulouse	Rapporteur
Jacques Gignoux	Chargé de Recherche CNRS ENS Ecole Normale Supérieure, Paris	Examineur
Pierre-Michel Forget	Maître de Conférences Muséum, H.D.R. Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris	Examineur
François Mesléard	Directeur de Recherche, Professeur associé Tour du Valat / Université d'Avignon et des Pays de Vaucluse	Examineur
Elise Buisson	Maître de Conférences, H.D.R. Université d'Avignon et des Pays de Vaucluse	Directrice
Charlotte Rajeriarison	Professeur Université d'Antananarivo	Directrice
Harison Rabarison	Maître de Conférences Université d'Antananarivo	Co-directeur
Porter P. Lowry II	Conservateur et Directeur du département Afrique & Madagascar au Missouri Botanical Garden / Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris	Membre invité

Thèse préparée au sein de l'Institut Méditerranéen de Biodiversité et d'Ecologie IMBE et du Département
d'Ecologie et Biologie Végétales de l'Université d'Antananarivo
en collaboration avec le Missouri Botanical Garden MBG antenne Madagascar

A mi madre, mi persona favorita

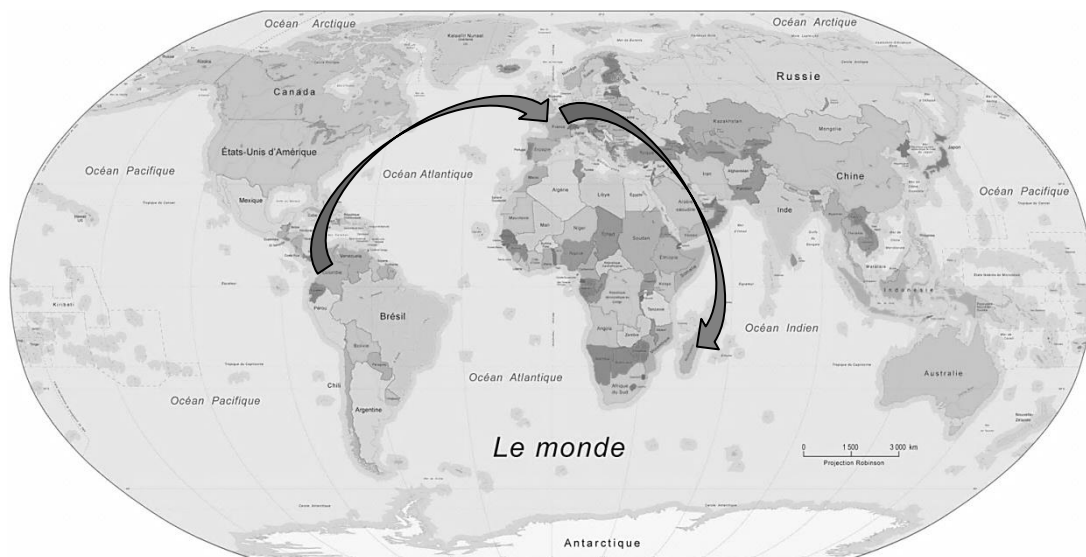
A mi padre, la estrella que desde el cielo ilumina mi camino

« Un voyage de mille milles commence par le premier pas »

Lao Tseu

Remerciements

« La **mondialisation** désigne l'expansion et l'articulation tantôt harmonieuse, tantôt conflictuelle à l'échelle mondiale, des échanges, des liens d'interdépendance et des situations qui en découlent entre nations, activités humaines et systèmes politiques et sociaux » (Wikipedia 2012). Cette thèse est donc un clair exemple de la mondialisation, plus précisément de la relation qui a eu lieu pendant une période de quatre ans (et quelques mois) entre quatre continents, quatre pays, et quatre institutions. C'est la mondialisation qui est responsable de l'arrivée d'une colombienne (Amérique du Sud) en France (Europe) pour poursuivre ses études, et de son engagement dans un projet de coopération avec une ONG américaine (Amérique du Nord) pour réaliser ses recherches à Madagascar (Afrique). Cette thèse n'aurait pu avoir lieu sans la volonté et la coopération entre l'Université d'Avignon et des Pays de Vaucluse, l'Institut Méditerranéen de Biodiversité et d'Ecologie, le Missouri Botanical Garden et l'Université d'Antananarivo. Ces quatre années ont été chargées de moments harmonieux et remplies de découvertes et de rencontres qui ont beaucoup apporté à ma vie professionnelle mais aussi à ma vie personnelle. Malgré des moments parfois conflictuels, malgré la crise économique mondiale à laquelle se sont jointes des difficultés économiques personnelles de 2008-2009, malgré le coup d'état à Madagascar en 2009 et l'instabilité politique qui ont marqué l'ambiance de cette recherche depuis le début, j'ai fini par comprendre que « l'important arrive non pas au terme de la route, mais bien avant, pendant le trajet lui-même » (Pavic).



Note au lecteur : étant donné le fait que ce travail s'insère pleinement dans la « mondialisation », vous trouverez par la suite 4 pages de remerciements pour toutes les personnes et les structures qui, de près ou de loin, ont apporté leur contribution à ce projet (approximativement une page par continent).

Je voudrais adresser mes remerciements en premier lieu à l'Université d'Avignon et des Pays de Vaucluse (UAPV) et l'Institut Méditerranéen de Biodiversité et d'Ecologie, particulièrement à **Thierry Tatoni** et **Thierry Dutoit**, qui m'ont accueillie au sein du laboratoire et des équipes de recherches auxquels j'ai été rattachée depuis 2007, avec une mention spéciale pour **Thierry Dutoit** qui a accepté de m'inscrire en thèse les premières années.

Je remercie également l'Université d'Antananarivo, et le Département de Biologie et Ecologie Végétales, le Chef de Département de Biologie et Ecologie Végétales Mr. **Aro Vonjy Ramarosandratana** et l'ex-Chef de Département **Mme Rakouth Bakolimalala**, qui m'ont accueillie dans les locaux de l'Université et qui ont aimablement accepté la collaboration, conclue par la signature d'une thèse en cotutelle entre l'UAPV et l'Université d'Antananarivo.

Les mots sont insuffisants mais ils viennent du fond du cœur, un énorme MERCI à **Elise Buisson**, ma directrice de thèse. Après m'avoir acceptée en tant que stagiaire lors de mon Master à l'Université Paul Cézanne, et par la suite avant d'avoir pu évaluer mon travail, elle m'a fait suffisamment confiance pour m'avoir proposé ce sujet de thèse qui m'a permis de grandir dans ma formation académique et dans ma vie personnelle. Un énorme merci pour l'encadrement, les multiples corrections de mon français « pas terrible », mais surtout pour quatre années de soutien et pour le combat vécu ensemble lors de la première année qui a permis qu'aujourd'hui je puisse présenter ce travail à un jury. Pour avoir gardé ton calme et m'avoir remonté le moral quand il fallait : MUCHAS GRACIAS.

Mes remerciements les plus sincères à Mme Pr. **Chalotte Rajeriarison** et Dr. **Harison Rabarison**, pour avoir accepté de co-encadrer cette thèse, je vous remercie pour toutes les remarques et conseils si pertinents lors de ma thèse.

J'exprime ma gratitude aux membres du jury, Pr. **Alexandre Buttler** Professeur au Laboratoire des Systèmes Ecologiques à l'École Polytechnique Fédérale de Lausanne en Suisse (rapporteur), Pr. **Jean-Paul Métaillé**, Directeur de Recherche CNRS au sein du laboratoire GEODE, Géographie de l'Environnement à Toulouse (rapporteur), Dr. **Jacques Gignoux**, Chargé de Recherche CNRS au sein du laboratoire BioEMCo, Biogéochimie et Ecologie des Milieux Continentaux à Paris (examineur), Dr. **Pierre-Michel Forget**, Maître de Conférences au Muséum National d'Histoire Naturelle à Paris (examineur) et Pr. **François Mesléard**, Directeur de Recherche à la Tour du Valat et Professeur à l'Université d'Avignon et des Pays de Vaucluse (examineur) d'accepter la lecture du manuscrit et d'enrichir avec un regard extérieur son contenu. Je remercie également Dr. **Pete Lowry**, Conservateur et Directeur du Département Afrique & Madagascar au Missouri Botanical Garden et au Muséum National d'Histoire Naturelle à Paris pour sa présence en tant que membre invité et pour son expertise.

Ce travail n'aurait pas eu lieu sans la participation du Missouri Botanical Garden. Je remercie **Christian Camara**, directeur permanent de MBG Madagascar pour l'accueil amical dans les bureaux de MBG, pour l'aide dans les démarches administratives qui ont permis la signature de la cotutelle entre les deux universitaires partenaires, et pour m'avoir fait découvrir le goût particulier de « l'eau de vaisselle » (plus connu comme « ranonapango ») qui a accompagné mes repas tous les midi, ou presque, au bureau. Je remercie également **Chris Birkinshaw**, responsable scientifique du projet de conservation d'Ibity, pour toutes les discussions qui ont eu lieu pendant ces quatre années et qui m'ont permis de construire ce projet, pour la lecture des manuscrits en français et anglais, et spécialement pour les 4 ans de « vie en commun » (comprendre « partage de son bureau ») au deuxième étage du bureau de conservation au MBG . Et bien sûr, je ne peux pas oublier de remercier **Pete Lowry**, pour sa participation et son intérêt actif dans la révision et rédaction des articles de cette thèse, pour sa disponibilité à répondre à mes questions sur la taxonomie des espèces endémiques malgaches et pour les multiples corrections de l'anglais de mes « abstracts », posters et présentations orales pour les conférences internationales auxquelles j'ai participé.

Je remercie toutes les personnes du MBG qui ont participé directement ou indirectement à la réalisation de cette thèse : **Jeannie Raharimampionona** et **Mamisoa Andrianjafy** responsables du projet de conservation sur le massif d'Ibity ; **Lalao Andriamahefarivo** et **Herisoa Manjakahery** qui se sont chargés de toutes les démarches pour l'obtention de mon permis de recherche et ses multiples renouvellements ; **Maherisoa Ratolojanahary** et **Dominique Dosy**, représentantes permanentes sur la nouvelle Aire Protégée d'Ibity, pour l'aide logistique sur le terrain et dans certaines de mes manip (comptage de fleurs, de fruits ou de feuilles inclus), pour la bonne ambiance à la maison-bureau à Ibity town et les multiples traductions français-malgache qui m'ont permis de communiquer et de réussir mes missions de terrain ; **Lova Njaranala**, **Fano Rajaonary** et **Tantely Raminosoa**, un grand merci pour avoir répondu à toutes mes questions sur le SIG et la cartographie ; **Richard « White » Razakamalala** pour son aide inquantifiable dans la prédétermination de mes spécimens d'herbier ; **Seheno Randriamanantena**, **Lafatriniaina Ramahaimandimby** et **Hanitra Rakotonandrasana** du bureau du service comptable que j'ai dérangés au cours de ces quatre années avec mes histoires de visa, budgets, scanners, etc ; **Mampianina Randriambahoaka** et **Andry Tiana Rasamuel** pour toutes les fois où vous avez sauvé ma vie, en sauvant la vie de mon ordinateur portable, pour réinstaller à plusieurs occasions Windows, Office, ArcGis, Photoshop et d'autres logiciels qui ont permis à mon travail d'aboutir. Finalement je remercie de tout mon cœur toute la MBG Team !! MISAOTRA BETSAKA pour la bonne ambiance de tous les jours, pour l'apprentissage tous les jours des mots en malgache, pour l'intérêt porté à ma culture avec les cours ratés de salsa (la danse), toutes mes amitiés à vous tous !!!

MISAOTRA BETSAKA à **Bruno Rakotondrina**, mon guide sur le terrain, qui a été ma main droite et parfois ma main gauche aussi. A lui et à toute sa famille qui m'ont accueillie comme une des leurs dans leurs maisons, qui m'ont appris un peu de malgache, qui m'ont de temps en temps hébergée ou dépannée dans les temps de crise, et qui ont participé à mes expéditions en tant que cuisiniers, gardiens du campement ou porteurs. A **Lalao** et **Andry** de la pépinière de Manajara, MISAOTRA BETSAKA pour m'avoir aidée tout

d'abord à faire germer les graines (on a presque pas réussi...) et ensuite à prendre bien soin de mes plantules pendant 2 ans, avant que je n'arrive avec ma manip de pyromane pour tout brûler. Un GRAND MERCI à vous tous.

Un grand merci à **Kalalisy Razafi** pour avoir assuré mes manips quand j'ai été absente et à **Narindra Ramahefamanana** à qui j'ai confié une partie de ce travail, merci pour ton incommensurable aide sur le terrain et pour avoir assuré avec ton DEA (et on y va!!)

Je remercie les institutions extérieures qui ont coopéré : le Parc Botanique et Zoologique de Tsimbazaza et leurs botanistes qui m'ont aidée pour l'identification des plantes. Je remercie également le personnel du Laboratoire de Microbiologie de l'Environnement (CNRE) et plus particulièrement le Dr. **Naina Ramanankierana** et Dr. **Rondro Baohanta**, et toute l'équipe d'étudiants qui m'ont aidée à réaliser les analyses de mycorhizes, pour toutes les discussions qui ont enrichi mon travail. Je remercie le laboratoire de Physiologie Végétale, à Mme **Isabelle Ramonta Ratsimiala** qui m'a permis de réaliser la partie de germination dans ses locaux et à Mr **Henri Dieudonné Rakotomalala** pour son aide au laboratoire.

MISAOTRA BETSAKA

Je remercie tous ceux qui ont lu mes manuscrits, qui ont participé aux analyses et rédaction de mes articles : **James Aronson**, **Stéphanie Carrière** et **Patricia Morellato**. Je remercie également les personnes qui ont apporté des éléments à ce travail à partir des discussions sur les manips, stats, etc. : **Arne Saatkamp** (pour tout savoir sur les graines et les modèles mixtes), **Irene Mendoza** (gracias guapa por la funcion de Fournier en R y la fenô) et **Alessandra Fidelis** et **Vania Pivello** (muita obrigada pelo discusiones no fogo e as sementes). Je remercie spécialement **Jacqueline Buisson** pour la révision finale du français de ce document (les remerciements inclus), et **Daniel Pavon**, pour son aide indirecte, pour avoir cuisiné des délicieux diners et repas pour Elise (et pour moi aussi quand je passais des nuits chez vous), ce que a certainement garanti qu'elle puisse s'occuper de la lecture de ma thèse et celles de deux de mes collègues/amis en même temps tout en gardant son calme (Si tu fuiste para Elise lo que Bert fue para mi, como te considero... y lo siento, ya te devolvemos a tu chica ;)).

Les moyens techniques ont été assurés par de multiples financements obtenus au cours de toute la thèse : je remercie l'Ambassade de France en Colombie de m'avoir octroyée la bourse CEF (Corporation pour les études en France, 2008-2010) qui m'a permis de démarrer ce doctorat. Ensuite le AXA Research Fund pour la bourse AXA (2009-2012) et le programme Ingéco CNRS/CEMAGREF(IRSTEA) qui ont octroyé les moyens financiers indispensables à la continuation et l'accomplissement de ce travail. La Bourse de terrain SFE (Société Française d'Ecologie), la Bourse du Programme Perdiguier (bourse de mobilité de l'Université d'Avignon) et le CIES Provence et le Monitorat à l'IUT Avignon (2009-2012) ont également été des compléments indispensables au financement.

Je remercie l'IUT d'Avignon, sa direction et tout le personnel d'enseignants et techniciens qui m'ont accueillie dans ses locaux lors de mes courts séjours en France. Merci plus spécialement à **Aline Le Menn**, directrice du département Génie Biologique de l'IUT, qui malgré quelques réticences sur mon niveau de français au début du doctorat, m'a tout de même permis d'exercer le travail de moniteur pendant trois ans (2009-2012). A **Christine Dransart**, la directrice des études, pour les emplois du temps et toutes les modifications qu'elle a dû faire surtout cette dernière année pour faciliter la fin de la rédaction de cette thèse.

Un grand merci à tous mes collègues du bureau qui sont devenus avec le temps mes amis : Renaud, Soizig, Solène, Adeline, Isabelle, Jean-François et Clémentine (l'ordre d'apparition dans cette liste n'est pas un reflet de l'affection que je ressens pour chacun d'entre vous, je vous aime tous). **GRACIAS DE CORAZON** à tous ceux qui m'ont permis de dormir sur leur canapé à chaque retour en France, à ceux qui ont gardé mes affaires (les petites et les grandes valises) pendant ma période SDF (Sans Domicile Fixe dans le bon sens du mot), ceux qui ont reçu mes courriers dans leurs boîtes à lettres, ceux qui m'ont amenée ou récupérée à l'aéroport de Marseille lors de mes multiples missions ; merci pour les co-voiturage vers l'IUT les matins et les soirs, pour les pauses café au bureau, pour avoir partagé avec moi les spécialités gastronomiques de chaque région de France et tout ce qui vient avec la culture française, ce qui inclut les corrections de mon français (j'ai essayé mais je continue à parler comme une vache espagnole). **Clèm**, merci pour les deux ans de cohabitation (sur le papier) à La Fare les Oliviers, et tes preuves de valeur et courage digne d'une thésarde en chef. **Ma So** merci pour assurer le soutien, de près et de loin, pour les super apéros et les bons repas que tu m'as fait goûter, ce n'est pas pour rien que tu as été « l' élu » (tu es la meilleure des amphitryonnes). **Isa** pour m'avoir convaincu d'intégrer la Tcheck aventure (et plein d'autres trucs de ouf). **Adeline**, parce que maintenant je vois le verre à moitié plein et non à moitié vide, en fait, il est déjà plein. **Jeff**, pour tes mots de soutiens dans des moments précis.

Une pensée spéciale à mes deux collègues de « PROMO » de thèse, mes amis bretons (le faux et la vraie) préférés : Soizig et Renaud. **Soizig Le Stradic** alias « la mamasita », **MUITA OBRIGADA** pour m'avoir fait découvrir la version brésilienne d'Ibity (ma montagne), pour tous les échanges sur nos manip ratées sur les graines qui ne germent pas, sur la phéno et toutes les manip partagées, j'espère voir un jour mon nom à côté du sien dans une publication (Ibity vs. La Serra do Cipó). **GRACIAS** à **Renaud Jaunatre** alias « el papasito », pour son amitié, pour avoir enrichi ma culture française en termes de musique, cuisine, ou musique et cuisine en même temps (« salade, tomate, oignon » fait le lien parfait), pour toutes ses remarques sur la langue française (oui, j'arriverai un jour à faire la différence entre « entendre, éteindre, atteindre, attendre », bref... un jour), et pour toute l'aide sur R (et toutes les jolies fonctions sur R qui ont changé ma vie ;-)). Merci à tous les deux pour l'amitié pendant ces quatre années de thèse en parallèle, chacun depuis un continent différent.

Pour finir je veux exprimer mon immense gratitude à mes familles : celle d'origine(en Colombie), et mes deux familles d'accueil en France et Madagascar :

Un inmenso sentimiento de agradecimiento a mis dos personas favoritas en el mundo: mi mamá **Martha** y mi hermanita **Cinthia**. Sin ustedes no hubiera llegado tan lejos, en todo el sentido de la palabra. Gracias por todo el apoyo y toda la confianza, por creer en mi, motivarme et impulsarme a llegar cada vez mas lejos, y sí que llegué lejos. Y un inmenso **GRACIAS** a mi “buena estrella”, mi papá **Jairo** (Q.E.P.D.), que desde hace ya casi 10 años ilumina mi camino y atrae la buena suerte a mi vida. Un abrazo para toda mi familia, a mis amigos de infancia y colegas bioloc@s de la UNAL, a las chicas (Geli, Uv y Maria) por las cyberconsultas que me acompañaron desde lejos en esta aventura (en las buenas, pero sobre todo en las malas). A toda mi fanaticada y a todos aquellos que a la distancia también « *movieron el bote* ». Por las buenas vibras que atravesaron miles de kilómetros: **GRACIAS TOTALES!!!!**

A **Cynthia López**, mi “hermana” mayor en Francia y la segunda Cinthia de mi vida. Por 5 años de amistad y apoyo incondicional, por estar ahí en las duras y en las maduras, por la chancleta con estilo, las vaciadas, los regaños, pero también por las palabras y los consejos... tu tenias razón, Madagascar ha sido la mejor experiencia de mi vida y no me arrepiento... al final me toco comerme mis palabras. Por ayudarme à crecer y madurar: Gracias.

A **Bert**, qui a été pendant ces dernières 4 années mon soutien et mon équilibre. Merci d'avoir attendu avec patience (beaucoup de patience), d'avoir cru en moi et de m'avoir soutenue malgré mes crises de stress, de m'avoir prêté ou plutôt donné une famille adoptive ici en France, un « chez moi » et surtout pour m'avoir fait savoir « que quelqu'un m'attendait quelque part ». Para ti mi corazón.

A mes familles malgaches : My first flat-mate **Cindy** (the third Cinthia in my life) **and Chad** (and of course Puce too), thanks for being my friends and my family, I do not have words to say how grateful I am for everything that you did for me, a few days that turned in 2 years in a shared house, nice trips, food (really good food). Now I speak English too, yeaah THANK YOU!! **Marian**, gracias por 4 años de amistad y por los 2 de “coloc” en Ambohitrakely. Solo me quedan gratos recuerdos, una « TO DO » list un poco incompleta de lo que nunca hicimos antes de partir de Mada, y otra « TO DO » list llena de proyectos con lo que haremos juntas después. **Lucia**, fue corto el tiempo pero gratos los recuerdos. **Bija**, ma chérie, merci d'avoir été à mes côtés dans les meilleurs et les pires moments, une partie de moi est restée avec toi et ta famille, que je considère aussi comme la mienne. Et finalement à toutes les personnes de toutes les nationalités et cultures différentes que j'ai pu rencontrer dans l'île rouge et qui ont marqué dans ma vie : Misaotra betsaka !!!

Table des matières

Remerciements	I
Table des matières	VII
Liste des tableaux	XI
Liste des figures	XII
Introduction	1
1. Contexte	1
1.1. Contexte local.....	1
1.2. Contexte scientifique	3
2. Objectifs.....	5
3. Aspects Fondamentaux	10
3.1. Biologie de la conservation	10
3.1.1. Pour quoi conserver la diversité?	10
3.1.2. Principes de la biologie de la conservation	12
3.2. Dynamique de végétation	13
3.2.1. Les communautés végétales.....	13
3.2.2. Les perturbations	14
3.3. Ecologie du feu	16
3.3.1. Le régime du feu	17
3.3.2. Comportement du feu	19
3.3.3. Dynamique du feu : l'équilibre Savane-Forêt	20
4. Le cas des forêts de tapia à Madagascar	22
4.1. Le feu à Madagascar.....	22
4.2. Les forêts sclérophylles de moyenne altitude.....	23
4.2.1. Classification	24
4.2.2. Le bois de tapia et le feu	25
Chapitre 1 - Creation of a management plan for the Ibity Massif, Madagascar: diagnosis	27
I. Chapitre 1	29
1. Introduction.....	30
2. Diagnostic of the Ibity New Protected Area	33
2.1. Protected areas in Madagascar	33
2.2. Physical setting of the Ibity New Protected Area	34
3. Materiel and methods.....	36
3.1. Biological characteristics of Ibity	36
3.1.1. Vegetation.....	36
3.1.2. Fauna.....	37
3.2. Current trends and impacts at Ibity	37
3.2.1. Impacts of fire on Ibity's herbaceous grassland plant community	37
3.2.2. Impacts of fire on plant phenology	38
3.2.3. Spatio-temporal evaluation of vegetation dynamics	38
3.2.4. Human demands on resources and environmental capacity to satisfy them	39

4.	Results	39
4.1.	Biological characteristics of Ibity	39
4.1.1.	Vegetation.....	39
4.1.2.	Fauna	43
4.2.	Current trends and human impacts at Ibity	43
4.2.1.	Impacts of fire on the herbaceous grassland plant community	43
4.2.2.	Fire impacts on plant phenology: preliminary studies	43
4.2.3.	Spatio-temporal evaluation of vegetation dynamics	45
4.2.4.	Human demands on resources and environmental capacity to satisfy them.....	46
5.	Discussion	47
5.1.	Delimitation of the protected area and the implementation of management plan	47
5.1.1.	The diagnostic.....	47
5.1.2.	Conservation objectives	49
5.1.3.	Implementation of conservation actions	50
6.	Conclusions.....	53

Chapitre 2 - Comparison of plant communities on two massifs in Madagascar (Ibity and Itremo) with contrasting conservation histories and current status.....55

II.	Chapitre 2.....	57
1.	Introduction.....	58
2.	Methods.....	60
2.1.	Study area	60
2.2.	Vegetation sampling.....	61
2.3.	Statistical analyses	62
3.	Results	63
3.1.	Species richness in Ibity and Itremo	63
3.2.	Woody species and understory composition	65
3.3.	Structure of tapia woodland	66
4.	Discussion	72
4.1.	The human contexts at Ibity and Itremo	72
4.2.	Tapia woodland and fire.....	73
4.3.	Other factors influencing tapia woodland	75
5.	Conclusion	76

Chapitre 3 - Variation spatio-temporelle des feux de brousse sur le massif d'Ibity en utilisant l'analyse d'images satellites MODIS 79

III.	Chapitre 3.....	81
1.	Introduction.....	82
2.	Méthodes.....	84
2.1.	Site d'étude	84
2.2.	Climat	84
2.3.	Images MODIS	85
2.4.	Traitement des images	86
2.4.1.	Burned Area Quality Assessment (BAQA).....	86
2.5.	Vérification sur le terrain et enquêtes	87
3.	Résultats	88

3.1.	Modalité des feux (2000-2010)	88
3.2.	Evolution spatio-temporelle.....	89
3.3.	Fréquence des feux à l'intérieur de l'Aire Protégée.....	92
4.	Discussion	94
4.1.	Répartition des feux sur les 10 ans	94
4.2.	Répartition des feux sur un an	94
4.3.	Répartition géographique des feux.....	94
5.	Conclusion	95

Chapitre 4 - Variation de la phénologie des espèces ligneuses des forêts sclérophylles des hauts-plateaux malgaches (bois de tapia) en fonction de la fréquence du feu 97

IV.	Chapitre 4.....	99
1.	Introduction.....	100
2.	Méthodes.....	102
2.1.	Site d'étude	102
2.2.	Climat	102
2.3.	Végétation	103
2.4.	Phénologie des espèces ligneuses.....	105
2.5.	Analyses des données	106
2.5.1.	Analyses statistiques	108
3.	Résultats	108
3.1.	Patrons phénologiques au niveau du paysage	108
3.2.	Patrons phénologiques au niveau des populations	111
3.3.	Effet du feu sur la synchronie.....	112
4.	Discussion	116
4.1.	Patrons phénologiques.....	116
4.2.	Effet du feu.....	119
4.3.	Synchronie.....	120
5.	Conclusion	121

Chapitre 5 - Germination et résistance des plantules de Tapia (*Uapaca bojeri*) et de quelques espèces ligneuses associées face au feu, en vue d'un renforcement des populations sur le massif d'Ibity, Madagascar..... 123

V.	Chapitre 5.....	125
1.	Introduction.....	126
2.	Méthodes.....	129
2.1.	Site d'étude	129
2.2.	Tests de Germination	129
2.3.	Résistance des plantules aux brûlis contrôlés	130
2.3.1.	Mycorhizes.....	131
2.3.2.	Brûlis contrôlés.....	132
2.4.	Analyses statistiques	132
3.	Résultats	133
3.1.	Germination	133
3.2.	Effet de la chaleur sèche sur la germination	136
3.3.	Quantification et caractéristiques des mycorhizes dans le sol	137
3.4.	Survie des plantules au feu	139

4.	Discussion	142
4.1.	Germination	142
4.2.	Effet de la chaleur sèche sur la germination	144
4.3.	Survie des plantules au feu	145
5.	Conclusion	148
Discussion générale.....		151
VI.	Discussion générale.....	153
1.	Les effets du feu sur le bois de tapia.....	153
2.	Le future du bois de tapia : vers une forêt sclérophylle ou une savane boisée ?.....	159
VII.	Conclusion et perspectives	163
1.	Implications pour la conservation	163
2.	Questions en suspend	163
VIII.	Bibliographie.....	167
IX.	Annexes.....	183
1.	Annexe 1 : Publications et communications scientifiques	183
2.	Annexe 2 : Calendrier de terrain 2008-2012	185
3.	Annexe 3 : Fauna inventory of Ibity massif (Chapitre 1) (Birkinshaw <i>et al.</i> 2006)	187
4.	Annexe 4 : Liste des espèces de plantes (Chapitre 2).....	189
5.	Annexe 5 : Alvarado S.T., Buisson E., Rabarison H., Birkinshaw C. & Lowry II P.P. 2012. Ibity Moutain: background and perspectives for its ecological restoration. <i>Ecological Restoration</i> . 30, 12-150	193
6.	Annexe 6 : Alvarado S.T., Buisson E., Rabarison H., Rajeriarison C., Birkinshaw C. & Lowry II P.P. 2010. Reintroduction and reinforcement of endangered woody species populations in Tapia woodlands, Mount Ibity, Madagascar: protocol and preliminary results. <i>SER-Europe Conference Proceedings</i> (http://ser.semico.be/ , 4p.).....	197

Liste des tableaux

Tableau 0- 1: Classification du bois de tapia selon les différents systèmes de classification de la végétation à Madagascar.	24
Table I-1: Vegetation types on Ibity Massif. Names used in the various unpublished reports are in French and indicated within brackets in the first column (Birkinshaw <i>et al.</i> 2006). For family names of species see Appendix 4 (Annexe 4) of the thesis.....	40
Table I-2: Structure and composition of four herbaceous grassland types on Ibity Massif. For family names of species seeAppendix 4 (Annexe 4) of the thesis	42
Table I-3: Evolution of cover for each major vegetation type on Ibity Massif between 1991 and 2000.	45
Table I-4: Summary of authorized and forbidden activities in Ibity NPA.	51
Table II-1: Mean DBH (in cm) of the main woody species in tapia woodland on the Ibity and Itremo massifs. W indicates the results of Wilcoxon tests and t of t-tests.	70
Table II-2: Mean number of individuals (%) of the principal woody species at the Itremo and Ibity massifs according to their DBH (cm). (A) Canopy (DBH>10cm); (B) Lower canopy (DBH to 5-10cm); (C) Midstory (DBH to 1-5cm); and (D) Understory (DBH<1cm).	71
Tableau III-1: Evolution des feux entre 2000 et 2010. Surfaces brûlées (ha) dans les trois communes pour chaque modalité de feu et pourcentage total de surfaces brûlées dans les trois communes.....	90
Tableau IV-1: Noms et informations complémentaires des sites étudiés sur le massif d'Ibity, avec une fréquence de feu différente : sites brûlés 1 fois (F _{1A} , F _{1B} et F _{1C}) et sites brûlés 3 fois (F _{3A} , F _{3B} et F _{3C}). .	105
Tableau IV-2: L'indice de synchronie de la floraison et fructification des espèces dans le bois de tapia, Madagascar, calculé à l'échelle de paysage, communauté et espèce, et comparaison entre les sites brûlés une fois (F _{1A} , F _{1B} , F _{1C}) et trois fois (F _{3A} , F _{3B} , F _{3C}). Feu 1 and Feu 3: données les trois sites compris ; Total : tous les sites compris. Voir les détails du calcul de Z (indice de synchronie) dans la section 2.5.	114
Tableau IV-3 : Indices de synchronie (Z) de la phénophase fleurs pour 8 espèces, calcul basé sur la production de fleurs et résumé aux différents niveaux. Total (ou paysage) = pour l'ensemble des individus de chaque espèce autour su massif, tous les sites confondus ; Feu 1 et Feu 3 = pour les individus des sites brûlés une et trois fois respectivement ; F _{1A} , F _{1B} , F _{1C} , F _{3A} , F _{3B} et F _{3C} = pour la population de l'espèce dans chaque site	115
Tableau V-1 : Moyenne du pourcentage de germination (PG) et du temps moyen de germination (MGT) des espèces ligneuses testées en chambre de culture.	134

Liste des figures

Figure 0-1: Processus cruciaux déterminant la structure et la dynamique des populations et des communautés (traduit d'après Nathan and Muller-Landau, 2000). Les principales causes et conséquences des patrons de distribution dans les différentes étapes. Des flèches pleines représentent les processus, les flèches en pointillés montrent les facteurs qu'influencent ces processus, les boîtes en pointillés montrent les facteurs qui ont une influence, et les boîtes pleines représentent les étapes d'intérêt dans les patrons de distribution	4
Figure 0-2 : Etude sur l'état des lieux du massif d'Ibity (Chapitre 1) et sur les effets du feu sur la composition et la structure de la végétation du bois de tapia (Chapitre 2) (traduit et adapté d'après Nathan and Muller-Landau, 2000).	6
Figure 0-3: Etude sur la détermination de la fréquence des feux à Ibity à partir de la cartographie des feux (traduit et adapté d'après Nathan and Muller-Landau, 2000).	7
Figure 0-4: Etude de la phénologie des espèces ligneuses et des effets du feu dans ces cycles (traduit et adapté d'après Nathan and Muller-Landau, 2000).	8
Figure 0-5: Etude de la germination et la résistance des plantules en réponse au feu (traduit et adapté d'après Nathan and Muller-Landau, 2000)	9
Figure 0-6: Disciplines qui intègrent les principes et fondements de la biologie de la conservation (Traduit d'après Groom et al. 2006)	12
Figure 0-7: Réponses après une perturbation (traduit et adapté d'après (Tugel et al. 2005)	16
Figure 0-8: Seuil de résistance au feu (traduit d'après Hoffmann et al. 2012).	21
Figure 0-9: Seuil de suppression du feu (traduit d'après Hoffmann et al. 2012).	22
Figure I-1: Stages in the establishment of a new protected area and the development of its management plan. *Diagnostic stage follows Holdgate's (Holdgate 1991) parameters (a, b, c). ^{1, 2, 3, 4, 5, 6} Stages for planning proposed by Margules et Pressey (2000).	31
Figure I-2: Location and of the Ibity new protected area and its surroundings (Vakinankaratra Region, Antsirabe II District, Rural Communes of Manandona, Sahanisvotry and Ibity)	35
Figure I-3: Vegetation map of the Ibity Massif. Adapted from Moat & Smith (2007)	41
Figure I-4: Flowering phenology for 10 target species (% de species with flowers): a) Group A (<i>Abrahamia ibityensis</i> , <i>Dioscorea hexagona</i> , <i>Pentachlaena latifolia</i> , <i>Philgamia glabrifolia</i> and <i>Xerochlamys bojeriana</i>); b) Group B (<i>Aloe capitata</i> var. <i>quartzicola</i> and <i>Pachypodium brevicaule</i>); c) Group C (<i>Uapaca bojeri</i>) and d) Group D (<i>Dialypetalum compactum</i> and <i>Distephanus polygalifolius</i>).	44
Figure II-1: Arrangement of sampled plots in tapia woodland: 40×40m plot (for trees of DBH ≥ 10cm), 20×20m plot (for trees of DBH 5-10cm), 10×10m plot (for trees of DBH ≥ 1-5cm), 5×5m plot (for trees of DBH < 1cm) and five of the 16 1×1m random plot (for herbaceous species)	62
Figure II-2: Mean species richness by soil type (granitic vs. quartzitic) and massif (Ibity and Itremo). Species richness (a) is represented by the mean number of woody species per 1600m ² ($F_{\text{soil} \times \text{massif}}=8.4$, $p<0.01$); (b) by the mean number of herbaceous species per 1m ² ($F_{\text{soil} \times \text{massif}}=14.5$, $p<0.001$); lower case letters indicate the results of post-hoc Tukey tests ($p<0.05$). Total numbers of woody and herbaceous species for Ibity were 33 and 87 respectively; and total numbers of woody and herbaceous species for Itremo were 18 and 66 respectively.	64
Figure II-3: Correspondence Analysis of woody species composition in tapia woodland of the Ibity and Itremo massifs; G= granitic and Q= quartzitic. Only those species that contributed substantially to the analysis are indicated.	66

Figure II-4: Mean canopy cover of <i>Uapaca bojeri</i> (m ²) at Ibity and Itremo massifs ($F_{\text{soil} \times \text{massif}} = 6.1, p < 0.05$). Lower case letters indicate the results of post-hoc Tukey tests ($p < 0.05$).	67
Figure II-5: Percent of individuals of <i>Uapaca bojeri</i> in each DBH class (cm) at Ibity and Itremo massifs. Wilcoxon tests were run for all DBH classes; they were significant for DBH class 5-10cm ($W=66; p < 0.001$), 20-30cm ($W=378; p < 0.001$), 30-40cm ($W=341; p < 0.001$) and 40-50cm ($W=227; p < 0.05$).....	68
Figure II-6: Percent of individuals of all woody species (except <i>Uapaca bojeri</i>) per DBH class (cm) at Ibity and Itremo massifs. These tests were significant for DBH class 1-5cm ($W=37; p < 0.001$), 5-10cm ($W=45.5; p < 0.001$), 20-30cm ($W=428.5; p < 0.001$), 30-40cm ($W=381; p < 0.001$) and 40-50cm ($W=297; p < 0.001$). ..	68
Figure III-1: Distribution des précipitations, températures moyennes pour le massif d'Ibity, Antananarivo, Madagascar (Données de 2004 à 2010 , Service de Météorologie Nationale d'Ampandrianomby). Un mois est inclus dans la saison des pluies quand les précipitations sont > 100 mm. Celle-ci s'étend de novembre à mars pour cette période ; elle est délimitée par le cadre en pointillés ; elle peut cependant varier d'une année à l'autre.	85
Figure III-2: Distribution du nombre des feux de brousse en moyenne par an et des précipitations moyennes mensuelles entre 2004-2010. Les barres représentent le nombre total de feux sur dix ans pour chaque mois et la ligne représente la moyenne des précipitations sur dix ans pour chaque mois ; la saison des pluies pendant la période étudiée est marquée dans le cadre gris sur l'axe des abscisses.	88
Figure III-3 : Evolution des feux de brousse (2000-2010) : pourcentage de surfaces brûlées dans les trois communes et des précipitations moyennes annuelles (2000 -2010) pour la région d'Ibity (les données météorologiques de la période 2000-2003 ne sont pas disponibles).	89
Figure III-4: Synthèse des différentes modalités de feux dans la zone d'étude (communes rurales Sahanivotry, Manandona et Alatsinainy Ibity) pour la période 2000 à 2010.	91
Figure III-5 : Fréquence des feux Précoces et feux de Printanisation au niveau des trois communes (Alatsinainy Ibity, Sahanivotry, Manandona), période de 2000 à 2010	92
Figure III-6: Fréquence des feux tardifs au niveau des trois communes (Alatsinainy Ibity, Sahanivotry, Manandona), période de 2000 à 2010	93
Figure IV-1: Distribution des précipitations, températures moyennes, maximales moyennes et minimales moyennes pour le massif d'Ibity, Antananarivo, Madagascar (Données de 1961 à 1990, Service de Météorologie Nationale d'Ampandrianomby). Un mois est inclus dans la saison des pluies quand les précipitations sont > 100 mm. Celle-ci s'étend de novembre à mai pour cette période, et est délimitée par le cadre en pointillés ; elle peut cependant varier d'une année à l'autre. La saison des pluies présentée ici est légèrement différente de celle présentée dans le chapitre 3 qui est basé sur 10 années de données météorologiques seulement, alors qu'ici elle est basée sur 29 années de données.....	103
Figure IV-2: Localisation des sites étudiés sur le massif d'Ibity, Madagascar, avec une fréquence de feu différente. Cercles verts: sites brûlés 1 fois (F_{1A}, F_{1B} et F_{1C}) et cercles jaunes: sites brûlés 3 fois (F_{3A}, F_{3B} et F_{3C}) (image Google Earth 2012)	104
Figure IV-3 : Pourcentage d'espèces qui présentent des boutons, des fleurs (au-dessus de l'axe des abscisses), des fruits verts et des fruits mûrs (en dessous de l'axe des abscisses) pour chaque mois étudié pendant les 2 ans de suivi de la phénologie des espèces ligneuses dans le massif d'Ibity, Madagascar. Les mois delimités dans les cadres gris correspondent à la saison de pluies.	109
Figure IV-4: Pourcentage d'individus qui présentent des boutons, des fleurs (au dessus de l'axe des abscisses), des fruits verts et des fruits mûrs (en dessous de l'axe des abscisses) pour chaque mois étudié pendant les 2 ans de suivi de la phénologie des espèces ligneuses dans le massif d'Ibity, Madagascar. Les mois delimités dans les cadres gris correspondent à la saison de pluies.	110
Figure IV-5: Pourcentage d'individus présentant des fleurs (au dessus de l'axe des abscisses) et des fruits mûrs (en dessous de l'axe des abscisses) sur les sites brûlés une fois et trois fois pour chaque mois étudié pendant les 2 ans de suivi de la phénologie des espèces ligneuses dans le massif d'Ibity, Madagascar. Les mois delimités dans les cadres gris correspondent à la saison de pluies.	111

Figure IV-6 : Pourcentage d'intensité de Fournier pour huit espèces pour la production de fleurs (valeurs au-dessus de l'axe des abscisses) et fruits mûrs (valeurs en dessous de l'axe des abscisses) sur les sites brûlés une fois et trois fois chaque mois pendant les 2 ans de suivi de la phénologie des espèces ligneuses dans le massif d'Ibity, Madagascar.	112
Figure V-1 : Pourcentage de germination (figures a, c, e, g) et cinétique de germination (valeur cumulée du nombre des graines germées par jour; figures b, d, f, h) des quatre (sur cinq) espèces étudiées en absence de traitements (témoin) et en testant l'imbibition pré-germination des graines pendant 24h dans l'eau.....	135
Figure V-2 : Pourcentage de germination (figures a, c, e) et cinétique de germination (valeur cumulée du nombre des graines germées par jour ; figures b, d, f) des trois (sur cinq) espèces étudiées selon les différents traitements de l'effet de la chaleur sèche pré-germination. Quatre températures différentes (40°C, 60°C, 80°C et 120°C) sont évaluées. Pour chacune de ces températures, les graines ont été exposées pendant 10, 30, 60 et 90 minutes. Pour simuler le passage d'un feu chaud et plus rapide, deux températures ont été évaluées (100°C et 120°C) en exposant les graines à la chaleur sèche pendant 5 minutes.	137
Figure V-3: Quantification du nombre de spores/g de sol (a), de la longueur des hyphes (b) et du pourcentage de chaque morphotype des mycorhizes (c) pour le quatre types de sol évalués : sol de la pépinière mélangé avec du compost, sol de la pépinière pur, sol d'Ibity mélangé avec du compost et sol d'Ibity pur.....	138
Figure V-4: GLM pour <i>Abrahamia ibityensis</i> (a, b, c), <i>Aphloia theaiformis</i> (d, e, f), <i>Carissa edulis</i> (g, h, i) et <i>Uapaca bojeri</i> (j, k, l). Résultats des trois variables explicatives type de sol : sol d'Ibity (vert) et sol de la pépinière (rouge) ; traitement selon la densité de la paille : témoin (noir), faible densité (FD, rose) et grande densité (GD, bleu) ; et l'âge des plantules au moment du brûlis : 6, 9, 12, 16 et 23 mois. *** $p < 0.001$, ** $p < 0.01$, * $p < 0.05$; « + » = z positif et « - » = z négatif.....	141
Figure VI-1: Synthèse des résultats obtenus. Les cadres verts résumés les principales conclusions des études réalisées dans cette thèse. Les éclairs marquent les points où le cycle démographique est interrompu. Les étoiles rouges montrent les questions qui restent en suspens.	155
Figure VI-2 : Influence anthropique sur un gradient de régimes de feu limité par le climat d'un côté et par le combustible de l'autre. La ligne continue représente les niveaux d'activité de feu associée aux différents écosystèmes. La ligne en pointillés indique le degré auquel ces écosystèmes sont sensibles à la transformation suite aux impacts humains sur le régime de feu (e.g. l'ignition, la gestion du combustible, la suppression du feu ou l'utilisation de la terre) (traduit et adapté d'après Whitlock et al. (2010)	161

Introduction

1. Contexte

1.1. Contexte local

L'île de Madagascar a attiré l'attention du monde scientifique depuis plusieurs décennies grâce à son niveau de diversité et d'endémisme élevé. Les premiers explorateurs de l'île la décrivent comme la source d'une grande diversité résultant de 100 millions d'années d'isolement tectonique, d'une vaste gamme de climats et de sols et d'une grande variété topographique (Basse 1934; Du Puy & Moat 1996; Kull 2000). Les évaluations actuelles suggèrent que la flore Malgache est composée d'environ 13 à 14 mille espèces, dont plus de 90 % d'endémiques (Phillipson *et al.* 2006), qui appartiennent à une large gamme de types de végétation autochtone (Moat & Smith 2007). Ces formations végétales ont été fortement dégradées ou remplacées par des formations secondaires résultant des activités humaines (Lowry II, Schatz, & Phillipson 1997).

Le bois de tapia, dominé par l'espèce endémique *Uapaca bojeri* (Phyllanthaceae), est une formation sclérophylle de moyenne altitude (Koechlin, Guillaumet, & Morat 1974) limitée aux Hautes Terres malgaches. Ce type de végétation est présent dans quatre zones principales (les massifs d'Ibity, d'Itremo, d'Isalo et la région d'Imamo) dont un seul site fait partie du Système des Aires Protégées de Madagascar (Parc National d'Isalo). Cette formation adaptée et résistante au régime de feu naturel de la région est présente aujourd'hui dans des massifs fragmentés, dispersés et isolés, couvrant une surface équivalente à 132,255ha (Alvarado *et al.* 2012). La plupart des formations autochtones boisées dans la région des Hautes Terres ont été remplacées par des formations herbeuses secondaires formées au cours des derniers 1500 à 2000 ans en raison d'une augmentation de la fréquence des feux due à l'action de l'homme, et donc supérieure à celle du régime naturel. Ces prairies sont brûlées annuellement pour renouveler les pâturages pour le bétail, le nettoyage des cultures, ou le contrôle des parasites (Kull 2000) mais ces feux mal contrôlés se communiquent souvent aux bois de tapia. Aujourd'hui les rémanents des bois de tapia ont une vaste couche herbacée et une canopée ouverte avec une représentation importante des espèces ligneuses appartenant à des familles endémiques comme les Asteropeiaceae et les Sarcolaenaceae (Lowry II *et al.*

1997). Les pratiques traditionnelles de gestion semblent avoir épargné les fragments de bois de tapia parce que cette végétation joue un rôle primordial dans l'économie locale comme source importante de fruits comestibles, de bois de chauffage, de bois de construction, de champignons, et de plantes médicinales mais aussi comme habitat pour le ver à soie sauvage (*Borocera madagascariensis*), dont les cocons sont collectés par la population locale pour la production de soie (Gade 1985; Kull 2002a). Cependant, actuellement les vestiges de bois de tapia sont fragmentés et transformés par un régime de feu changeant (Kull 2002a; Kull, Ratsirarson, & Randriamboavonjy 2005). Aujourd'hui les méthodes traditionnelles sont encore utilisées, mais des pratiques plus récentes ont causé la dégradation de ces bois de tapia par l'augmentation des zones de culture et le pâturage, l'exploitation illégale et la commercialisation des ressources naturelles, le reboisement avec des espèces exotiques à grande capacité d'envahissement comme l'eucalyptus (*Eucalyptus robusta* Sm.), le pin Baguio (*Pinus kesiya* Royle ex Gordon) et l'acacia (*Acacia dealbata* Cunningham) et les changements du régime de feu.

Afin d'augmenter la protection du bois de tapia, deux massifs quartzitiques, le massif d'Ibity et le massif d'Itremo, ont été proposés comme nouvelles aires protégées (Birkinshaw *et al.* 2004, 2006). En décembre 2008, un ordre de protection provisoire a été publié pour Ibity et a été renouvelé en décembre 2010. L'inscription définitive dans la liste des AP est en attente. Cette nouvelle aire protégée couvre approximativement 6136 ha et contribue au Système des Aires Protégées de Madagascar (SPAM), qui a prévu d'augmenter l'aire totale de protection jusqu'à 6 millions d'hectares (environ 10% du pays) (Borrini-Feyerabend & Dudley 2005). L'aire protégée d'Ibity protégera la plupart des environnements caractéristiques du massif soit la forêt dense et le bois de tapia, la savane boisée sur substrats quartzitiques qui héberge de nombreuses espèces rares et menacées d'extinction comme les *Pachypodium*. Le projet de conservation et de restauration, basé sur la participation de la communauté, est coordonné par le Missouri Botanical Garden (MBG - Programme de Madagascar, Antananarivo) en coopération avec les institutions malgaches clés et les communautés locales (MBG 2012). L'initiative du MBG a impliqué la mise en place d'une approche participative de la population et de programmes d'éducation environnementale basés, d'une part sur la prise de conscience de la nécessité de conservation du massif d'Ibity, de son importance économique, des menaces pesant sur sa biodiversité et des efforts à faire afin de réduire la fréquence des feux.

Le feu est en effet considéré comme une perturbation qui affecte toutes les étapes du cycle démographique d'une espèce, d'une population ou d'une communauté. Jusqu'à présent, aucune étude sur la détermination de la fréquence des feux à Ibity n'a été réalisée, ce qui limite la discussion des résultats et les recommandations pour la gestion du feu autour du massif. L'objectif principal de cette recherche entamée en 2008 est donc de définir les caractéristiques écologiques du massif d'Ibity ainsi que les relations entre le feu et la végétation. Les données obtenues participeront à l'élaboration du plan de gestion durable et de restauration écologique dans le massif. La section suivante décrit les objectifs précis de ce travail.

1.2. Contexte scientifique

Nathan et Muller-Landau (2000) ont montré que parmi les processus spatiaux pour déterminer la structure et la dynamique de populations et de communautés, les « patrons de distribution » sont des processus démographiques spatiaux cruciaux. Les patrons de dispersion déterminent les zones potentielles de recrutement, expliquent la coexistence d'espèces (Tilman 1997), et permettent d'expliquer d'autres processus ultérieurs tels que la prédation, la compétition et la reproduction. Selon leur modèle (Figure 0-1) dans un premier temps, la production de graines reflète des influences environnementales, comprenant non seulement des facteurs abiotiques, mais aussi des facteurs biotiques comme les interactions avec d'autres espèces de plantes ou d'animaux. Ces interactions sont particulièrement associées aux caractéristiques et comportements des pollinisateurs, qui sont sous l'influence à la fois des caractéristiques de l'environnement et de la distribution des plantes. Dans un deuxième temps, la distribution spatiale des graines est le résultat de la réponse des agents de dispersion aux caractéristiques des plantes, à leur distribution et aux conditions environnementales. Ainsi, la relation entre les patrons de distribution (y compris la production des graines et leur dispersion), les variations des conditions environnementales et l'action des agents de dispersion secondaire, la perte de graines post-dispersion et leur incorporation dans la banque de graines permanente du sol. La pluie de graines, la banque de graines et les conditions environnementales, avec les effets spécifiques du génotype, co-déterminent la germination et, donc, le patron de dispersion des plantules. La survie et la croissance des plantules dépendent de conditions environnementales et déterminent la distribution des adultes.

Ce modèle a été adapté ici pour l'étude des bois de tapia à Ibity car il inclut tous les processus et les facteurs qui affectent le cycle démographique d'une espèce, d'une population ou d'une communauté. Pour comprendre les effets du feu sur la végétation de ce massif et notamment sur la régénération des espèces dans le bois de tapia, il est nécessaire de détecter l'étape ou les étapes dans ce cycle démographique où il y a un blocage (production et/ou dispersion des graines, germination, croissance, survie, mortalité, etc.), et les facteurs biotiques et abiotiques que causent ce blocage. L'état actuel de la végétation de bois de tapia est donc le résultat de l'interaction de ces processus et des facteurs qui les influencent. Cette étude a pour but d'étudier certains de ces processus avec un regard particulier sur le feu comme facteur abiotique affectant le cycle démographique.

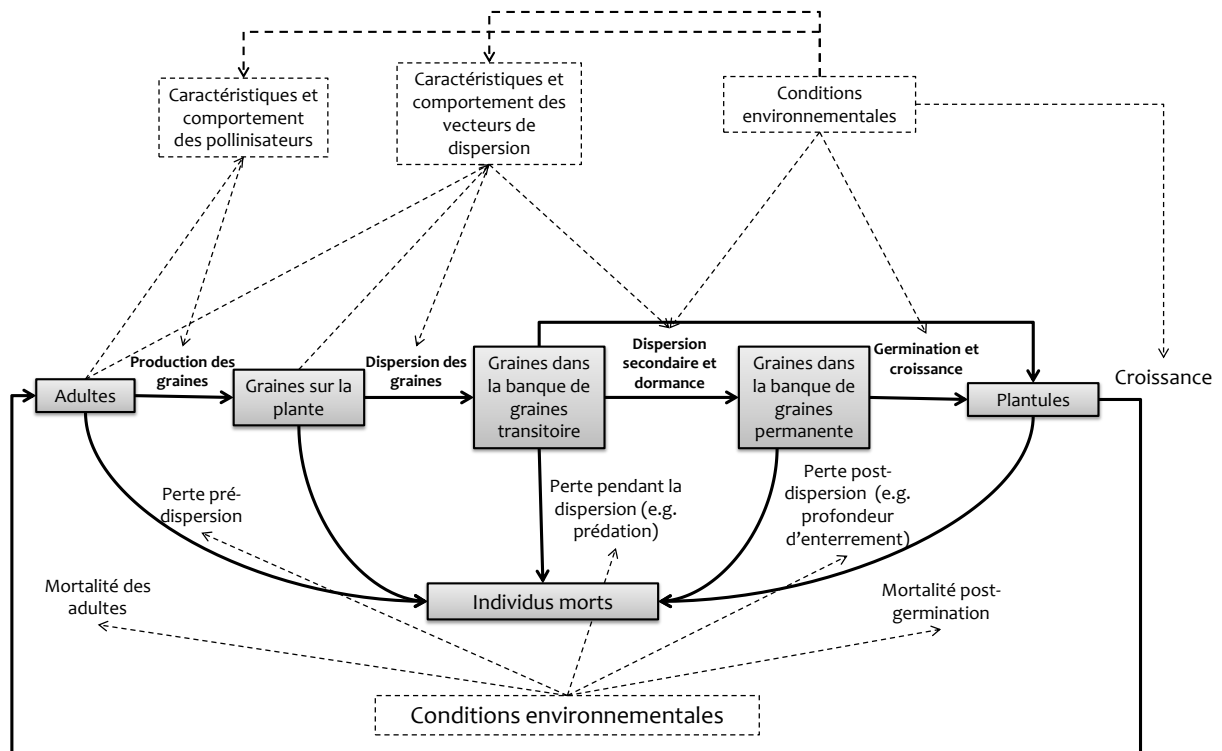


Figure 0-1: Processus cruciaux déterminant la structure et la dynamique des populations et des communautés (traduit d'après Nathan and Muller-Landau, 2000). Les principales causes et conséquences des patrons de distribution dans les différentes étapes. Des flèches pleines représentent les processus, les flèches en pointillés montrent les facteurs qu'influencent ces processus, les boîtes en pointillés montrent les facteurs qui ont une influence, et les boîtes pleines représentent les étapes d'intérêt dans les patrons de distribution

2. Objectifs

Les feux sont perçus comme ayant un effet négatif pour la conservation du massif d'Ibity, mais le bois de tapia est adapté à certains régimes de feu. Comme objectifs spécifiques, cette thèse doit fournir des indications sur le régime de feu à Ibity et permettre de comprendre les effets réels du feu sur le bois de tapia.

Objectif 1 : Réaliser une synthèse des recherches faites sur le massif d'Ibity avant 2008 ayant servi de base à la création de la nouvelle aire protégée afin d'identifier les questions en suspens.

Plusieurs projets de recherche ont été réalisés ces dernières années sur le massif d'Ibity, portant principalement sur l'état actuel de la flore et la faune et la détermination des pressions humaines, ce qui a permis de délimiter la nouvelle aire protégée (Randriatsivery 2005; Rasoafaranaivo 2005; Birkinshaw *et al.* 2006). Pourtant, l'ensemble de ces rapports n'a jamais été synthétisé. Le **premier chapitre** de cette thèse a donc pour but 1) de compiler les travaux précédents afin de rendre les données plus largement disponibles ; 2) de résumer l'état initial du massif d'Ibity avant la mise en œuvre d'un plan de gestion ce qui permettra par la suite de procéder à l'évaluation de l'efficacité de la conservation ; et 3) d'encourager d'autres projets à fournir un bon diagnostic avec les données de base utiles. Ce diagnostic permettra de connaître les informations manquantes afin de proposer des recherches complémentaires (Figure 0-2). L'étude du cas d'Ibity est présentée comme un exemple d'aire protégée qui a pour but principal de favoriser la conservation des ressources naturelles et leur interaction avec les activités humaines développées autour du massif.

Objectif 2 : Identifier un écosystème de référence pour le bois de tapia à Ibity, à partir de la comparaison avec un autre site à Madagascar ; la référence servira de guide pour la planification du projet et des objectifs de conservation aussi bien que d'un point de référence pour évaluer le succès.

Les deux massifs quartzitiques proposés comme nouvelles aires protégées (Ibity et Itremo) ont des climats, des formations végétales, des conditions géologiques et géomorphologiques similaires, et le feu de brousse est considéré comme une des principales menaces pour la végétation, principalement pour le bois de tapia (Alvarado *et al.* accepted with minor corrections). Malgré des similitudes, les massifs d'Itremo et d'Ibity présentent des

contextes humains différents. Pour un même type de milieu et une même gestion, différentes communautés végétales peuvent se développer si les modes d'usages et/ou les pressions anthropiques aux alentours de l'aire protégée sont différents (Kirkpatrick 1999). Ainsi, le chapitre 2 présente une comparaison de la végétation de ces deux massifs pour identifier les effets du contexte humain sur cette végétation (Figure 0-2). Les objectifs spécifiques sont de : 1) décrire la composition et la structure des bois tapia sur ces deux massifs et 2) déterminer les facteurs influençant cette végétation dans les deux nouvelles aires protégées. Les différences ont été analysées et discutées à partir des informations qualitatives obtenues dans les études préliminaires faites par le MBG dans le cadre de la création de chaque aire protégée.

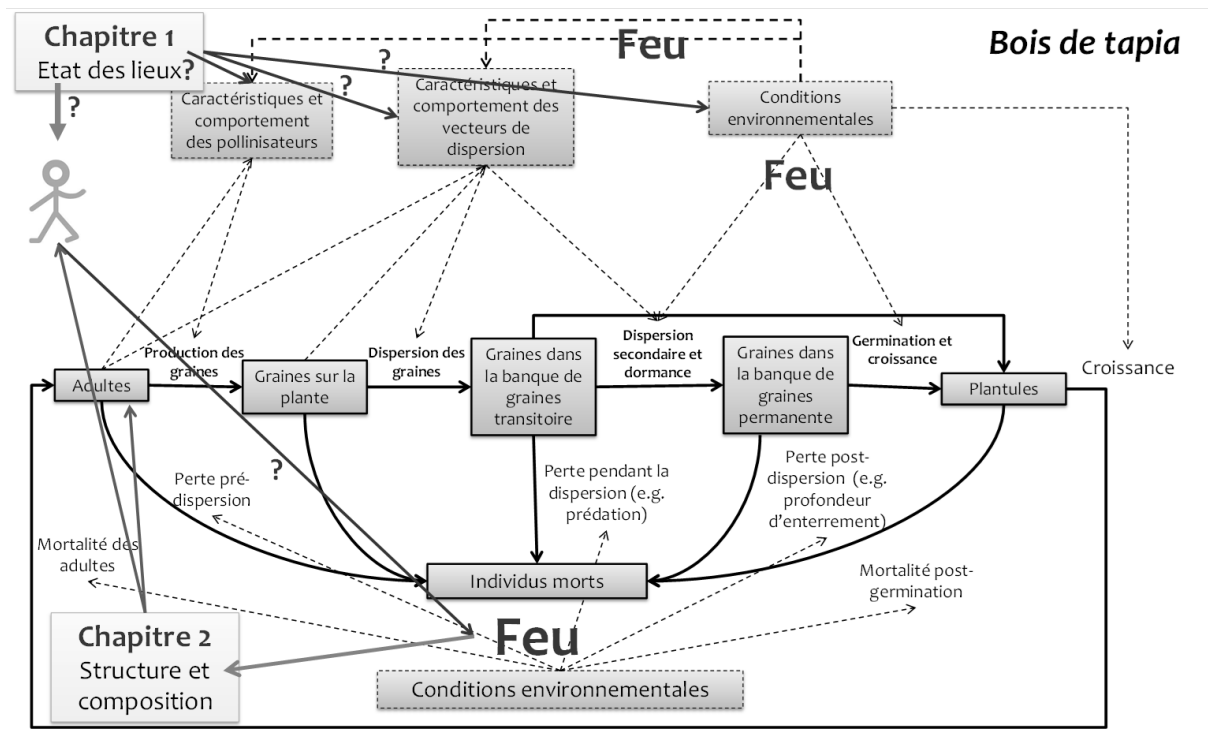


Figure 0-2 : Etude sur l'état des lieux du massif d'Ibity (Chapitre 1) et sur les effets du feu sur la composition et la structure de la végétation du bois de tapia (Chapitre 2) (traduit et adapté d'après Nathan and Muller-Landau, 2000).

Objectif 3 : Caractériser de la fréquence des feux à travers le suivi des surfaces brûlées annuelles par télédétection comme données d'observation.

La gestion du feu est une des principales préoccupations pour les gestionnaires de la nouvelle aire protégée d'Ibity, et celle-ci devra être prise en compte dans le plan de gestion.

Pourtant, aucune information n'est disponible sur le régime de feu pour ce massif. Le **chapitre 3** présente donc les résultats d'une analyse SIG réalisée à partir des images satellites du produit MODIS (MCD45A1) disponibles en ligne gratuitement depuis avril. Ces images ont été utilisées pour analyser la fréquence des feux au cours d'une période de 10 ans (avril 2000 – décembre 2010) sur le massif d'Ibity (Figure 0-3).

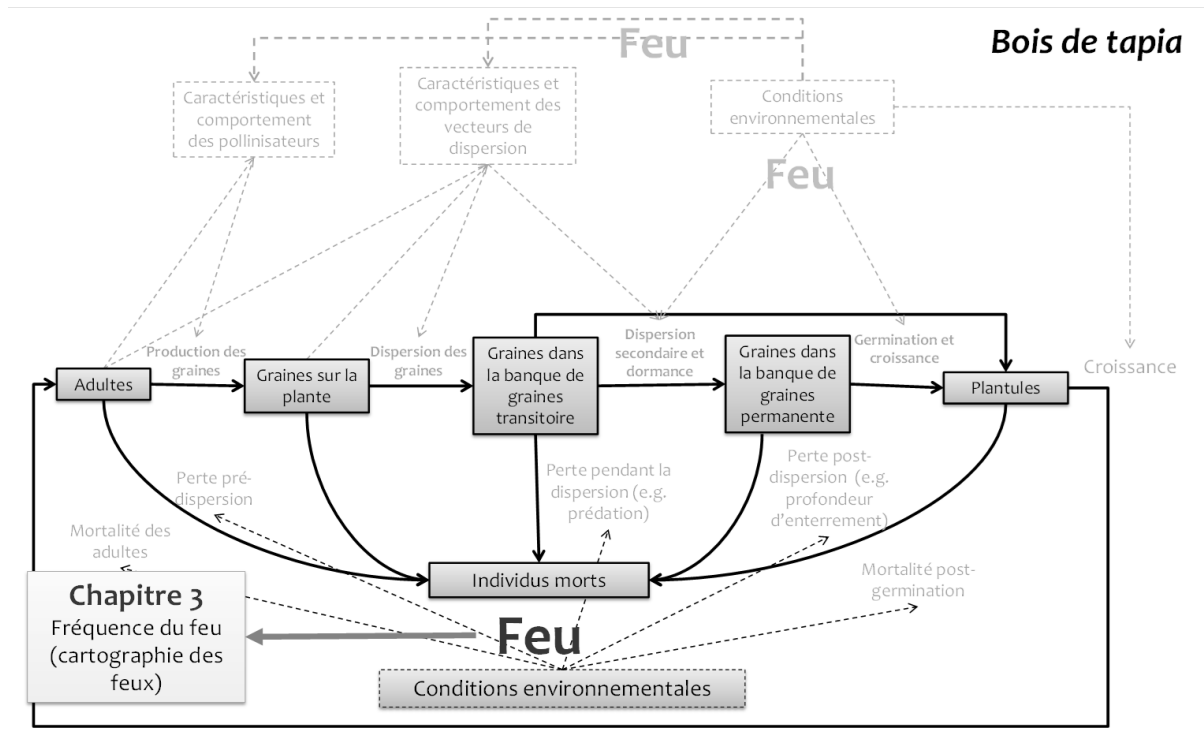


Figure 0-3: Etude sur la détermination de la fréquence des feux à Ibity à partir de la cartographie des feux (traduit et adapté d'après Nathan and Muller-Landau, 2000).

Objectif 4 : Déterminer les effets du feu sur la phénologie, la germination et la résistance des espèces ligneuses dans le bois de tapia.

La compréhension du patron de dispersion, de l'identification des étapes dans lesquelles il y a une perte de propagules et des facteurs qui causent ces pertes (facteurs biotiques et abiotiques) est cruciale pour détecter les facteurs qui influencent le cycle démographique des espèces et qui bloquent des processus majeurs comme la reproduction, régénération naturelle, etc. Ainsi, basés sur le modèle de Nathan and Muller-Landau (2000), trois processus ont été choisis afin d'identifier plus spécifiquement les effets du feu (facteur abiotique) sur la

régénération naturelle dans le bois de tapia. La phénologie, la germination et la résistance des plantules sont donc étudiées.

Dans le chapitre 4 (Figure 0-4), l'effet du feu, un des facteurs qui peut modifier les cycles phénologiques (White, Cook, & Vose 1991; Wroblewski & Kauffman 2003; Paritsis, Raffaele, & Veblen 2006), a été étudié afin de 1) comparer la synchronisation de ces cycles dans tous les sites étudiés autour du massif, 2) déterminer l'effet des 2 fréquences de feu sur le pourcentage d'individus qui participent à chaque phénophase (boutons, fleurs, fruits et fruits mûrs) et sur la production de fleurs et des fruits.

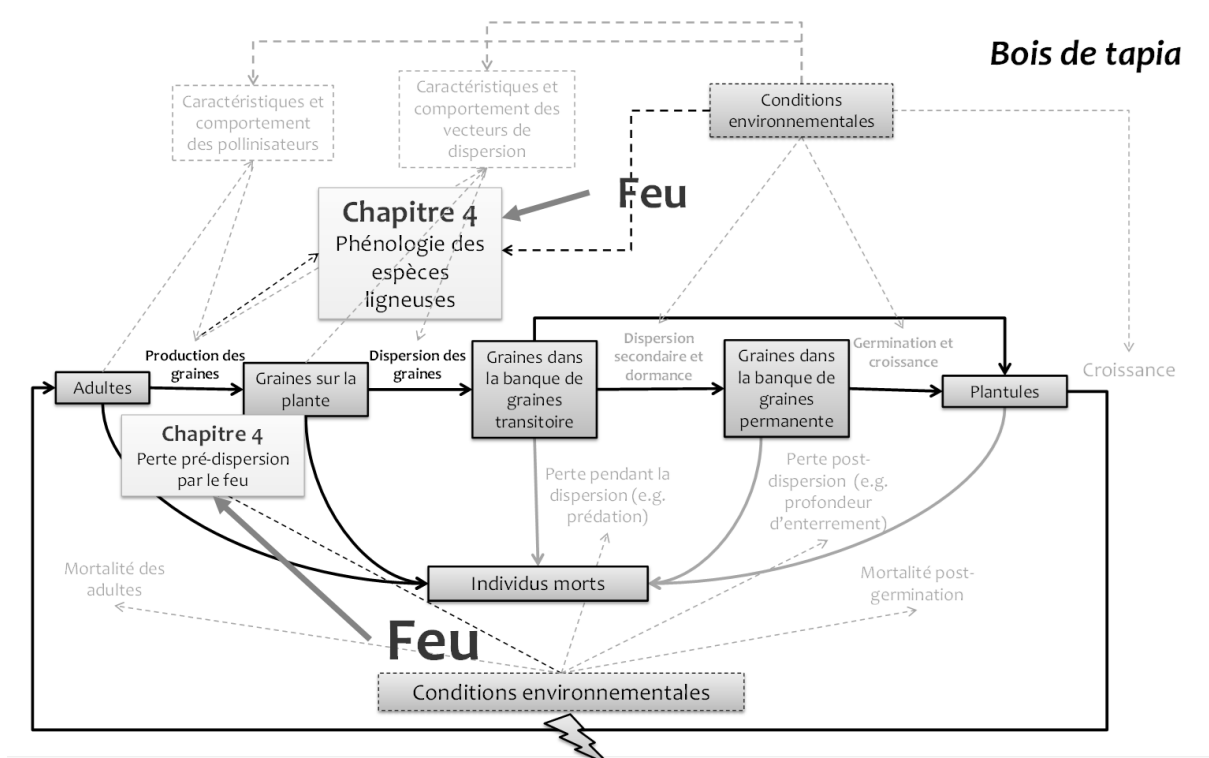


Figure 0-4: Etude de la phénologie des espèces ligneuses et des effets du feu dans ces cycles (traduit et adapté d'après Nathan and Muller-Landau, 2000).

Avec l'augmentation de la fréquence du feu, il est connu que les espèces les plus sensibles peuvent voir leur abondance diminuer jusqu'à leur disparition et inversement les espèces tolérantes ou adaptées augmentent en abondance (Collins & Barber 1985; Beckage & Stout 2000). Le feu peut changer le nombre et le type d'espèces dans une région en tuant les individus qui n'ont pas atteint une hauteur ou une épaisseur d'écorce suffisante pour résister

à la chaleur et en endommageant ou détruisant les tissus non protégés (Hoffmann et al. 2009). Ainsi le **chapitre 5** étudie l'effet du feu sur la germination et la résistance des plantules au feu (Figure 0-5).

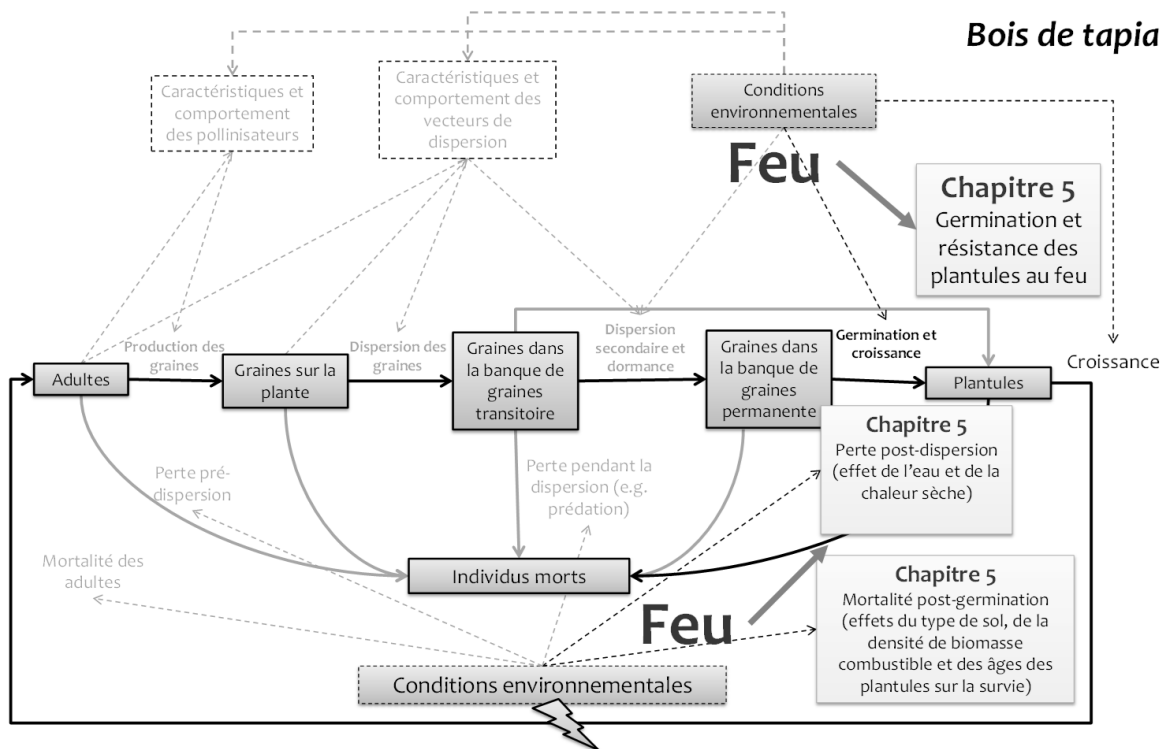


Figure 0-5: Etude de la germination et la résistance des plantules en réponse au feu (traduit et adapté d'après Nathan and Muller-Landau, 2000)

L'ensemble du travail comprendra 5 chapitres correspondant aux différentes publications soumises ou en cours de rédaction (voir *Annexe 1* pour les détails).

Chapitre 1 : Creation of a management plan for the Ibity Massif, Madagascar: diagnosis

Chapitre 2 : Comparison of plant communities on two massifs in Madagascar (Ibity and Itremo) with contrasting conservation histories and current status

Chapitre 3 : Variations spatio-temporelles des feux de brousse sur le Massif d'Ibity en utilisant l'analyse d'images satellites MODIS

Chapitre 4 : Variations de la phénologie des espèces ligneuses du bois de tapia en fonction de la fréquence du feu et des variables environnementales

Chapitre 5 : Etude de la germination et de la résistance de plantules d'espèces ligneuses du bois de tapia au feu.

L'ensemble de ces chapitres touche à la biologie de la conservation, à l'écologie du feu, et aux perturbations, dont les bases théoriques vont être exposées dans les points suivants.

3. Aspects Fondamentaux

3.1. *Biologie de la conservation*

La biologie de la conservation est une discipline scientifique de synthèse d'apparition relativement récente. Elle s'attache à étudier les causes de la perte de diversité biologique à tous les niveaux (génétique, des populations, des écosystèmes, etc.) et à trouver comment minimiser cette perte (Soulé 1985; Groom, Meffe, & Carroll 2006; Hunter & Gibbs 2006). Les objectifs de la biologie de la conservation sont : 1) d'étudier et de décrire la diversité du monde vivant ; 2) de comprendre les conséquences de l'activité humaine sur le fonctionnement des espèces, communautés et écosystèmes ; et 3) de développer des approches interdisciplinaires appliquées, de protection et de restauration de la diversité biologique (Millennium Ecosystem Assessment 2005). Ses objectifs varient selon le niveau hiérarchique de biodiversité envisagé, par exemple les écosystèmes ou les espèces animales et végétales menacés, ou la conservation des ressources génétiques des organismes domestiques (Hunter & Gibbs 2006).

3.1.1. Pour quoi conserver la diversité?

La diversité est définie comme la variété de la vie dans toutes ses formes (les plantes, les animaux, les champignons, les bactéries, etc.) et dans tous ses niveaux d'organisation (des gènes, à l'espèce ou l'écosystème) (Hunter & Gibbs 2006). La biodiversité inclut des composantes structurelles ainsi que fonctionnelles, des processus écologiques et évolutifs au travers desquels les gènes, les espèces et les écosystèmes interagissent entre eux et leur environnement. La diversité est souvent mesurée à travers des indices quantitatifs de diversité basés sur la richesse et leur abondance relative (Meffe & Carroll 1997). Pourtant, ces indices quantitatifs de diversité ne sont pas forcément les critères les plus adaptés pour

assurer le maintien de la diversité. Dans certains cas, avoir une valeur élevée de diversité est moins importante en comparaison à d'autres critères tels que le risque d'extinction des espèces.

Aujourd'hui la perte et/ou la transformation des habitats sont les menaces principales qui causent la diminution de la diversité biologique (Primack & Ralls 1995; Lawler *et al.* 2006). Cela est également une des causes principales de la modification des processus écologiques et de la modification des cycles biogéochimiques. L'intérêt de conserver la biodiversité provient du fait qu'elle est fortement menacée par les activités humaines (Corvalan, Hales, & McMichael 2005; Nellemann & Corcoran 2010). Les taux actuels d'extinction des espèces montrent des fréquences plus élevées que ceux rapportés pour les extinctions passées (Frankham, Ballou, & Briscoe 2002; Millennium Ecosystem Assessment 2005; Butchart *et al.* 2010). L'augmentation des taux d'extinction est due soit à la dégradation, la transformation ou la destruction de l'habitat soit à l'extermination ou à la collecte d'espèces particulières, ces deux actions étant les causes directes d'extinction des espèces (Lawler *et al.* 2006); la fragmentation de l'habitat et l'introduction d'espèces invasives causent de manière indirecte l'extinction des espèces fragiles (Soulé 1991; Meffe & Carroll 1997).

La biodiversité a une valeur mesurable pour l'homme, une valeur économique, puisqu'il exploite et utilise les ressources naturelles (Sanderson *et al.* 2002; Hails, Loh, & Humphrey 2008). Pourtant la diversité a aussi une valeur esthétique (Ehrlich & Ehrlich 1992), non mesurable économiquement, mais basée sur une justification éthique (Meffe & Carroll 1997). La réduction de la destruction des écosystèmes, de la perte d'espèces et la conservation des services écosystémiques sont des aspects cruciaux dans la conservation de la diversité (Millennium Ecosystem Assessment 2005). Le bon fonctionnement des écosystèmes est indispensable à la survie de l'homme qui bénéficie des services écosystémiques (production d'O₂, contrôle du climat, etc.). Ainsi, la biologie de la conservation porte son attention sur le maintien de la biodiversité structurelle parce que si la diversité génétique, en espèces et en écosystèmes, est maintenue, la diversité écologique et évolutive sera probablement maintenue également (Hunter & Gibbs 2006).

3.1.2. Principes de la biologie de la conservation

Cette discipline, si elle intègre d'abord les contributions de diverses disciplines comme l'écologie, la génétique, la biogéographie, la biologie du comportement, l'écologie du paysage, la taxonomie, elle intègre aussi les concepts et principes d'autres disciplines dans le domaine des sciences humaines telles que les sciences politiques, la sociologie ou l'anthropologie (Groom *et al.* 2006) (Figure 0-6). La coopération entre ces disciplines est essentielle, puisqu'elles sont complémentaires : certaines apportent les éléments, les outils et les connaissances théoriques, les autres transposent les connaissances acquises à la pratique, de façon à ce que ces méthodes et techniques soient appliquées dans la réalité, au bénéfice de la société et de la nature.

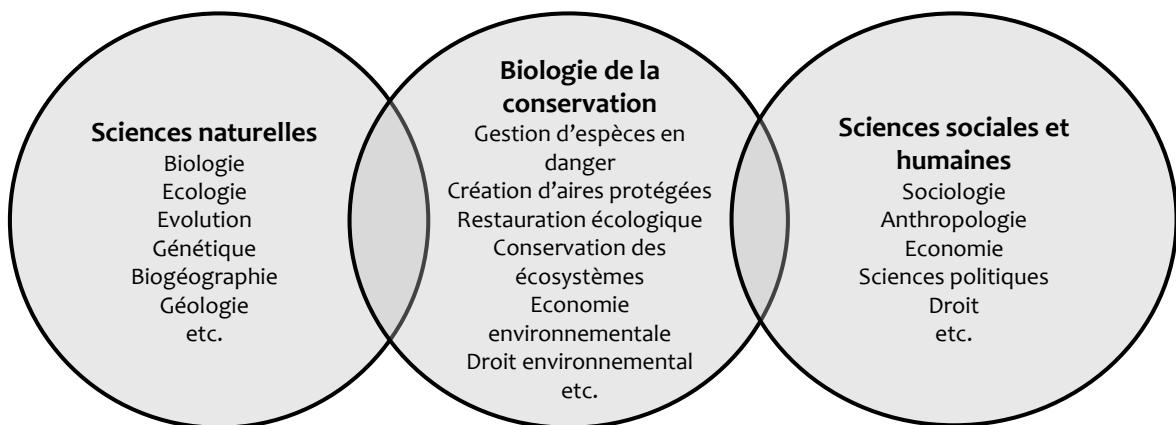


Figure 0-6: Disciplines qui intègrent les principes et fondements de la biologie de la conservation (Traduit d'après Groom *et al.* 2006)

Trois principes sont fondamentaux en biologie de la conservation (Meffe & Carroll 1997):

- i. L'évolution est l'axiome basique qui unit toute la biologie.
- ii. Le monde écologique est dynamique et rarement à l'équilibre.
- iii. La présence humaine doit être incluse dans la planification de la conservation.

Plusieurs d'espèces qui constituent les communautés naturelles sont le produit de processus co-évolutifs. Et plusieurs des processus écologiques, démographiques et génétiques ont des seuils, au-delà desquels elles changent dans leurs comportements (Soulé 1985). L'évolution est le mécanisme qui explique le patron de diversité présent actuellement.

Les problèmes de conservation doivent ainsi prendre en compte ce concept. Contrairement au paradigme sur le point d'équilibre maximal des écosystèmes (ou climax), les théories plus récentes introduisent des définitions plus dynamiques où les communautés peuvent avoir de multiples états alternatifs en réponse aux processus externes qui les affectent. L'exclusion de la présence humaine dans les projets de conservation conduit à un développement non durable.

3.2. Dynamique de végétation

3.2.1. Les communautés végétales

La succession écologique est un processus important à la base de la régénération, naturelle ou induite, des écosystèmes (McCook 1994). Ce processus est le résultat d'une perturbation, naturelle ou anthropique qui altère les conditions originales d'un écosystème et dont la conséquence principale est la génération d'espaces disponibles pour la colonisation des espèces (Pickett, Collins, & Armesto 1987; Pickett & Kolasa 1989; Glenn-Lewin, Peet, & Veblen 1992). L'existence d'un espace disponible combinée à la disponibilité de propagules et à la performance différentielle de ces propagules est à l'origine de la succession écologique dont le résultat est la communauté végétale. Une communauté végétale est le résultat de l'interaction des facteurs biotiques et abiotiques. Cependant, la connaissance des événements historiques qui ont influencé les communautés (feu, pâturage, inondations, etc.), est fondamentale pour la compréhension de leur organisation dans l'écosystème.

Une communauté est une association de populations de diverses espèces qui interagissent les unes avec les autres et avec les caractéristiques physiques de leur habitat. Toutes les espèces d'une communauté interagissent donc entre elles directement ou indirectement et sont contrôlées par les mêmes contraintes environnementales. La façon dont se forment et évoluent les communautés végétales a été décrite par plusieurs auteurs suivant différentes théories sur les processus écologiques et les facteurs qui les influencent. Clements (1916) donne une des premières définitions du terme communauté, qui définit la communauté comme une entité propre, un « super-organisme ». Il a considéré que la dominance séquentielle des espèces résulte de la modification de l'environnement par les espèces dominantes, qui produisent des conditions moins favorables pour elles-mêmes et plus

favorables pour de nouvelles espèces, et ainsi, ces nouvelles espèces peuvent à leur tour dominer par compétition avec les espèces précédentes. Gleason (1926) a proposé une théorie individualiste, opposée à celle de Clements, où la communauté est considérée comme un ensemble aléatoire d'individus. Il a envisagé que la nature des changements d'un site dépend entièrement de sa composition en espèces, assemblées par des événements complexes et stochastiques. Grime (1977, 1979) ajoute à la théorie des communautés végétales, la description de stratégies suivies par les plantes pendant la succession et basées sur les niveaux particuliers d'adaptation aux perturbations et au stress. Connell et Slatyer (1977) suggèrent trois modèles alternatifs de succession basés sur trois mécanismes qui contrôlent les interactions entre les espèces qui composent une communauté : la facilitation, la tolérance et l'inhibition. Lortie et al. (2004) ont proposé une définition plus récente dans laquelle la structure et la composition des communautés végétales sont déterminées par l'interaction entre les différents processus ou filtres, stochastiques (événements biogéographiques, limités à la dispersion), abiotiques (tolérance physiologique des espèces aux conditions environnementales) et biotiques (interactions plante/plante ou avec d'autres organismes).

3.2.2. *Les perturbations*

Les perturbations, naturelles ou anthropiques, représentent des mécanismes importants pour créer une hétérogénéité spatiale dans les communautés (Collins 1989; Chaneton & Facelli 1991). Une perturbation est un phénomène discret dans le temps, aléatoire, qui modifie, plus ou moins profondément la structure des écosystèmes, des communautés et des populations (White & Pickett 1985). Elle fait varier les ressources disponibles et l'habitat physique. La perturbation a donc une action hiérarchisée, de l'individu au paysage. La notion de « perturbation » est la conjonction d'une cause, le dérangement physique de l'habitat, et de la réponse des biocénoses à ce dérangement. Cette définition englobe beaucoup d'événements qui arrivent naturellement et fréquemment sans avoir nécessairement un effet mesurable sur la diversité ou sur la densité d'espèces (Svensson 2010). Ainsi, Pickett et al. (1989) ont modifié cette définition considérant la perturbation comme un changement de la structure causée par un facteur externe, ceci pouvant avoir lieu à différentes échelles (espèce, population, écosystème). Des perturbations continues faisant partie des conditions dans lesquelles un écosystème se développe, sont considérées comme des stress (White &

Jentsch 2001). La différence entre la perturbation et le stress, bien que pouvant être causés par le même agent, est que la perturbation arrive seulement quand la tolérance des organismes est dépassée, aboutissant à leur mort ou à une perte suffisante de biomasse pour que le recrutement ou la survie d'autres individus soient affectés (Sousa 2001). Le même mécanisme pourra être classé comme perturbation ou stress selon l'échelle d'observation (Pickett *et al.* 1989)

Un agent de perturbation est l'instrument qui cause les dégâts, comme par exemple les animaux, les vagues ou le feu. Les constituants de la perturbation sont les propriétés décrivant la force destructrice de l'agent de perturbation (e.g. la chaleur du feu ou la force des vagues) (Svensson 2010). Les agents de perturbation peuvent être divisés en physiques ou biologiques, basés sur leurs caractéristiques fonctionnelles ou mécaniques (Sousa 1984). Menge et Sutherland (1987) proposent une division des agents de perturbation en quatre groupes: physique, physiologique, biologique et prédation.

Perturbation physique : est produite par des forces mécaniques (e.g. le mouvement de l'air, de l'eau ou le feu)

Perturbation physiologique : causée par les effets produits par des réactions biochimiques (sous l'influence, par exemple, de la température, la lumière ou la salinité).

Perturbation biologique : causée par les effets des activités d'animaux mobiles (e.g. piétinement)

Prédation et pâturage : sont définis (comme la mortalité) par les effets résultant de la consommation par des animaux.

L'effet d'une perturbation dépend de sa taille, de sa fréquence, de sa durée et de son intensité (Sousa 1984; Turner *et al.* 1998). Le temps d'intervalle entre les perturbations (régime de perturbation) détermine différents aspects de la diversité des espèces : à court terme, le régime a un impact sur la diversité d'espèces et à long terme, l'impact agit sur la coexistence stable de ces espèces dans la communauté (Shea, Roxburgh, & Rauschert 2004). La résilience et la résistance mesurent les impacts de la perturbation sur un écosystème, ainsi que sa réponse. La résistance est définie comme la capacité d'un écosystème à supporter ou

résister à une perturbation (Mitchell *et al.* 2000); et la résilience comme le processus au travers duquel l'écosystème retourne vers la trajectoire de référence après une perturbation (Westman 1986; Hirst *et al.* 2003). Connell (1983), propose une théorie (la théorie des perturbations intermédiaires) selon laquelle la diversité la plus grande se situe dans les communautés en « non-équilibre » avec des niveaux moyens de perturbations, par comparaison aux communautés en équilibre. Cette théorie est en partie controversée par plusieurs auteurs qui affirment qu'elle n'est pas généralisable car elle ne peut pas être appliquée à tous les cas (Mackey & Currie 2001; Fox 2012). Dans des conditions de faibles fréquences de perturbations, les espèces dominantes peuvent éliminer d'autres espèces et diminuer la diversité qui s'exprime alors dans des situations d'équilibre. En revanche, sous un régime d'importantes fréquences de perturbations, la plupart des espèces ne pouvant pas supporter ces perturbations répétées à faibles intervalles, peuvent disparaître localement, causant ainsi une diminution de la diversité. Selon l'impact de la perturbation, 4 types de réponse sont attendus : A) résilience élevée ; B) résistance élevée ; C) faible résistance, résilience élevée ; et D) faible résistance, faible résilience (Figure 0-7)

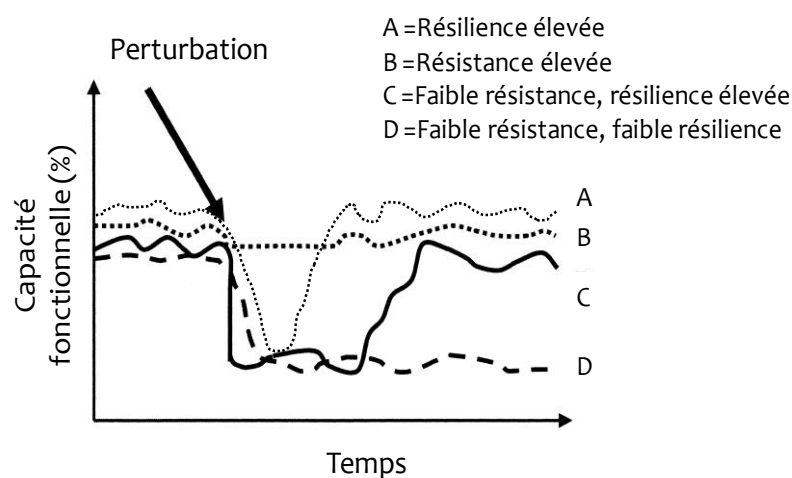


Figure 0-7: Réponses après une perturbation (traduit et adapté d'après (Tugel *et al.* 2005)

3.3. Ecologie du feu

Le feu est considéré comme une perturbation, d'origine naturelle ou anthropique, au même titre que la sécheresse, les inondations, les ouragans et d'autres troubles physiques qui affectent directement les écosystèmes et les organismes (Whelan 1995). Le comportement et les effets du feu dépendent des conditions particulières au moment du passage du feu et des

conditions historiques de l'endroit où il s'est passé. Ainsi, le feu ne devrait pas être toujours vu comme un évènement catastrophique et comprendre ses effets nécessite de considérer le régime de feu (voir section 3.3.1.).

Les effets écologiques du feu peuvent être extrêmement complexes. Le feu est une perturbation qui augmente la productivité et la diversité de certains écosystèmes (Collins & Barber 1985; Martin & Sapsis 1992). Pourtant, suivant sa fréquence, le feu peut diminuer la diversité et favoriser la croissance des espèces adaptées au feu. Ces espèces sont favorisées par une réduction de la compétition des espèces sensibles, une augmentation de la production des graines, une augmentation de la viabilité des graines et de la reproduction végétative (Beckage & Stout 2000). Le résultat peut être une communauté dominée par des espèces adaptées au feu. L'effet du feu dépend aussi d'autres paramètres. Par exemple, la saison est un paramètre important puisqu'elle caractérise le régime de feu et son impact sur l'environnement (Martin & Sapsis 1992). Egalement, les perturbations précoces dans la saison de croissance ont un impact différent sur la communauté par rapport aux perturbations dans la saison tardive ou pendant les périodes de dormance (Collins & Glenn 1997).

3.3.1. *Le régime du feu*

Le régime du feu est l'ensemble des paramètres qui caractérisent le feu. Ce terme incorpore le concept selon lequel les écosystèmes sont caractérisés par des feux avec des patrons cohérents de comportement, de temporalité et d'intervalles (Bond & Keeley 2005). Les régimes varient selon l'écosystème parce que chaque écosystème a une composition différente et une structure déterminée par des conditions climatiques spécifiques et des types de végétation et des sources d'ignition particuliers. Ils sont définis par le type d'incendie, la fréquence, l'intensité, la sévérité, la saison et la taille du feu (Whelan 1995; Cochrane & Ryan 2009).

Type: s'il s'agit d'un feu souterrain, superficiel ou aérien, en fonction de la strate (ou des strates) qui a (ont) été affectée(s) (la couche de sol organique ou la végétation et la litière). Le type de feu permet de mesurer les effets du feu sur les organismes vivants et la profondeur à laquelle le feu pénètre dans la couche organique du sol.

Fréquence = le nombre de fois qu'un incendie se reproduit dans un lieu déterminé par unité de temps. Ce facteur dépend du temps nécessaire pour accumuler le combustible suffisant depuis le dernier évènement de feu.

Intensité = correspond à l'énergie en kilowatts libérée par mètre de front de flammes (kW/m). Elle est en lien directe avec la hauteur de la flamme (m).

Sévérité = est fonction de l'intensité (taux d'énergie libérée) et de la durée du feu.

Type de saison = période de l'année pendant laquelle les feux sont plus courants, souvent en relation avec les évènements météorologiques.

Taille = représente la surface moyenne brûlée dans un écosystème dans une période de temps.

Les impacts du feu varient selon la combinaison des caractéristiques précédentes. Les effets de l'intensité d'un feu varient selon la saison dans laquelle le feu a lieu. Un feu qui arrive quand le développement végétatif des espèces est dormant peut avoir des effets moins sévères qu'un feu dans une période reproductive ou de croissance. La distribution des feux, résultat de la taille, détermine l'hétérogénéité spatiale. Ainsi, une zone qui a été brûlée récemment est moins susceptible d'être brûlée dans le prochain évènement de feu car la quantité de combustible et sa distribution ont été réduites ; cette caractéristique détermine également la fréquence.

Les activités humaines ont changé beaucoup d'aspects dans les régimes de feux naturels au fil du temps. Les hommes ont utilisé le feu largement dans leurs pratiques de gestion de la terre (e.g. l'agriculture, le pâturage, etc.) (Mistry & Bizerril 2011). Ses influences sont innombrables, et en conséquence, la compréhension et la mesure dans laquelle les hommes ont changé les régimes naturels de feu reste un sujet complexe et souvent controversé. Un régime de feu peut être altéré par les activités humaines par extinction et prévention, par une augmentation excessive et inadéquate, ou par la fragmentation des écosystèmes qui affecte leur intégrité écologique. Ainsi, comme l'un des buts de la conservation et de la gestion est le maintien de la biodiversité, il faut comprendre les effets de divers régimes du feu.

3.3.2. Comportement du feu

De nombreux facteurs, biotiques et abiotiques, influencent le comportement du feu comme l'intensité et la propagation (Whelan 1995; Cochrane & Ryan 2009). Six facteurs principaux influent sur l'intensité d'un feu : la quantité de la matière combustible, l'humidité et la température de l'environnement, la composition chimique de la matière combustible (e.g. des huiles, des résines, etc.), le vent et la topographie. Concernant le premier facteur, la matière combustible est quantifiée par la taille et la disposition de la matière végétale, comme la compaction par exemple. Une quantité élevée de combustible végétal cause des feux plus intenses; le combustible froid et humide brûle plus lentement que le combustible chaud et sec. La composition du combustible peut produire un feu plus ou moins intense. La présence des huiles et des résines augmente la température de la combustion et provoque des feux plus intenses en comparaison aux feux générés à partir des combustibles avec des fortes concentrations de minéraux, lesquels peuvent au contraire réduire l'inflammabilité. Le vent augmente l'apport d'oxygène et en conséquence augmente le taux de combustion ; il augmente également la convection des gaz chauffés et peut produire de nouveaux points de départ du feu à partir de fragments brûlés que se dispersent par le vent. Finalement, l'effet de la topographie sur l'intensité est similaire à l'effet du vent. Un incendie qui démarre sur le sommet d'une pente est susceptible de se propager lentement, car il brûle en descente, alors qu'un feu qui démarre au bas d'une pente est propagé plus rapidement et prend plus d'ampleur, car il brûle en remontant parce que l'air chaud s'élève et préchauffe les combustibles qui se trouvent en amont sur la pente. Le deuxième élément qui décrit le comportement du feu, la vitesse de propagation, est influencé par les mêmes facteurs qui affectent leur intensité. Dans des conditions sèches, venteuses et avec une quantité abondante de combustible, le feu se propage rapidement. La topographie et la distribution continue du carburant jouent également un rôle dans la vitesse de propagation. Les caractéristiques topographiques comme les ruisseaux et les affleurements rocheux peuvent créer des coupe-feux, ce qui influence la distribution des zones brûlées à travers le paysage. Finalement, la composition des communautés végétales affecte aussi la vitesse de propagation, car certaines espèces sont plus inflammables que d'autres.

3.3.3. Dynamique du feu : l'équilibre Savane-Forêt

Les savanes sont des écosystèmes dépendants du feu au sein desquelles la coexistence de la végétation herbacée et ligneuse est liée à la combustion (Bond, Woodward, & Midgley 2005; Higgins *et al.* 2007). Ces écosystèmes sont le résultat d'un régime de perturbations naturelles ayant existé historiquement, et pas seulement le résultat de feux anthropiques plus récents (Whelan 1995). L'équilibre savane-forêt est déterminé par les interactions très complexes entre le climat, les herbivores, le sol, le feu et les traits biologiques des espèces (Van Langevelde *et al.* 2003; Bond *et al.* 2005; Hoffmann *et al.* 2012). Dans certaines mosaïques de savane-forêt en Afrique, les premières interprétations de la dynamique de la végétation ont considéré les savanes comme un état de sous-climax des forêts à feuilles persistantes ou semi-persistantes, maintenues dans un état d'équilibre principalement par l'action naturelle du feu, par le pâturage et par les perturbations anthropiques (Campbell 1996; Frost 1996; Chidumayo 2002). L'augmentation de la fréquence et de l'intensité de ces perturbations a provoqué la dégradation de ces forêts lesquelles ont été transformées en formations boisées à canopée ouverte ou en prairies secondaires (Lawton 1978; Chidumayo 1989), ce processus étant réversible avec l'exclusion du feu et la réduction des autres perturbations (Lawton 1978; Staver *et al.* 2009).

Le feu de brousse est un des facteurs écologiques les plus structurants dans les écosystèmes de savane, et des changements dans la composition de la communauté sont une conséquence de cette perturbation (Guevara *et al.* 1999). Un grand nombre de savanes correspondent à des formations transformées dont la végétation paraît liée au passage régulier des feux sous l'action de l'homme et du pâturage. En absence du feu, l'augmentation de la densité des arbres est un processus graduel qui implique le recrutement de nouveaux arbres et la croissance des arbres existants (Hoffmann *et al.* 2012). Le feu interrompt ce processus en réduisant la taille des arbres existants à travers la perte de biomasse aérienne (Higgins *et al.* 2007). La savane et la forêt étaient donc fréquemment considérées représenter des états stables alternatifs maintenus par feedback positif entre le feu et la végétation. Sans le feu, des zones considérables de savanes pourraient se développer en bois fermés sous le climat actuel, et le nombre de feux au cours des derniers 8 million d'années a également déterminé l'évolution de la flore tolérante et dépendant du feu (Bond *et al.* 2005).

La haute fréquence des feux dans les savanes cause la perte régulière de toute la biomasse aérienne des plantules des espèces ligneuses ainsi leur persistance dans la savane dépend de leur capacité de générer des rejets de souche (Gignoux, Clobert, & Menaut 1997). Les plantules peuvent persister pendant des décennies dans un état réprimé dû à cette perte répétée, tandis que les plantules qui manquent de capacité à se générer à partir de rejets de souche sont éliminées par une haute fréquence du feu (Bond & Midgley 2001). Hoffmann et al. (2012) proposent deux seuils qui déterminent la réponse des savanes au feu : le seuil de résistance au feu et le seuil de suppression du feu. Dans un scénario de courts intervalles entre chaque feu, les plantules sont incapables d'atteindre une taille à laquelle elles sont résistantes au feu et elles sont maintenues dans un état réprimé causé par les épisodes répétés de perte de biomasse aérienne et de régénération par des rejets de souche (Figure 0-8). Le recrutement ayant lieu à l'état d'adulte n'est possible que si les plantules disposent d'un intervalle de temps suffisant sans feu pour leur permettre d'atteindre une taille critique à laquelle elles sont moins susceptibles à une perte totale de biomasse aérienne (Higgins, Bond, & Trollope 2000). Une fois qu'une tige a passé ce seuil, elle est moins affectée par les feux ultérieurs et, donc, elle continue à grandir et à contribuer considérablement à la couverture boisée.

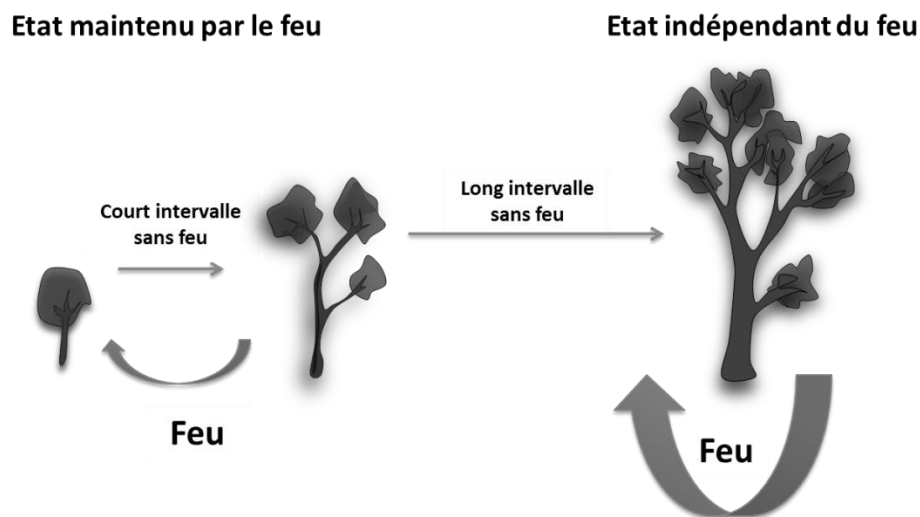


Figure 0-8: Seuil de résistance au feu (traduit d'après Hoffmann et al. 2012).

Le seuil de suppression est obtenu quand la couverture d'arbres atteint une densité suffisante pour réduire la combustion (Figure 0-9). La haute fréquence du feu dans les

savanes maintient la canopée dans un état ouvert fortement inflammable, dû à l'augmentation de la densité de la végétation herbacée. Une végétation de forêt, au contraire, est beaucoup moins inflammable et brûle généralement moins fréquemment et moins intensément, permettant de maintenir une canopée dense (Hoffmann *et al.* 2012). Le point qui marque la transition de la savane fortement inflammable à la forêt beaucoup moins inflammable sera le seuil de suppression de feu.

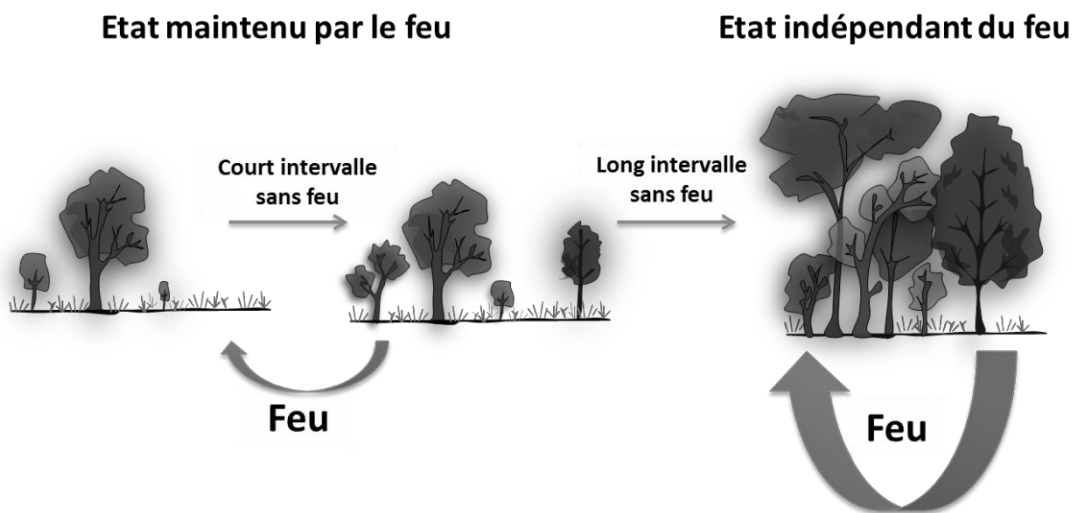


Figure 0-9: Seuil de suppression du feu (traduit d'après Hoffmann *et al.* 2012).

4. Le cas des forêts de tapia à Madagascar

4.1. Le feu à Madagascar

Un feu de brousse est essentiellement un feu courant qui parcourt une savane (Randrianarivelo 2003). A Madagascar, les causes et l'origine des feux sont très diversifiées, pourtant c'est une perturbation communément volontaire et mal maîtrisée, par la population locale. La pratique usuelle des feux de brousse est volontaire et liée au renouvellement des pâtures pour l'élevage des zébus. Il existe également des feux d'origine accidentelle, qui échappent au contrôle des agriculteurs et réussissent à atteindre la savane ou la forêt adjacente à la parcelle de culture. En effet, le feu est utilisé pour brûler les résidus de culture, en apiculture traditionnelle, pour nettoyer les pistes et/ou les canaux d'irrigation et pour la création de pare-feu autour des villages. Le feu peut également être d'origine naturelle (foudre), du a une négligence (cigarettes ou feux de cuisson mal éteint) ou allumé

volontairement par des voleurs de zébus. La pratique du feu est aussi réputée pour la protection des cultures à l'attaque des insectes et des rongeurs (*Rattus rattus*). Malgré les problèmes que le feu peut poser, il reste considéré comme positif par la population locale, ce qui rend sa gestion et son interdiction à travers des mesures législatives difficiles.

4.2. Les forêts sclérophylles de moyenne altitude

Le bois de Tapia fait partie des quelques forêts naturelles sur les Hautes Terres malgaches, une région dominée par de vastes formations herbeuses anthropiques, des rizières, des cultures et des reboisements d'espèces exotiques comme le pin (*Pinus kesiya* et *Pinus patula*) et l'eucalyptus (*Eucalyptus* spp.) (Kull 2002b; Kull et al. 2005). Cette formation végétale, en forme de forêt claire ou savane boisée, est dominée par le tapia (*Uapaca bojeri*, *Phyllanthaceae*). La forêt de Tapia est une formation végétale sclérophylle, endémique et de surface réduite. Elle se localise sur les pentes occidentales des Hautes Terres, où la saison sèche dure jusqu'à sept mois et occupe des zones entre 800 m à 1600 m d'altitude (Cornet & Guillaumet 1976). La région présente un climat subhumide avec des précipitations annuelles qui varient entre 1000 et 1500 mm/an et une température moyenne entre 17°C et 22°C (Kull 2002a; Kull et al. 2005). Le bois de tapia est limité dans sa distribution à des zones de sol pauvre en nutriments ou des sols rocheux, et localisé dans des endroits d'éboulis granitique, gneissique, ou quartzitique (Koechlin et al. 1974).

Le bois le Tapia est dominé par des individus adultes d'*Uapaca bojeri*. Les espèces ligneuses ont une forme similaire, avec des fûts très irréguliers et tortueux, avec des branches basses et des feuilles sclérophylles. Généralement la hauteur des individus adultes varie entre 8 jusque 12 mètres. Le sous-bois est composé par des individus jeunes de tapia, des arbustes, des herbes et des graminées, mais aussi une grande variété des espèces d'épiphytes, des aloès, des lichens, des orchidées et des champignons. Egalement, la quantité et la qualité des produits forestiers du bois de tapia, comprenant la soie sauvage, les fruits comestibles, les champignons et le bois de chauffage, jouent un rôle important dans l'économie locale et dans la conservation de la forêt (Kull 2002 ; Kull et al. 2005).

4.2.1. Classification

Historiquement, le bois de Tapia a été classé dans des catégories différentes selon des systèmes de classification de la végétation malgache (Tableau 0-1) et plusieurs noms alternatifs ont été utilisés. Il a été décrit par plusieurs auteurs comme l'actuel rémanent des anciennes forêts plus diverses et plus étalées sur les hautes terres, donc leur structure actuelle est le résultat du passage fréquent du feu (Perrier de la Bâthie 1921; Humbert 1956; Koechlin *et al.* 1974; Gade 1996). Koechlin *et al.* (1974) l'ont considéré comme une forêt de transition entre la forêt humide de l'est et la forêt sèche de l'ouest. Pourtant, les recherches récentes en palynologie montrent que certaines zones des Hautes Terres n'ont jamais été couvertes par la forêt pendant l'Holocène (Burney 1997). Avant l'arrivée des hommes, les Hautes Terres malgaches étaient déjà couvertes d'une mosaïque de forêts rupicoles et de savanes, maintenue par un régime naturel de feu et par la mégafaune (Dewar 1984; Burney 1987a, 1997; Dewar & Burney 1994). La colonisation humaine, l'utilisation du feu pour l'élevage, l'agriculture et la chasse, ont réduit la couverture forestière en faveur des espèces herbacées et aussi exotiques (Burney *et al.* 2004), et ont transformé ces forêts sclérophylles en un type de forêt à canopée ouverte (Kull *et al.* 2005).

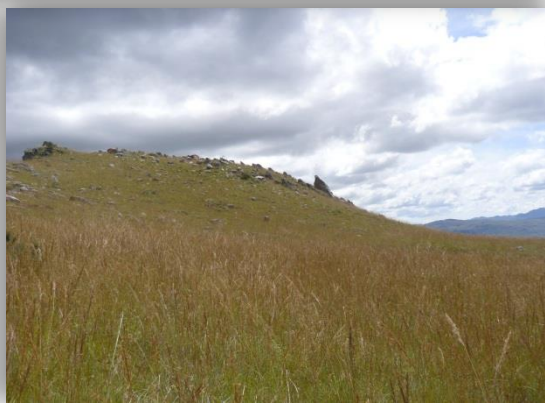
Tableau 0-1: Classification du bois de tapia selon les différents systèmes de classification de la végétation à Madagascar.

Classification	Auteurs
Bois des pentes occidentales	(Perrier de la Bâthie 1921; Humbert 1956; Koechlin <i>et al.</i> 1974)
Forêts basses sclérophylles	(Humbert & Cours-Darne 1965)
Forêts claires	(Guillaumet & Koechlin 1971; Rajeriarison & Faramalala 1999)
Forêts denses sclérophylles de moyenne altitude	(Guillaumet & Koechlin 1971; Rajeriarison & Faramalala 1999)
Forêts sclérophylles claires	(DEF 1996)
Sempervirent, boisements sclérophylles (<i>Uapaca</i>)	(Du Puy & Moat 1996, 1998)

4.2.2. Le bois de tapia et le feu

Les éclairs et les orages de montagne ont été considérés comme la cause historique principale des feux de forêt (Schatz 2003), qui sont une partie naturelle de la dynamique de beaucoup d'écosystèmes malgaches (Dewar & Burney 1994; Burney 1997). Cependant, le régime de feu actuel pratiqué par l'homme et caractérisé par une plus haute fréquence, menacerait la biodiversité et est à l'origine de la réduction du développement des bois de tapia en fragmentant la canopée et en réduisant les arbustes dans le sous-bois ce qui a pour effet d'augmenter la densité de la strate herbacée. Actuellement le feu se propage fréquemment dans les bois de Tapia à fréquences annuelles ou biannuelles, en brûlant toute la strate herbacée et une partie de la strate ligneuse. Bien que les caractéristiques sclérophylles, comme l'importante épaisseur de l'écorce ou les réserves souterraines, d'*Uapaca bojeri* et des espèces ligneuses associées permettent aux arbres adultes de tolérer le feu (Kull 2002a; Kull et al. 2005), les jeunes plants y succombent si bien que les forêts de tapia ne sont plus représentées que par de vieux arbres. Si les individus adultes se régénèrent rapidement, les plantules se montrent moins tolérantes au feu. Ce qui pose à terme le problème du renouvellement d'*U. bojeri* et les espèces ligneuses associées.

Chapitre 1 - Creation of a management plan for the Ibity Massif, Madagascar: diagnosis



En haut: Vue générale du Massif d'Ibity, nouvelle aire protégée ; en bas à gauche ; Mosaïque bois de tapia – formation hebeuse ; en bas à droite: Savane à *Loudetia simplex*. (Photos par Swanni T. Alvarado)

I. Chapitre 1

Creation of a management plan for the Ibity Massif, Madagascar: diagnosis

Alvarado, S.T., E. Buisson, H. Rabarison, C. Rajeriarison, S.M. Carrière, C. Birkinshaw and P.P.

Lowry II

Journal envisagé : Journal of Environmental Management

Alvarado S.T., Buisson E., Rabarison H., Birkinshaw C. & Lowry II P.P. 2012. Ibity Mountain: background and perspectives for its ecological restoration. *Ecological Restoration*. 30, 12-15. (Annexe 5)

Abstract

Globally, the number of protected areas has increased exponentially during the last 25 years, particularly in biodiversity rich developing countries. Many recent initiatives have integrated sustainable local socio-economic development into the management of these areas. Because the process of deforestation and species extinction is often accelerated and more acute on islands, substantial efforts have been undertaken in these regions to create and strengthen local environmental organizations, to establish new protected areas, and to improve natural resources management. A new protected area (PA) is currently being established at Ibity Massif, and a community-based conservation and restoration project is being coordinated by the Missouri Botanical Garden (MBG). Ibity Massif is a quartz mountain located on the Malagasy highlands 25 km south of Antsirabe and 200 km south of the capital, Antananarivo. In December 2008, a temporary protection order was issued for Ibity (renewed in December 2010), and definitive establishment of the new PA is pending. This initiative has involved significant outreach and community education programs focusing on raising awareness of Ibity's conservation and economic importance, the threats to its biodiversity, and ongoing efforts to reduce fire frequency and implement ecological restoration projects with significant local community participation. The aim of the present study is to document and synthesize the diagnostic process undertaken at Ibity in order to: 1) facilitate dissemination of the data gathered to inform establishment of the new protected area; 2) summarize the initial state of the environment on the massif prior to the implementation of a management plan and thus establish a baseline that can be used to assess the effectiveness of the new protected area; and 3) encourage those responsible for other projects to adopt similar procedures.

Keywords: Management plan, protected area, fire, conservation.

1. Introduction

The establishment of protected areas is one of the main tools used to prevent habitat loss, a major issue for the conservation of biodiversity as it leads to habitat reduction and fragmentation and causes the decline and loss of wild populations of plants and animals (Pressey *et al.* 1993; Naughton-Treves, Holland, & Brandon 2005; Nagendra 2008). Protected areas have two main roles: 1) they encompass a representative sample of the biodiversity of the regions in which they are located and 2) they buffer biodiversity from processes that threaten its persistence (Margules & Pressey 2000). Threats to habitat integrity can be direct, such as the conversion of natural and semi-natural ecosystems to farmlands or other land-uses, or they can be indirect, such as pollution or the introduction of invasive non-native species (Holdgate 1991).

Margules and Pressey (2000) proposed a six-stage process for the development of conservation projects (Figure I-1): 1) compile data on the biodiversity of the region where the conservation project is planned; 2) identify conservation goals for the region; 3) review existing conservation areas; 4) select additional conservation areas; 5) implement conservation actions; and 6) maintain the required values of conservation areas. These authors emphasize the fact that when establishing protected areas, conducting a proper diagnosis is a crucial step for success: it provides the baseline data against which both conservation objectives are set and evaluation will be based. The success of a conservation project is not guaranteed by the creation of the protected area (Margules & Pressey 2000). To work and to be sustainable over time, protected areas also have to implement adaptive management that draws from on-going evaluation, itself based on good monitoring protocols and reliable baseline data. During the diagnostic stage, three main parameters must be identified (Holdgate 1991): a) the target environmental system: its components, structure, history, present dynamics and trends; b) the current impacts on the system and the demands that will be placed on it by human societies; and c) the capacity and resilience of the system to satisfy these demands and the management required to deliver them in a sustainable manner. To optimize the long-term success of a conservation project, the process of establishing and managing a new protected area must be carried in collaboration with the local human population, taking their needs into account within the framework of sustainable socioeconomic development (Korhonen 2007). The diagnosis stage must thus factor in both

biodiversity and the current and projected future environmental impacts of human activities, which are often inadequately documented and understood (Robèrt et al., 2002).

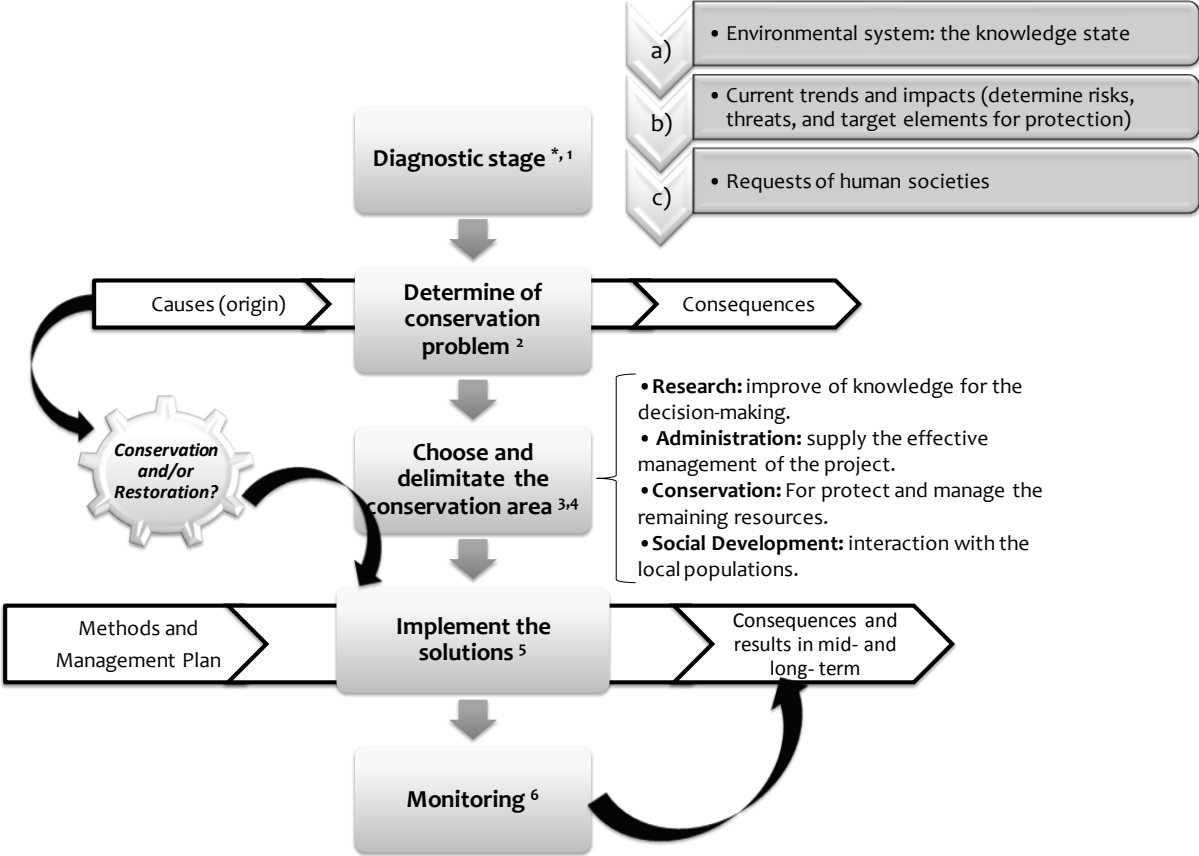


Figure I-1: Stages in the establishment of a new protected area and the development of its management plan. *Diagnostic stage follows Holdgate’s (Holdgate 1991) parameters (a, b, c). ^{1, 2, 3, 4, 5, 6} Stages for planning proposed by Margules et Pressey (2000).

Starting in 2003, Madagascar’s environment ministry began implementing a new Protected Areas System (Système d’Aires Protégées à Madagascar - SAPM) designed to triple the area managed for conservation from 1.8 million ha to a total of 6 million ha (Borrini-Feyerabend & Dudley 2005). This has been accomplished in large part by establishing partnerships with national and international non-governmental organizations (NGOs), such as Conservation International, the Wildlife Conservation Society, the Worldwide Fund for Nature, the Missouri Botanical Garden, and others, which have taken on the responsibility of establishing and managing new protected areas in collaboration with local communities. The total coverage of Madagascar’s protected areas has increased over the last decade by more than 4.3 million ha (Atlas numérique SAPM 2011), 40.7% of which is at sites that are still in the

process of obtaining government approval, and the remainder (59.3%, or nearly 2.6 million ha) have formally been granted temporary or permanent protection (Ministère de l'Environnement et des Forêts, 2010).

The natural vegetation of the Malagasy highlands is highly fragmented (Ganzhorn *et al.* 2001; Vågen 2006), with a history of human occupation dating back more than 1500 years (Burney *et al.* 2004). The highlands lie in the center of the island, and cover about 70% of its total area. The natural grasslands, sclerophyllous woodlands and forests that once dominated have been replaced by vast expanses of anthropogenic grasslands as well as agricultural areas, such as rice paddies and to a lesser extent farmland, through the extensive use of human-set bush fires as an agro-pastoral tool (Kull 2000). Because of the apparent homogeneity of the vegetation that occurs in the highlands today and the extensive area now used for agriculture, the network of protected areas was limited in this part of the island.

There are, however, some highland grasslands and grassland/shrubland/woodland mosaics that constitute centers of high floristic diversity and endemism (Gade 1996), and it is the conservation of these areas that is most important to ensure that representative stands of remaining highland vegetation will be able to persist. One such area is the Ibity Massif, a quaternary massif located 25km southwest from Antsirabe, that was formally recognized as a new protected area in December 2008. Ibity's geomorphology, soil characteristics, elevation, climate, and natural fire regime generate local conditions that have resulted in the establishment of unique plant communities that are home to many herbaceous and woody species endemic to Madagascar and in some cases to this massif itself (Birkinshaw *et al.* 2006).

The initiative to establish a new protected area on Ibity began in 2003, and was promoted by the Missouri Botanical Garden (MBG) in partnership with Conservation International (CI) (Alvarado *et al.* 2012). The flora and the fauna were inventoried and mapped, and the effects of human pressures were assessed in order to inform the process of delimiting the new protected area setting precise conservation objectives (Randriatsivery 2005; Rasoafaranaivo

2005; Birkinshaw *et al.* 2006). Within the framework of establishing new protected areas, adequate baseline data are often not collected, or they are fragmentary and/or not readily available (Bruner *et al.* 2001; Hockings 2003; Nagendra 2008). Moreover, those projects that do attempt to collect data often target values that are of limited or no use for evaluating conservation priorities and ensuring effective protection (DeFries *et al.* 2005; Nepstad *et al.* 2006). In this context, the aim of the present study is to document and synthesize the diagnostic process undertaken at Ibity in order to: 1) facilitate dissemination of the data gathered to inform establishment of the new protected area; 2) summarize the initial state of the environment on the massif prior to the implementation of a management plan and thus establish a baseline that can be used to assess the effectiveness of the new protected area; and 3) encourage those responsible for other projects to adopt similar procedures.

2. Diagnostic of the Ibity New Protected Area

2.1. Protected areas in Madagascar

The IUCN defines protected areas as “a clearly defined geographical space, recognized, dedicated and managed, through legal or other effective means, to achieve the long-term conservation of nature with associated ecosystem services and cultural values” (IUCN 1994). In 1980, the "World Conservation Strategy" emphasized the need to protect the functioning of ecological processes and to maintain protected areas by emphasizing development needs (IUCN/UNEP/WWF 1980). Conservation efforts often try to take into account these considerations as well as general principles of ecology (including human ecology) along with both social and ethical factors (Holdgate 1991). Currently, the conservation of natural ecosystems can only be achieved by reaching a sustainable balance with local human populations and their demands on natural resources. Conservation objectives therefore require strategies that allow for managing an entire landscape, including areas dedicated to production and others to protection (Margules & Pressey 2000). The Code of Protected Areas in Madagascar (Code des Aires Protégées de Madagascar, COAP) (ANGAP 2001) follows as closely as possible this inclusive model in order to protect biodiversity and ecological habitats, conduct research, promote ecotourism, and contribute to the sustainable development of the populations living in the around protected areas, as well as contributing to regional and national economic development (Randrianandianina *et al.* 2003). In practice,

however, this inclusive model remains very difficult to implement because of the complexities of each local situation, and as a consequence some targets are not fully achieved.

2.2. Physical setting of the Ibity New Protected Area

This New Protected Area (NPA) is located in Madagascar's central highlands, 200 km southwest of the capital, Antananarivo, and 25km south of the city of Antsirabe (47°01'E 20°07'S (Figure I-2). The land belongs to the Malagasy state (and thus comprises «Terrain Domaniak»), and there are no private holdings within the NAP itself. Ibity's elevation ranges between 1400 to 2254m, which makes it the highest quartzitic massif in Madagascar. The climate is characteristic of tropical highlands, classified as Cwb (C : warm weather; w : dry winters; b : warm summers) using the Köppen classification system (Peel, Finlayson, & McMahon 2007), with cool and dry winters (June to October) and rainy summers (November to May). Average annual rainfall is 1583mm (based on data from 1961 to 1990; Meteorology Service of Ampandrianomby).

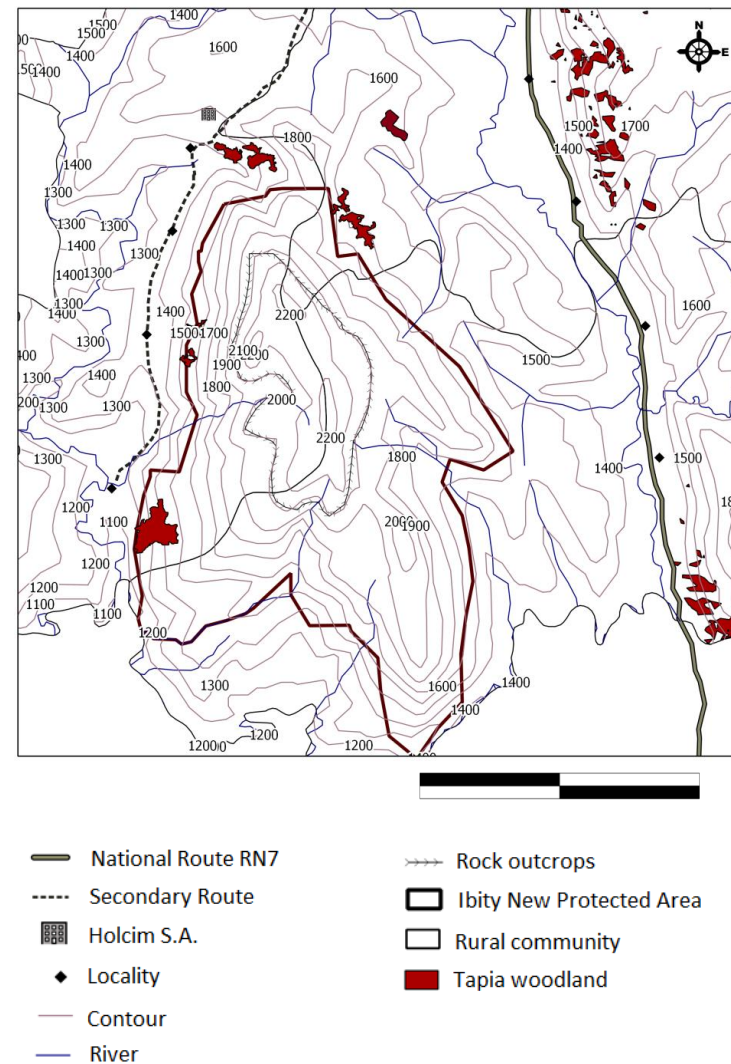
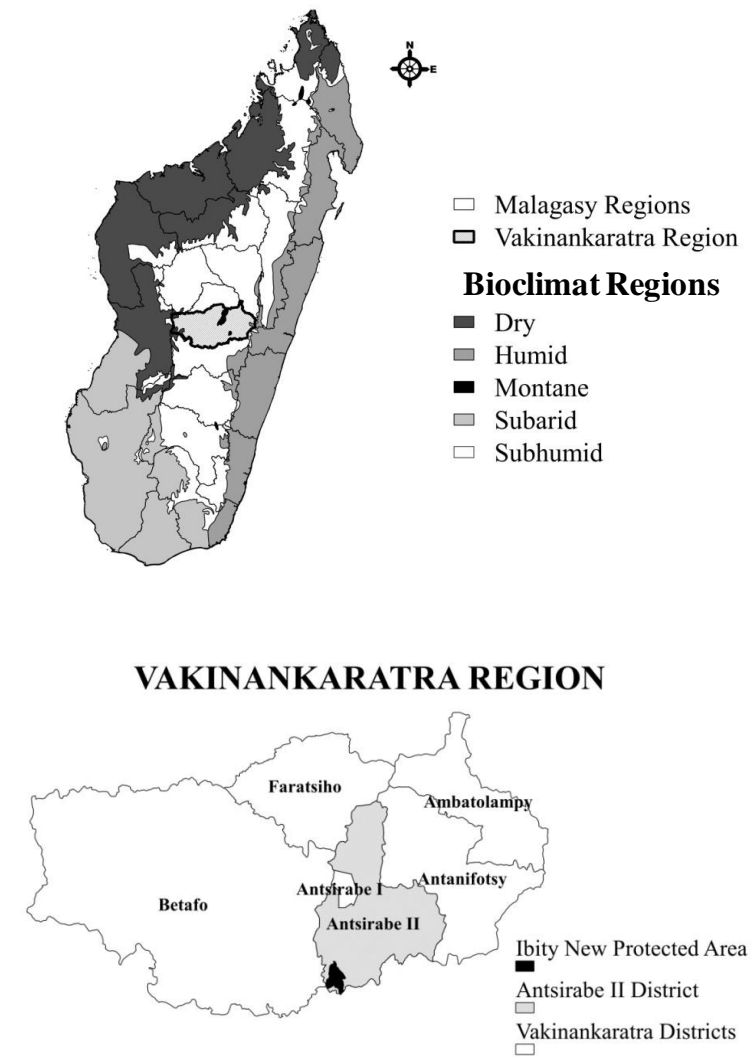


Figure I-2: Location of the Ibity new protected area and its surroundings (Vakinankaratra Region, Antsirabe II District, Rural Communes of Manandona, Sahanisivotry and Ibity)

3. Materiel and methods

3.1. *Biological characteristics of Ibity*

3.1.1. *Vegetation*

In order to establish a vegetation map of the Ibity area, photo-interpretation of LANDSAT TM 1999/158-074 satellite images was used to make an initial assessment of the distribution of the various plant formations represented on the massif. The presence of these formations was then confirmed on the ground, and their physiognomy and floristic composition were described. The results of this work are presented in maps prepared using IDRISI 3.2, ARCVIEW 3.2 and MAPINFO software (Birkinshaw *et al.* 2006). An initial draft of the vegetation map was updated using the Atlas of the Vegetation of Madagascar (Moat & Smith 2007).

Forty-six target species, defined as species found on Ibity and with a restricted distribution or endemic from Madagascar, Malagasy highlands, quartzitic massifs or Ibity, were selected from the Tropicos botanical database (www.tropicos.org/). To survey the selected target species, ten sites were chosen on quartzitic substratum from the topographic and geological maps, and from the vegetation map previously obtained in order to cover the main habitats of the massif. The inventory of target species was done in plots established at each site that varied in size from 20m×50m (1000m²) to 20m×250m (5000m²), depending on the available area of each vegetation type. The distribution of target species was added to the vegetation map created previously (Birkinshaw *et al.* 2006).

Because grasslands are dominant on the massif (occupying 98.5% of the land area), a study was specifically carried out to describe their species richness and composition. Five sites for each of four types of herbaceous savannas, defined according to their dominant grass species (see Results below), were studied. At each site, a species inventory was conducted using the minimum area protocol of Bouxin and Gautier (1982): species were recorded on an area of 1m², then 2m², then 4m², 8m², 16m², etc. until the minimum area was reached, i.e., until no new species were encountered. Species identifications were confirmed in Antananarivo at the reference herbarium of the Tsimbazaza Botanical and Zoological Park and at the offices of the Missouri Botanical Garden (MBG), using the *Flore de Madagascar et des Comores* (Humbert

1936) and the “Flora of the grasses of pasture and the cultures of Madagascar” (Bossier 1969).

3.1.2. *Fauna*

In order to determinate animal target species, which are keys for conservation plan (e.g. endemics species or endangered), a fauna inventory was carried out on Ibity by various consultants who covered all habitat types (see Birkinshaw et al. 2006 for details).

3.2. ***Current trends and impacts at Ibity***

Before the process of establishing the Ibity NPA initiated, fire was believed to be the main cause of degradation and threat for diversity on the massif, as shown by interviews with members of local communities (villagers, local authorities, etc.) (Birkinshaw et al. 2006). In October 2003, Kiboy, a smaller massif situated to the north of Ibity, was struck by a fire at the end of the dry season. The burn was very aggressive because of the high fuel load and low fuel moisture at that time of year (Knapp *et al.* 2005; Govender, Trollope, & Van Wilgen 2006). This event offered an opportunity to carry out a pair of one-year ecological studies, one on plant community structure and composition (Randriatsivery 2005) and one on plant phenology (Rasoafaranaivo 2005), in order to begin assessing the effects of fire on Ibity’s vegetation.

3.2.1. *Impacts of fire on Ibity’s herbaceous grassland plant community*

The ecological effects of fire on grassland vegetation were studied with respect to structure and species composition, richness and biomass. Three sites of *Loudetia simplex* grasslands on quartzitic soil were chosen at altitudes between 1665 and 1755m in the burned zone, and three additional sites were examined in the unburned zone (control). At each site, five 100m transects were established, along which 100 points were read with a pin at 20cm intervals (for a total of 500 points/site, pin-transect methodology). At each point, the species touching the pin were noted, along with the number of contacts and the height at which each species touched the pin. In order to compare primary production (kg/ha/year) in the burned and unburned areas, plant biomass was sampled every month for one year following the fire

by cutting the vegetation at 5cm above the ground in two 1m² quadrats at each study site (12 samples); fresh and dry biomass were weighted.

3.2.2. Impacts of fire on plant phenology

To assess the effect of fire on plant phenology, ten Malagasy endemic species were selected for this study, and individuals were monitored every two months for one year starting in December 2003, two months after fire: *Aloe capitata* var. *quartzicola* H. Perrier (Xanthorrhoeaceae), *Dialypetalum compactum* Zahlbr (Campanulaceae), *Distephanus polygalifolius* (Less.) H. Rob. & B. Kahn (Asteraceae), *Dioscorea hexagona* Baker (Dioscoreaceae), *Xerochlamys bojeriana* (Baill.) F. Gérard (Sarcolaenaceae), *Pachypodium brevicaulis* Baker (Apocynaceae), *Pentachlaena latifolia* H. Perrier (Sarcolaenaceae), *Philgamia glabrifolia* Arènes (Malpighiaceae), *Abrahamia ibityensis* (H. Perrier) Randrian. & Lowry, ined. (Anacardiaceae), and *Uapaca bojeri* Baill (Phyllanthaceae). These ten species were monitored in the four following vegetation types, depending on the habitat in which they are found: sclerophyllous forest, rocky outcrop vegetation, herbaceous grassland, and woody grassland. Monitoring was carried out in twenty 20m×50m permanent plots, ten each in the burned and unburned areas (one plot/species/area). In each plot, 50 individuals of each species were randomly chosen and marked. The phenological stage [vegetative (Vg), in floral bud (Fb), in flower (Fl) and in fruit (Fr)] was noted for each species. The number of seedlings of each of the ten species was also estimated.

3.2.3. Spatio-temporal evaluation of vegetation dynamics

The spatio-temporal evaluation of vegetation dynamics was studied on Kiboy to assess changes during several years following the 2003 fire. This was done through the comparison of aerial photographs (E=1/50.000, mission 91 ING/FTM 99/500, pictures 0856 and 0857; and E=1/10.000, mission N50-FTM-252/100/2000, pictures 08 and 09) and satellite images. Stereoscopic analyses of aerial photos enabled interpretation of the images from the recognition criteria established in the field.

3.2.4. Human demands on resources and environmental capacity to satisfy them

To assess demands placed on the resources of the Ibity massif as a result of human use and to evaluate potential anthropogenic pressures, the socio-economic context and natural resource use were studied. Interviews were carried out with members of the local communities, focusing on several key issues: grazing (place, mode, etc.), agriculture, and fire (period, use, place). In order to establish a map of land-uses around Ibity, land-uses were mapped from LANDSAT TM 1999/158-074 satellite images and confirmed on the ground (Birkinshaw *et al.* 2006).

4. Results

4.1. Biological characteristics of Ibity

4.1.1. Vegetation

Five vegetation types were identified on Ibity, using the classification system of White (1983): dense forest, open forest, woody grasslands, grasslands and freshwater aquatic and marsh vegetation (Table I-1). The current vegetation mosaic found on Ibity is dominated by grasslands, interspersed with fragments of tapia woodland, composed of *Uapaca bojeri*, in association the other woody species of Sarcolaenaceae (Madagascar's largest endemic family) (Figure I-3). A total of 423 species belonging to 89 families and 251 genera were recorded, among which 46 species were defined as conservation targets (species with restricted distribution or endemic of Madagascar, Malagasy highlands, quartzitic massifs or Ibity) (MBG 2012). Sixty-two percents of the species are endemic to Madagascar, including those belonging to two endemic families, Asteropeiaceae (one species) and Sarcolaenaceae (six species). Among these, 25 species are endemic to the Ibity massif itself. Several plant families are particularly species-rich on Ibity, such as Asteraceae (especially the genera *Helichrysum* and *Senecio*), Lamiaceae, and Fabaceae. Ibity is also a hotspot of diversity for *Aloe*, with 12 species (4 species endemic to the massif) (MBG 2012).

Table I-1: Vegetation types on Ibity Massif. Names used in the various unpublished reports are in French and indicated within brackets in the first column (Birkinshaw *et al.* 2006). For family names of species see Appendix 4 (Annexe 4) of the thesis.

Vegetation Type (White 1983)	Alternative name	Structural definition	Characteristic Taxa	Observations
Dense forest (Forêt dense)	Wet dense forest of average height	Vegetation comprising a continuous stand of trees at least 10m tall with interlocking crowns	<i>Tina</i> sp., <i>Ilex aquifolium</i> , <i>Polyscias ornifolia</i> , <i>Rhus taratana</i> , <i>Weinmannia stenostachya</i>	This vegetation type is rare and restricted at present to degraded fragments (e.g. Vohipisaka; < 1% of the land area)
Woodland (Forêt Claire)	Tapia woodland, Sclerophyllous forest	Open stands of trees at least 8 m tall, with a canopy cover of 40% or more, and with a ground layer usually dominated by grasses and other herbs	<i>Uapaca bojeri</i> , <i>Agarista salicifolia</i> , <i>Sarcolaena oblongifolia</i> , <i>Schizolaena microphylla</i> , <i>Schefflera bojerii</i>	This vegetation type covers approximately 2% of the massif. The largest and the most intact fragments are in the southwestern part of Kiboy (outside the protected area) and in the east and south of Ibity (within the protected area)
Woody grasslands (Formation herbacée boisée)	Woody savanna	Land covered with grasses and other herbs, with woody plants covering included between 10 and 40% of the ground.	<i>Pentachlaena latifolia</i> , <i>Leptolaena pauciflora</i> , <i>Xerochlamys bojeriana</i> , <i>Aloe</i> spp., <i>Asteropeia densifolia</i> , <i>Abrahamia ibityensis</i> , <i>Vernonia</i> spp.	This vegetation type is found on rocky outcrops, protected from bushfires, but can also be found in the mid-slopes (covering ca. 50% of the massif)
Grasslands (Formation herbacée)	Savanna	Land covered with grasses and other herbs, with woody plants covering no more than 10% of the ground.	<i>Crotalaria ibityensis</i> , <i>Pachypodium brevicole</i> , species of Poaceae, Cyperaceae, Lamiaceae	This vegetation type covers approximately 40% of the Massif.
Freshwater aquatic and marsh vegetation (Végétation herbacée aquatique et marécageuse d'eau douce)	Bog/marsh	Herbaceous freshwater bog/marsh and aquatic vegetation	Species of Poaceae, Cyperaceae, Eriocaulaceae, Orchidaceae, <i>Utricularia livida</i> , <i>Drosera natelensis</i>	Some zones covered with marshes/bogs are found in the higher slopes (< 1% of the massif)

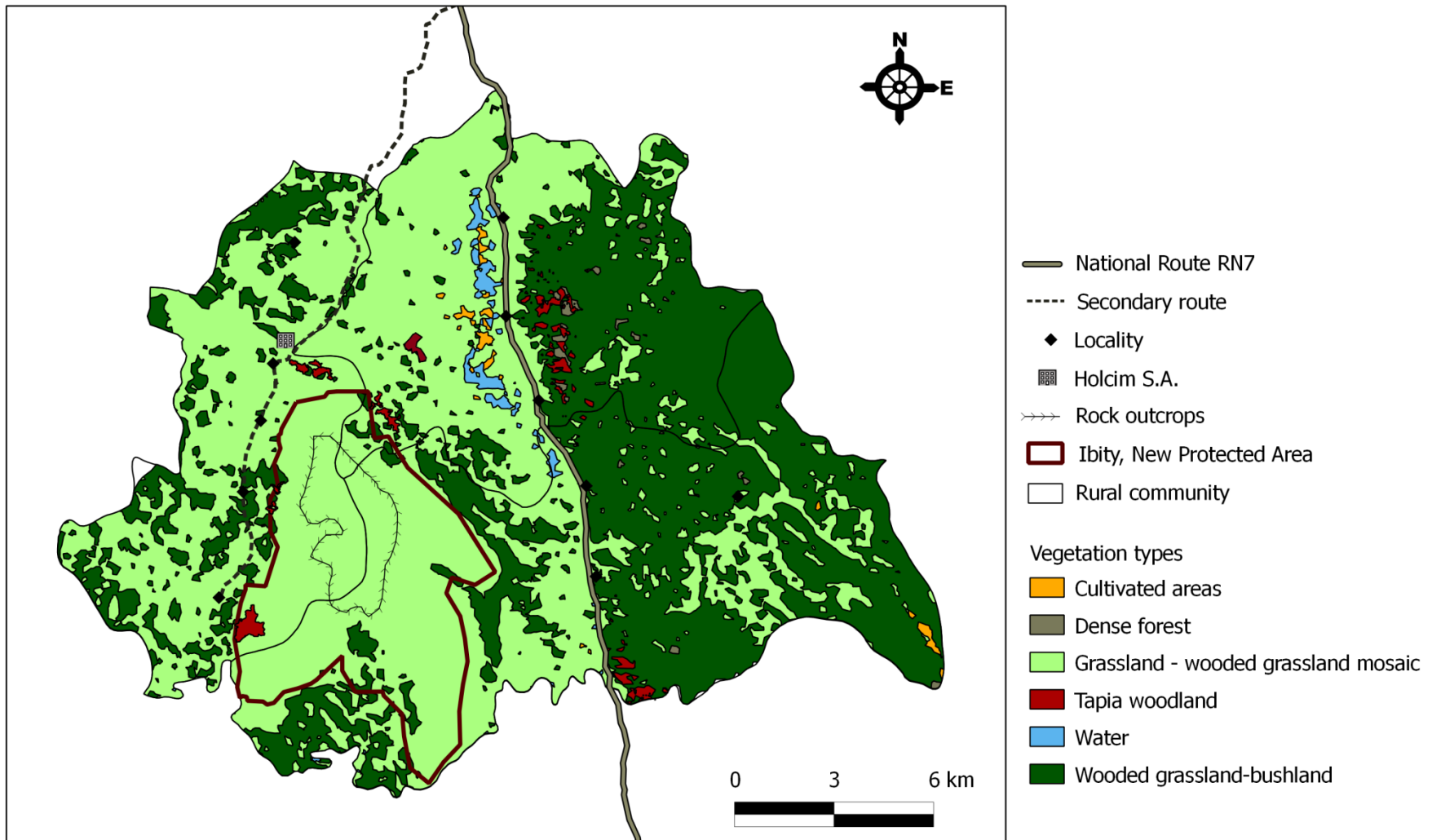


Figure I-3: Vegetation map of the Ibity Massif. Adapted from Moat & Smith (2007). The vegetation type wooded grassland-bushland, not mentioned in Table I-1, are areas planted with exotic species.

Herbaceous grasslands on Ibity are mainly dominated by *Loudetia simplex* subsp. *stipoides*. However, four distinct types of grassland can be distinguished (Table I-2).

Table I-2: Structure and composition of four herbaceous grassland types on Ibity Massif. For family names of species see Appendix 4 (Annexe 4) of the thesis

	<i>Loudetia simplex</i> subsp. <i>stipoides</i> grassland	Loudetia madagascariensis grassland on sandy soil	Aristida similis grassland	Urelytrum humbertianum grassland
Location	Common throughout the massif	Principally in the summit area	Generally on lower slopes	On the crest
Altitude	1550-1900m	since 1916m	1200-1600m	2014m
Vegetation cover	> 90%	70%	80%	25-30%
Upper herbaceous stratum	80-120cm <i>Loudetia simplex</i> subsp. <i>stipoides</i> , <i>Loudetia madagascariensis</i> , <i>Pteridium aquilinum</i> , <i>Urelytrum humbertianum</i> and <i>Sporobolus centrifuges</i>	80-130cm <i>Loudetia madagascariensis</i> only	60-150cm <i>Aristida similis</i> and <i>Hyparrhenia rufa</i> only	> 80cm <i>Urelytrum humbertianum</i> , <i>Erica</i> sp., <i>Loudetia madagascariensis</i> and <i>Cyperus obtusiflorus</i>
Middle herbaceous stratum	50-80cm <i>Schizachyrium sanguineum</i> , <i>Ctenium concinium</i> and <i>Sporobolus centrifugus</i>	40-80cm <i>Sporobolus centrifugus</i> , <i>Vaccinium emernensis</i> , <i>Brachiaria antsirabensis</i> and <i>Cyperus obtusiflorus</i>	40-60cm <i>Cyperus obtusiflorus</i> and <i>Cynonkis</i> sp.	
Lower herbaceous stratum	10-30cm Cyperaceae	< 30cm Dominated by <i>Fimbristylis</i> sp.	< 30cm Dominated by <i>Fimbristylis</i> sp.	< 20cm Dominated by <i>Fimbristylis</i> sp.
Woody species	Low density of: <i>Pinus</i> sp. (exotic), <i>Xerochlamys bojeriana</i> , <i>Agauria</i> sp., <i>Aphloia theiformis</i> and <i>Schefflera bojeri</i>	Low density of: <i>Vaccinium emirnensis</i>		

The minimum area (the area after which using a larger quadrat results in finding no new species), established with a species-area curve (Bouxin & Gautier 1982), was reached at 16m² in each of the four grasslands types ((Birkinshaw *et al.* 2006). The upper stratum has a species composition specific to each type, and is either dominated by only one species or by an association of species. Three types (*Loudetia madagascariensis* grassland, *Aristida similis*

grassland and *Urelytrum humbertianum* grassland) have the same dominant species in their lower stratum (*Fimbristylis* sp.). Woody species are present only in *Loudetia simplex* and *Loudetia madagascariensis* grasslands.

4.1.2. Fauna

In total, nine insectivorous mammal species and three bat species were recorded at Ibity; 42 species of birds, 20 of reptiles and 10 of amphibians were also found (Annexe 3). Some remarkable species appear to be absent, including *Pteropus rufus* and *Eidolon dupreanum*, both classified as “Vulnerable” in the IUCN Red List (2012), and *Boophis williamsi*, classified as “Critically Endangered”.

4.2. Current trends and human impacts at Ibity

4.2.1. Impacts of fire on the herbaceous grassland plant community

In the unburned area, 30 species belonging to 10 families and 26 genera were recorded; *Loudetia simplex* was the most abundant species. In the burned area, 32 species belonging to 13 families and 28 genera were inventoried, including one species of Liliaceae and one of Melastomataceae, neither of which were observed in the unburned area. Estimates of vegetation cover varied significantly ($F= 7.77$ p-value < 0.05) according to area and time of year. In the burned areas, the cover increased from February to June, showing that the plant biomass is able to recover quickly, reflecting the fact that it mainly consists of grasses and species of Cyperaceae that reproduce vegetatively by resprouting. After June, during the dry season, a decrease in vegetation cover was observed in both areas. Mean biomass production one year after fire was similar between unburned and burned areas (2725kg/ha/year and 2667kg/ha/year, respectively).

4.2.2. Fire impacts on plant phenology: preliminary studies

For both the burned and unburned areas, we distinguished four phenological groups based on flowering period. Group A (*Abrahamia ibityensis*, *Dioscorea hexagona*, *Pentachlaena latifolia*, *Philgamia glabrifolia* and *Xerochlamys bojeriana*) showed a flowering peak in December (Figure I-4a), which coincides with the peak in rainfall; Group B (*Aloe capitata* var.

quartzicola and *Pachypodium brevicaule*) for which the flowering occurred in the dry season (Figure I-4b); Group C (*Uapaca bojeri*), in which flowering began two months before that for Group A, coinciding with the end of the dry season (Figure I-4c), and Group D (*Dialypetalum compactum* and *Distephanus polygalifolius*), for which the flowering peak occurred between the rainy and dry season (Figure I-4d). Fruit production was not observed for all the species. Peak fruiting for two species of Group A (*A. ibityensis* and *P. latifolia*) and for *U. bojeri* of Group C was in December and it lasted for one month. Fruit production of *Xerochlamys bojeriana* (Group A) was observed from February to August; fruiting for other species of Group B and C was observed in August. Species of Group D and *Abrahamia ibityensis* (Group A) did not produce fruits in the burned area.

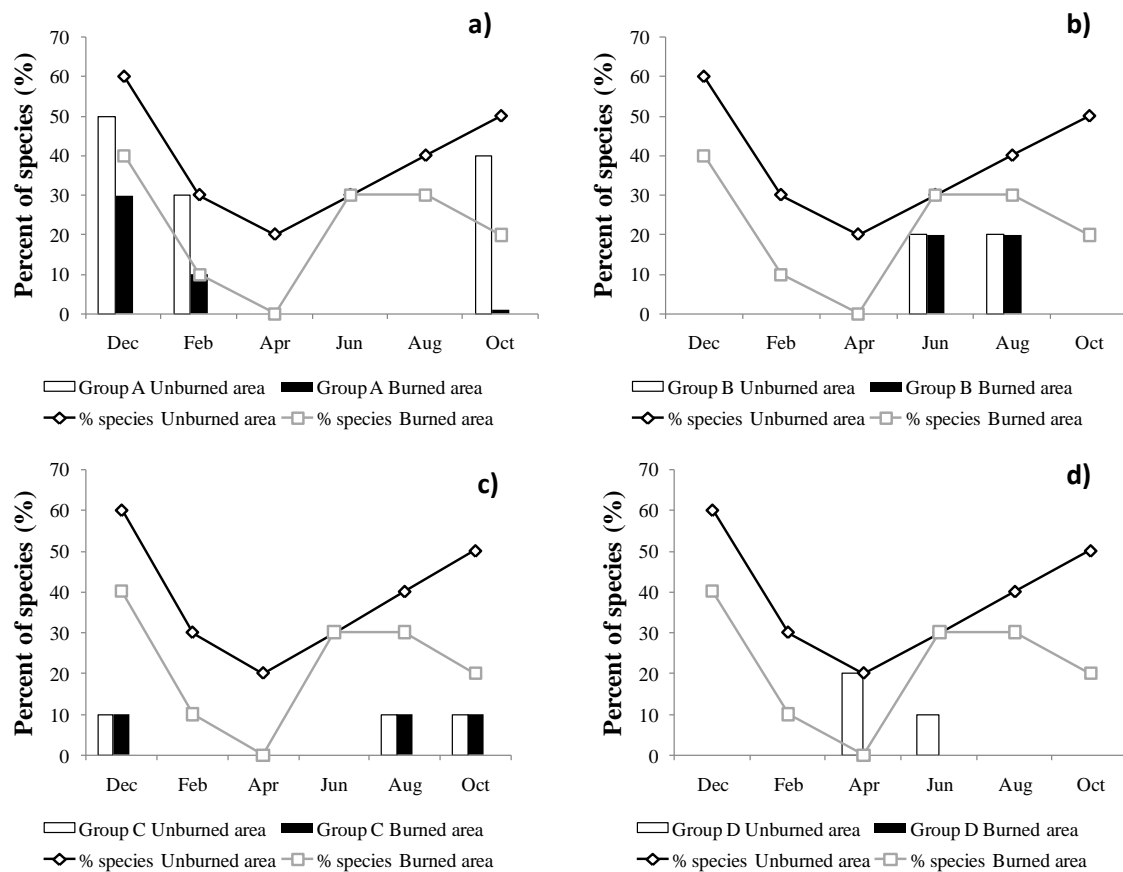


Figure I-4: Flowering phenology for 10 target species (% de species with flowers): a) Group A (*Abrahamia ibityensis*, *Dioscorea hexagona*, *Pentachlaena latifolia*, *Philgamia glabrifolia* and *Xerochlamys bojeriana*); b) Group B (*Aloe capitata* var. *quartzicola* and *Pachypodium brevicaule*); c) Group C (*Uapaca bojeri*) and d) Group D (*Dialypetalum compactum* and *Distephanus polygalifolius*).

No in-situ germination was recorded for *Abrahamia ibityensis*, *Aloe capitata* var. *quartzicola*, *Dialypetalum compactum*, *Dioscorea hexagona*, *Xerochlamys bojeriana* or

Pentachlaena latifolia. Germination was recorded for only four species: 1) *Distephanus polygalifolius* and *Philgamia glabrifolia* had a peak of germination in June, with a total of 106 and 19 seedlings recorded, respectively, only in the unburned area; 2) *Pachypodium brevicaule*, which had a germination peak in April, had 14 seedlings in the burned area and 2 in the unburned area; and 3) peak germination for *U. bojeri* occurred in February for both burned and unburned areas, with more seedling in the burned area (87) than the unburned area (5 seedlings).

4.2.3. Spatio-temporal evaluation of vegetation dynamics

Between 1991 and 2000, a small decrease was observed in cover for sclerophyllous forest and gallery forest, and a sharp decrease was recorded for herbaceous grassland (Table I-3). On the other hand, an increase in cover was observed for the woody savanna, *Eucalyptus* savanna, and pseudo-steppe (Table I-3).

Table I-3: Evolution of cover for each major vegetation type on Ibity Massif between 1991 and 2000.

Vegetation type	Area in hectares (% of total)	
	1991	2000
Sclerophyllous forest = <i>Tapia</i> woodland	35 (24.9%)	34 (24.2%)
Galery forest	1.4 (1%)	1.3 (0.9%)
<i>Loudetia simplex</i> herbaceous grassland	91 (64.8%)	83 (59.1%)
Pseudo-steppe	6.5 (4.6%)	10 (7.1%)
<i>Eucalyptus</i> tree savanna	6.5 (4.6%)	8.1 (5.8%)
<i>Eucalyptus</i> shrub savanna	0 (0%)	4 (2.8%)

In 10 years, the cover of woody savanna and *Eucalyptus* savanna increased to the detriment of the herbaceous grassland (Table I-3), a result of an increase in the area reforested by HOLCIM S.A., which operates a nearby cement factory, and by the villagers living in the region. *Tapia* woodland presents signs of disturbance, and the understory of wooded grassland is poor in woody species. On the other hand, other pyrophytic woody species, such as *Philgamia glabrifolia* and *Pentachlaena latifolia*, began to colonize grasslands and to spread.

4.2.4. Human demands on resources and environmental capacity to satisfy them

Although the Ibity massif is not permanently habited, the surroundings are populated. Three rural districts (Sahanivotry, Mananadona and Ibity) have a total estimated population of about 34,000 people living in 16 villages that cover an area of ca. 10,000 ha within 5km of the massif, yielding a population density of 3.1 persons/ha (Birkinshaw et al. 2006). Old tombs found on the massif suggest human presence dating back many centuries. Today, most members of the local population belong to the Vakinankaratra ethnic group, with a minority of Merina and Betsileo.

The main economic activity of the local population is agriculture, in particular rice cultivation, but also of cassava, corn, and sweet potato, along with raising livestock (zebus, pigs and poultry). Other secondary activities around the massif are include fishing, extraction of precious stones, raising silkworms (*Borocera madagascariensis*) to make wild silk cloth and, in the private sector, the industrial exploitation of marble by the HOLCIM S.A.cement factory. The fruits of *Tapia (Uapaca bojeri)* are collected mainly for local consumption or for sale in the local market. *Uapaca bojeri* is the main tree present on the Ibity massif, and it is cut and used for construction or as fuel wood. The local population uses some plants for traditional medicine and for cultural purposes. Traditional practitioners from areas farther away from the massif (Ambositra, Fandriana, Faratsiho, etc.) collect plants on Ibity to cure various diseases. *Pachypodium brevicaule* is illegally harvested in great quantities by storekeepers from Antsirabe, and the local population is paid to collect it. This species, which is listed in CITES Annexe II (PNUE-WCMC 2011), is sold and exported illegally (MBG 2012). Mammals, such as *Tenrec ecaudatus*, *Setifer setosus*, *Hemicentetes nigriceps* and *Pteropus rufus*, as well as birds, such as *Buteo brachypterus*, *Numida meleagris* and *Margaroperdix madagascariensis*, are hunted and consumed by the villagers.

While Ibity massif is rich in semiprecious stones (mainly quartz and beryl), there are few mines and only one operates with a legal authorization. In 2011, gold was found in Ambohipo in the southeastern sector of Ibity. Exploitation began in January, and 500 people migrated in from rural districts close to the massif. Three months later a peak in activity was reached, with 4000 people present, many coming from much farther away. Currently gold exploitation has decreased and the number of people working at Ambohipo has come down to 500. The

Missouri Botanical Garden, working with the local population, implemented a control system to forbid exploitation within the limits of the protected area. Only the lower slopes outside the NPA are authorized for this activity.

Through interviews, fire was identified by the local population as the most significant threat to the natural and semi-natural ecosystems of Ibity (Birkinshaw *et al.* 2006). Fires that impact the massif are mainly accidental in nature, escaping the control of local people burning to renew grass for cattle or to clear fields. Together with human exploitation of Ibity's ecosystems, fire is responsible for the decrease in gallery forest area observed in the study of vegetation dynamics conducted over the past nine years, and these factors have also led to modification of the structure of tapia woodlands.

At present, tourist activity is not important in the region; the Ibity massif remains unknown despite its spectacular landscape, waterfalls, natural swimming pools, old tombs, semiprecious stones, caves, bats, and a charming and unusual vegetation with many succulents and orchids. However, given its proximity to the important tourist centers of Antsirabe, Ibity has the potential to develop as a tourism destination and thereby help improve the region's economy.

5. Discussion

5.1. *Delimitation of the protected area and the implementation of management plan*

5.1.1. *The diagnostic*

The diagnostic studies carried out by the Missouri Botanical Garden on Ibity Massif (Birkinshaw *et al.* 2006), the results of which have been summarized above, yielded an understanding of ecosystem dynamics and responses to disturbances. This step is essential to the implementation of biodiversity protection and management programs in protected areas and peripheral zones (Holdgate 1991). Interviews with members of the local population showed that grasslands play a crucial role in providing rural livelihoods, soil protection and the maintenance of the region's livestock system (Birkinshaw *et al.* 2006). Herbaceous species are used to make house roofs, as forage for zebu cattle, and as healing plants. The

other natural formations occurring of the massif, mainly tapia woodland and gallery forest, are threatened by other types of anthropological activities. Repeated bush fires during the dry season (from April to September) have been shown to have a negative impact on soils (Rakotoarimanana & Grouzis 2006) and on species diversity at Kiboy (northern Ibity), as has been found in other studies elsewhere (Collins 1992; Guevara *et al.* 1999; Beckage & Stout 2000; Kirkman *et al.* 2001). Fire can temporally increase productivity and species richness in some grassland systems (Collins & Barber 1985). However, an increase in fire frequency above natural levels negatively affects species abundance and richness: fire-sensitive species decrease in abundance until they disappear, while those adapted to fire increase (Collins 1992; Beckage & Stout 2000; Kirkman *et al.* 2001). When burned, tapia woodlands have a reduced cover of shrubs and young trees in the undergrowth, an increased herbaceous stratum, and a fragmented canopy (Alvarado *et al.* 2012). *Uapaca bojeri* is fire tolerant (Kull 2002; Kull *et al.*, 2005) and high fire frequency is thus favorable for this species, which becomes dominant as adults. However, its seedlings, which are less fire-tolerant, become rare. Ibity's trees and shrubs are exploited by local people for timber, handles for tools, and wood for charcoal production (few large trees now remain on the Massif). This activity reduces not only the fertility of trees and shrubs but also fragments the canopy allowing herbs to grow and increase in abundance, which in turn favors fires.

Fire is a traditional management tool, widely used in many parts of the tropics. It continues to play a significant role in various agricultural and social practices (Mistry & Bizerril 2011), as it is the case at Ibity (Kull 2002), where fire is used for pasture improvement and renewal. Successive fires could accelerate the processes of soil erosion and favor the establishment of fast growing herbaceous species such as *Aristida similis* and *Imperata cylindrica* (Kull 2003; Randrianarivelo 2003). Fire also reduces the regeneration of certain woody species such as *Uapaca bojeri* by killing both young seedlings and the cocoons of the wild silk worm, *Borocera madagascariensis* (Gade 1996; Kull 2002a). Grazing is a frequent practice that threatens the massif on mid- and low-elevation slopes, mainly on the districts of Manandona and Sahanivotry (MBG 2012). The upper areas, characterized by steep slopes that exceed 60° in the rocky, quartzitic outcrops, are thus less used for cattle. Ibity appears to be following the same transformation process that took place earlier in the original mosaic of the Malagasy highlands, where humans likewise used fire to raise livestock and for agriculture, reducing

forest cover in favor of herbaceous, sometimes exotic species (Dewar 1984; Burney 1987b; Ratsirarson & Goodman 2000).

As human population increases around Ibity, farmers expand their cultivation farther up the massif, whose grasslands are being replaced by fields, and the extension of these zones towards steeper slopes increase soil erosion (Kull 2003). The selective cutting of woody species in tapia woodland, mainly autochthonous species such as *Xerochlamys* spp. and *Sarcolaenaea* spp. often used as fuel wood, can favor in certain cases the dominance of *Uapaca bojeri* (Kull *et al.* 2005). The harvest and the clandestine market for succulent plants such as *Aloe* spp. and *Pachypodium brevicaule*, as well as the collection of seeds of protected species, such as *P. brevicaule*, *Dypsis* sp. and *Ravenea madagascariensis*, are direct threats for these species. Another factor of disturbance is the introduction of exotic species such as *Pinus kesiya*, *Pinus patula* and *Eucalyptus* spp., all of which affect certain remnant formations but which are also very useful for the local population (Kull *et al.*, 2012). On the north side of Ibity, the mid- and lower slopes were reforested with *Eucalyptus* by the cement factory. Germination of this fire tolerant exotic species is stimulated by fire, and natural dispersal and regeneration are now being seen on the massif.

5.1.2. Conservation objectives

The second stage in the process of establishing the Ibity protected area, following a thorough diagnostic, was to identify conservation objectives. The diagnostic studies established that 46 species represented conservation targets, along with three vegetation types: forests gallery, tapia woodlands and grasslands on the rocky outcrops. According to Margules and Pressey (2000), despite of a certain subjectivity in the determination of targets, the value of the conservation objective must be explicit. For example, information about the ecological and biological importance of a given species (e.g., on that is rare, endemic or threatened) must be taken into account so that targets are not excluded or under-represented within the protected site. Acquiring knowledge about vegetation and more generally about biodiversity is therefore crucial in the process of establishing a new protected area (Tuxill & Nabhan 2001; Turpie 2003). Vegetation traits should be used as criteria to select potential sites for conservation. Some traits are precise and can be relatively easily measured (size, diversity) while others are less so (wilderness), some are strictly ecological (diversity,

rarity) while others reflect development threats or vulnerability (fragility) (Goldsmith 1991). The general objectives established for the conservation strategy at Ibity were 1) to restore the gallery forests on the massif; 2) to restore tapia woodlands and/or to improve its regeneration; 3) to reduce the risk of extinction of endangered species of restricted distribution, and 4) to manage exotic species inside the Protected Area (Birkinshaw *et al.* 2006).

5.1.3. Implementation of conservation actions

In practice, delimiting a new protected area is complex because of the interactions between ecosystems and humans, who create productive landscapes associated with agricultural systems in which disturbances, transformation towards extensive exploitation systems, and fragmentation occur and often expand (Ranta *et al.* 1998; Margules & Pressey 2000; Brockington, Igoe, & Schmidt-Soltau 2006). The conservation tool offered by a protected area, as perceived in an international and scientific context, is often not fully understood by the local population living in and around a conservation site (Mbile *et al.* 2005). To address the issue of whether and how rural populations can and should be allowed to utilize the resources within a conservation site, two models of sustainable biodiversity management are used in most emerging countries, an exclusive and an inclusive model (Borrini-Feyerabend 1996; Oviedo & Brown 1999). In the first of these, management aims to deflect the interests of the population away from future protected areas, under an anti-participative vision that excludes human presence within the conservation area. The second model focuses on the welfare of those who live and use the resources of the protected area, including them in the planned management. In Africa, the exclusive model has prevailed to date because, at least in part due to the colonial histories of most countries and postcolonial influences (Borrini-Feyerabend 1996; Mbile *et al.* 2005).

Evaluation of the long-standing protected areas containing tapia woodlands confirmed that this vegetation type was inadequately conserved. The establishment of two complementary protected areas on the massifs of Ibity and Itremo was thus proposed (Atlas numerique SAPM 2011). Indeed, Tapia woodland covered only 2,600 km² (DEF 1996) in four main parts of Madagascar's central highlands of which just one, Isalo National Park, is included in the country's System of Protected Areas (classified as Category II under the IUCN

system). Ibity has benefited from temporary protection since 2008, while Itremo is not yet formally protected. The conservation area on Ibity covers 6136 ha, comprising three zones: a Strict Protection Zone (SPZ, 1598ha), a Buffer Zone or Sustainable Use Zone (SUZ, 4594ha), and a Controlled Activity Zone (CAZ, 14ha) (Table I-4).

Table I-4: Summary of authorized and forbidden activities in Ibity NPA.

Activities	Strict Conservation Zone (SCZP)	Sustainable Use Zone (ZSU)	Controlled Activity Zone (ZCA)
Research	✓	✓	✓
Grazing	x	✓	✓
Harvest of herbal medicine	x	✓	✓
Harvest of tapia fruits	x	✓	✓
Harvest of native seeds	x	✓	✓
Harvest of cocoons of wild silk worms (Landy Be)	x	✓	✓
Harvest of fuel wood (kitay)	x	✓	✓
Tourism	x	✓	✓
Agriculture	x	x	✓
Wood exploitation	x	x	✓
Wood exploitation for charcoal	x	x	✓
Harvest of <i>Pachypodium</i> spp.	x	x	x

This process must be followed by the implementation of conservation actions (Margules & Pressey 2000). To facilitate sustainability of the Ibity project over the midterm, a local association was established to enable communication and to insure participation of the surrounding villages in the development of the conservation project. The conservation actions developed to date mainly concern environmental education, with priorities: fire management, management of natural resources exploitation on the massif (in particular of plants and minerals), and the identification and establishment of complementary activities that favor socioeconomic development. Local nurseries have been organized to propagate native plant species (such as *Uapaca bojeri*, *Abrahamia ibityensis*, *Aphloia theiformis*, *Carissa edulis*), including ornamentals that are under pressure from illegal exploitation (*Aloe* spp., *Pachypodium brevicaule*) and certain other species of economic interest (e.g. *Morus alba*, *Voaroihazo*; *Carica papaya*, *Papay*). Propagation efforts are also focusing on exotic, fast

growing tree species (e.g. *Acacia* sp.) being used in reforestation efforts implemented outside the protected area to reduce pressure on native tree species.

Given that the long-term ecological viability of protected areas is influenced by and depends directly upon socio-ecological processes that operate beyond their boundaries and adjacent buffer zones (Mistry & Bizerril 2011), a multidisciplinary management approach is necessary. At Ibity, fire was identified as a potential threat for certain vegetation types in the diagnostic studies, and most fires were found to be connected to agricultural activities, and therefore causally independent from the ecosystems on Ibity that they impact (Kull 2000, 2003). In most rural landscapes where fire is used as a tool, cost-benefit analyses of alternative options for managing field cleaning or supplying fresh food for cattle during the dry season shows that the application of measures to limit or eliminate burning have an unfavorable impact on the local population's socio-economic wellbeing (Mistry & Bizerril 2011). Moreover, a recent study has shown that Itremo, the nearby massif where a NAP is now being proposed, has both lower fire frequency and lower plant diversity (Alvarado et al., accepted with minor corrections; Chapitre 2). Many species on Ibity are also fire tolerant and/or require fire to some extent. An optimal fire regime must now be determined by carrying out more detailed studies focusing on this key issue, which is a top management priority for Ibity.

In the tropics, fire has also played a major role in initiating the establishment of many protected areas (Mistry & Bizerril 2011). In Africa, for example, local populations were accused by colonialists of causing land degradation by the use of fire (Kull 2002a; Laris & Wardell 2006). Thus, degradation by fire and the associated supposition of "bad land management" were used as a justification to expel traditional owners and expropriate land rights from local populations. The new protected area at Ibity, established as a Category V protected area (Landscape/seascape conservation and recreation) (IUCN 1994), is a remarkable example of conservation using the inclusive model (Borrini-Feyerabend 1996; Oviedo & Brown 1999). According to the definition provided by IUCN (1994), Category V protection focuses on the interaction between people and nature that has produced a zone whose character differs from the original ecosystem, but which nevertheless has significant ecological, biological, cultural and scenic value and where protecting the integrity of this

interaction is essential for the conservation of a diversity of values, including biodiversity. Conservation actions taken without consideration of their social and environmental effects on the local population tends to increase poverty in nearby rural communities (West *et al.* 2006; Wilkie *et al.* 2006). It is for this reason that the establishment of the new protected area at Ibity focused on preserving and maintaining the current landscape and its associated biodiversity along with the other values involving interactions with the local population and their traditional management practices.

6. Conclusions

The final delimitation of the Ibity New Protected Area was the result of extensive discussions and negotiations between the population in the surrounding area, local authorities, mainly representatives of the Environment Ministry, and MBG staff members. Close cooperation between the project managers, the local population and authorities must be maintained in order to minimize the risk of possible conflicts with the legitimate needs of the local population, and to ensure that they benefit directly from conservation activities while being able to continue using the area's natural resources sustainably. Concerning fire management, despite the fact that burning has long been seen as destructive and undesirable (resulting in a dominance of herbaceous species when fire frequencies are high, a reduction of biodiversity, soil erosion, etc.), it is impossible to eliminate fire from Ibity's landscape, as is the case in many tropical areas of the world. Fire is intimately connected to local cultural identity, management practices and ecological durability and diversity. However, many unresolved questions remain concerning the management plan for Ibity's rich and diverse vegetation, and it is now necessary to determine the most appropriate and sustainable fire regime (frequency, timing, etc.) for the different vegetations type. A study is now underway on the impact of fire on grassland vegetation and tapia woodland (focusing in composition and structure, phenology, germination, and impact on post-burning seedling resilience) (see the following chapters). The results of this work will contribute to developing an improved set of management actions throughout the Ibity area and to successful implementation of an integrated conservation strategy.

Chapitre 2 - Comparison of plant communities on two massifs in Madagascar (Ibity and Itremo) with contrasting conservation histories and current status



En haut (gauche et droite): Vue générale du Massif d'Itremo ; en bas (gauche et droite) : Vue générale du Massif d'Ibity. (Photos par Swanni T. Alvarado)

II. Chapitre 2

Comparison of plant communities on two massifs in Madagascar (Ibity and Itremo) with contrasting conservation histories and current status

Alvarado, S.T., E. Buisson, H. Rabarison, C. Rajeriarison, C. Birkinshaw and P.P. Lowry II

Article accepted with minor corrections in: *Plant Ecology and Diversity*

Abstract

Deforestation processes and species extinction on islands have made them the focus of substantial efforts to create and strengthen local environmental organizations, establish new protected areas, and improve natural resource management. In Madagascar, despite promising new policies, the flora and fauna are under serious threat. More than 80% of the island shows a significant loss of natural plant cover. Current levels of diversity reflect natural disturbance regimes, with fire representing one of the most important factors. We compare two new protected areas (Ibity and Itremo) with different environmental and management contexts to determine the effects of bush fires on vegetation. Both areas have extensive stands of tapia (*Uapaca bojeri*) woodland. Herbaceous vegetation surveys were carried out enumerating 16 (1m²) quadrats in each of ten sites on Ibity and seven on Itremo to characterize plant community composition and structure, complemented by tree and shrub surveys within three 40×40m quadrats at each site. Floristic richness is higher at Ibity. Populations of *U. bojeri* are better conserved at Itremo. While the total exclusion of fire is impracticable, careful management should enable the maintenance of natural conditions and at least lead to a reduction in the impacts on the structure of tapia woodland vegetation.

Key words: Protected areas, tapia woodland, *Uapaca bojeri*, management plan, fire regimes

1. Introduction

Conservation at all scales, from landscapes and ecosystems to communities and populations, is achieved through management designed to ensure protection and sustainability based on a set of acceptable objectives. The way in which Protected Areas (PAs) are managed typically depends on the type of protection they have been accorded (e.g. IUCN recognizes six main categories of PAs; Dudley 2008), and differences in management practice can have a profound influence on vegetation and plant communities, even among sites with similar environments (Kirkpatrick 1999). Likewise, differences in land-use practices and/or anthropogenic pressures in the regions around PAs, and variation in the levels of resource use that are permitted within them, can result in differences in the composition and structure of plant communities, even if PAs belong to the same management category (Halpin 1997, Andrew et al. 2011).

Recently, substantial efforts have been undertaken in some regions of the world to establish new PAs and to improve natural resource management (Kull 1996). In the island nation of Madagascar, where 90 parks and reserves covering ca. 2.54% of the land area (IUCN & UNEP-WCMC 2010) are recognized, more than 40 new PAs (NPAs) have been established or are in the process of being created, encompassing an additional 4,326,543ha (Atlas numérique SAPM 2011), of which 2,565,644ha have already formally been granted temporary protection (Ministère de l'Environnement et des Forêts 2010) (Ministère de l'Environnement et des Forêts, 2010)

, an intermediate step toward permanent PA status. The majority of NPAs are being developed and sponsored by non-governmental organizations (NGOs) such as the Wildlife Conservation Society (WCS), Conservation International (CI), the Missouri Botanical Garden (MBG) and the World Wildlife Fund (WWF).

New Protected Areas require management plans, whose development can benefit from useful insights obtained from existing PAs located nearby or situated in different landscapes and/or socio-economical contexts but that share similar ecosystems (Holdgate 1991; Margules & Pressey 2000). However, considering that in 2008, only ~18.6% of global land and sea cover was included in PAs (UNEP-WCMC 2010a), relevant information from NPAs is often not available. It may therefore be necessary to compare an NPA with unprotected areas found in somewhat similar environmental contexts, using them as sources for acquiring useful data and for identifying the disturbances and pressures that threaten the ecosystems, and for

identifying appropriate management/disturbance regimes that may be applied to the NPA (Margules & Pressey, 2000).

Disturbances have a marked effect on life form, phenology, density, abundance and distribution patterns of plant populations (Agrawal, 1990), and they influence spatial heterogeneity in plant communities (Collins 1989, 1992; Chaneton & Facelli 1991). In Madagascar, a range of natural disturbance regimes have contributed to the array of vegetation types found on the island (Kull 2000). The analysis of charcoal contained in soil shows that fire was common on Madagascar long before the first humans arrived ca. 1500-2000 years ago (Dewar & Burney 1994). However, human presence is clearly marked by a dramatic increase in fire frequency and a significant spread of grasslands and other open anthropogenic formations (Bartlett 1955, 1956; MacPhee et al. 1985; Burney 1987a, 1987b; Dewar & Burney 1994; Matsumoto & Burney 1994; Burney et al. 2004). Some plant communities can be resilient to fire, but changes in their structure and composition nevertheless occur with changes in the timing, frequency and intensity of burning (Guevara et al. 1999). By describing the composition and structure of a community and understanding the disturbance regimes that have influenced them (fire, pasture, floods, etc.), one can seek to explain the various species assemblages that form a contemporary plant community.

We chose to work on two similar massifs, Ibity and Itremo, which are being established as new protected areas within the framework of the “conservation and management of bush fires” program (Bertrand 1998; Kull 2002a) developed respectively by the MBG and Royal Botanic Gardens Kew, in cooperation with CI, the United States Agency for International Development (USAID), the Malagasy government, and local populations. The two NPAs being established at Ibity and Itremo encompass a pair of mountain massifs in central Madagascar situated within the sub-humid zone in the central highlands (Cornet 1974). Currently, the vegetation of these massifs comprises a mosaic of plant communities, which has resulted from the combination of disturbance regime and the types of management, land-use and anthropological pressures that are specific to each massif. The natural disturbance regime, which operated prior to human arrival, was characterized by late-season fires, but today burning occurs earlier and far more frequently due to human intervention (MacPhee et al. 1985; Burney 1987a; b; Dewar & Burney 1994; Burney et al. 2004). Large areas on both Ibity

and Itremo are now covered by grasslands (98.5% and 99.5% respectively), whereas just 132,255ha are occupied by isolated stands of tapia woodland, a distinctive formation dominated by *Uapaca bojeri* (locally known as “tapia”) in association with other woody species, many belonging to families endemic to Madagascar, especially Sarcolaenaceae and Asteropeiaceae. The herbaceous stratum of tapia woodland comprises numerous species of Asteraceae, Cyperaceae, Lamiaceae, Poaceae and Rubiaceae.

Within the context of the development of vegetation management plans for Ibity and Itremo, we compared the vegetation of these two massifs in order to identify the roles and impacts of the different environmental situations on vegetation. Specifically, we have aimed to: 1) describe the composition and structure of tapia woodland on these two massifs, and 2) determine the factors influencing tapia woodland vegetation for both NPAs. Our ultimate goal is to provide information that can be used to help formulate recommendations for developing sustainable management plans for the tapia woodlands at Ibity and Itremo.

2. Methods

2.1. Study area

Ibity and Itremo, the only quartzitic mountain massifs in Madagascar, are located in the central highlands southwest of the capital city, Antananarivo. Ibity Massif is situated 25km south of the town of Antsirabe (47°01'E 20°07'S) and is oriented approximately north-south, covering an area of 193km² and an elevational range of 1400m to 2254m. Itremo Massif, located 200km southwest of Ibity and 35km west of Ambatofinandrahana (46°38'E 20°35'S), covers 971km² and ranges from 1400m to 1923m elevation. The climates of the Ibity and Itremo regions are characteristic of tropical highlands, classified as Cwb by the Köppen classification system (Köppen 1900; Peel *et al.* 2007), with warm weather, dry winters and rainy summers. Two main periods can be distinguished: in summer (November-May) the maximum average temperature is around 25°C and the minimum is at least 12°C. In winter (June-October), the minimum average temperature often oscillates around 0°C. Average annual rainfall is 1583mm at Ibity and 1416mm at Itremo (based on data from 1961 to 1990; Meteorology Service of Ampandrianomby). The soils of the Ibity massif are ferrallitic and classified as lithosols on quartzitic substrate, mainly formed of metamorphic rocks of the

schisto-quartzo-calcareous series. A small area of granite, covering less than 5% of the total mountain, is found on the northeast slope (Birkinshaw *et al.* 2006). Ibity reaches 2254m in elevation, the highest quartzitic mountain in Madagascar. The soil of Itremo massif, classified as lithosols on quartzitic substrate, is mainly formed of schist-quartzitic rocks and has the largest area of exposed quartzitic substrate in Madagascar (Birkinshaw *et al.* 2004). The highest point of Itremo is 1923m above sea level.

2.2. Vegetation sampling

Seventeen fragments of tapia woodland (hereafter referred to as sites) were selected for study, ten at Ibity (seven on quartzitic and three on granitic soil, reflecting the relative area covered by these two soil types) and eight at Itremo (five on quartzitic and three on granitic soil). The sites were classified as being quartzitic or granitic according to the simplified geology map of Du Puy and Moat (1996, 1998). Most of the existing tapia fragments in each massif were studied, with the exception of just a few that were difficult or/and dangerous to access. On Ibity three of the four fragments located on the granitic soil and seven of the ten on the quartzitic soil were studied. On Itremo three of the five fragments on the granitic soil and five of the eight fragments on quartzitic soil were studied.

In order to sample vegetation composition and structure in tapia woodland we used a method adapted from Fukushima *et al.* (2008) and Kull *et al.* (2005). At each site, we randomly established three 40×40m plots. In tapia fragments of limited size, only one or two plots were marked. In each 40×40m plot, all individuals with a diameter at breast height (DBH) of more than 10cm, i.e., those that comprise the canopy, were recorded and measured; within each of the large plots, a 20×20m subplot was established (Figure II-1) within which all individuals with a DBH of 5-10cm (lower canopy) were measured. Similarly, a 10×10m plot was also established within which all the individuals with a DBH between 1-5cm (midstory) were measured, along with a 5×5m plot in which individuals with a height lower than 1.30m or a DBH between 0-1cm (understory) were measured. For herbaceous species, 16 1×1m plots were randomly established at each site. In total, for both massifs, 43 plots measuring 40×40m were delimited in tapia woodland along with 255 plots of 1m×1m in the herbaceous stratum. For each individual, canopy cover (m²) and total height were estimated, and DBH was measured. For herbaceous species the percent cover of each taxon in each of the 1m² quadrats was

assessed. Sampling was carried out between June and August 2009. Species identifications were confirmed in Antananarivo at the reference herbarium of the Tsimbazaza Botanical and Zoological Park and at MBG's offices.

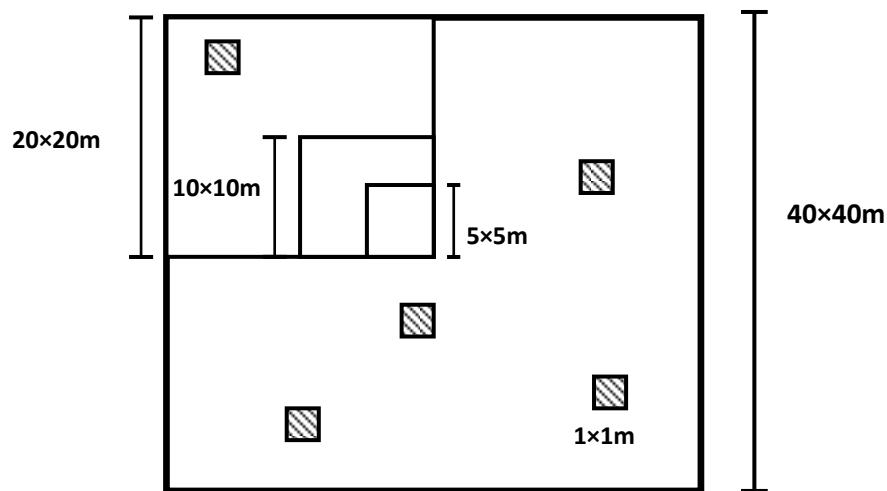


Figure II-1: Arrangement of sampled plots in tapia woodland: 40x40m plot (for trees of DBH \geq 10cm), 20x20m plot (for trees of DBH 5-10cm), 10x10m plot (for trees of DBH \geq 1-5cm), 5x5m plot (for trees of DBH $<$ 1cm) and five of the 16 1x1m random plot (for herbaceous species).

2.3. Statistical analyses

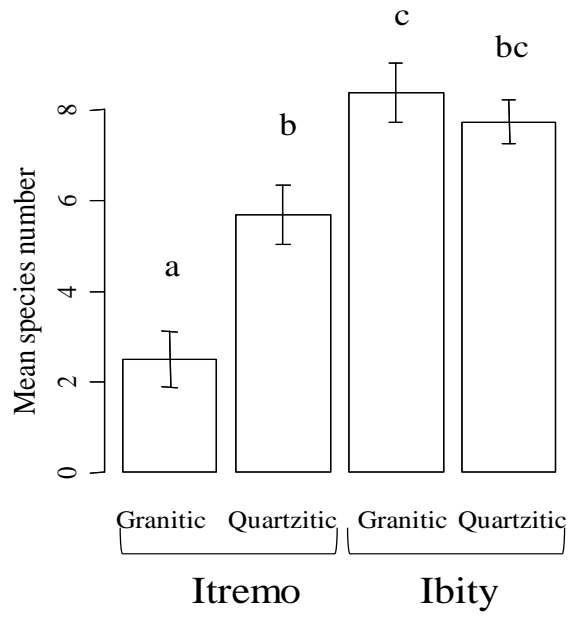
To assess differences in species richness (response variable) between the two massifs and the two main soil types (quartzitic and granitic) along with possible interactions between these factors, species richness data were analyzed with linear mixed effect models using the *lme* function (Pinheiro & Bates 2000), R-package nlme). The sites and the plots at each site were treated as random factors to account for both differences in soil type and statistical dependence between measurements for different species in the same plot. They were checked for a normal distribution using the Lilliefors test and square root transformations were made as necessary. The homogeneity of variance was confirmed with the Bartlett test. We expected species richness to be higher on the quartzitic soil because some species are restricted to this substrate; we also expected richness to be higher at Itremo because the vegetation on the massif seemed less heavily impacted. To evaluate differences in the composition of tapia woodland areas, a Correspondence Analysis (CA) was carried out on percent covers of each species. We expected to find some patterning in species composition depending on the soil and the massif.

To estimate differences in tapia woodland structure between massifs and between soil types, as well as possible interactions between these factors, linear mixed effect models with the *lme* function were used as above on three response variables: height, percent cover, and DBH of *Uapaca bojeri* and all other woody species. We expected these variables to be higher at Itremo because the surrounding area is less densely populated and also higher on granitic soils because they are generally richer in nutrients. Then, two variables, the height of individuals > 1m and the DBH (response variable) of *Uapaca bojeri* and all other woody species, were divided into classes to characterize the distribution of woody species within tapia woodland. Kruskal-Wallis tests followed by Wilcoxon tests adjusted by a Bonferroni correction were run to assess differences between classes for each massif separately. To determine differences between the two massifs for each DBH and height class, additional Wilcoxon-tests were run. Again, we expected values to be higher at Itremo and on granitic soil. To determine differences between the two massifs for each DBH of common woody species, t-test or Wilcoxon-tests were run. All analyses were carried out using the software R (The R Foundation for Statistical Computing, version R2.13.0).

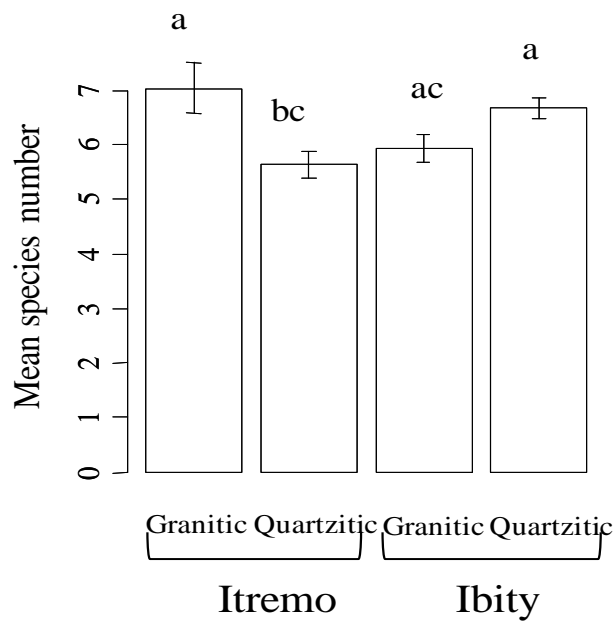
3. Results

3.1. Species richness in Ibity and Itremo

We found a total of 120 and 84 species at Ibity and Itremo, respectively, belonging to 41 and 26 families and 83 and 60 genera. Woody species richness was significantly lower on granitic soil at Itremo (2.5 ± 0.62 species); it was intermediate on quartzitic soil at Itremo (5.7 ± 0.65 species), and highest for both soil types at Ibity (7.9 ± 0.38 species) ($F_{\text{soil} \times \text{massif}} = 8.4$, $p < 0.01$; Figure II-2a). The species most closely associated with *Uapaca bojeri* (the dominant tree element) at both Ibity and Itremo include members of Sarcolaenaceae (*Leptolaena pauciflora*, *Pentachlaena latifolia*, *Sarcolaena oblongifolia*, *Schizolaena microphylla*, *Xerochlamys bojeriana*, and *X. diospyroidea*), *Aphloia theiformis* (Aphloiaceae), two species of *Asteropeia* (*A. densiflora* and *A. labatii* - Asteropeiaceae) and *Schefflera bojeri* (Araliaceae). Species richness of the herbaceous stratum was lower on Itremo quartzitic soil (5.6 ± 0.23 species) than on other combinations of site and soil type (6.5 ± 0.16 species; $F_{\text{soils} \times \text{massifs}} = 14.5$, $p < 0.001$; Figure II-2b).



a



b

Figure II-2: Mean species richness by soil type (granitic vs. quartzitic) and massif (Ibity and Itremo). Species richness (a) is represented by the mean number of woody species per 1600m² ($F_{\text{soil} \times \text{massif}}=8.4$, $p<0.01$); (b) by the mean number of herbaceous species per 1m² ($F_{\text{soil} \times \text{massif}}=14.5$, $p<0.001$); lower case letters indicate the results of post-hoc Tukey tests ($p<0.05$). Total numbers of woody and herbaceous species for Ibity were 33 and 87 respectively; and total numbers of woody and herbaceous species for Itremo were 18 and 66 respectively.

3.2. Woody species and understory composition

In total, we found 18 woody species on Itremo, of which 11 are trees and 7 shrubs, as compared with 33 on Ibity, with 12 trees and 21 shrubs. Some species are common to the two massifs (viz. *Aphloia theiformis*, *Asteropeia densiflora*, *Sarcolaena oblongifolia*, and *Schefflera bojeri*, among others). The Correspondence Analysis of the woody species composition showed a difference in composition between Ibity and Itremo on the first axis (42.5%) (Figure II-3).

Uapaca bojeri represents 82% of the trees counted on Ibity (112 individuals out of a total of 137 trees on average per 1600m²) versus 72% on Itremo (58 individuals of *U. bojeri* out of 80 total trees on average per 1600m²). We found Itremo to be characterized by a greater number of individuals of species of Sarcolaenaceae [*Leptolaena pauciflora* (1%), *Sarcolaena oblongifolia* (14%), *Schizolaena microphylla* (2%) and *Xerochlamys diospyroidea* (6%)] and the genus *Asteropeia* [*A. labatii* (1%) and *A. densiflora* (0.1%)]. Ibity, by contrast, is characterized by *Xerochlamys bojeriana* (3%), *Sarcolaena oblongifolia* (1%), *Pentachlaena latifolia* (1%), *Asteropeia densiflora* (1%) and exotic species such as *Pinus kesiya* (3%; for family names of species see Appendix 4 (Annexe 4) of the thesis). We also observed differences in composition depending on soil type (granitic vs. quartzitic) on the second axis of the Correspondence Analysis: *Eucalyptus robusta* and *Maesa lanceolata* occur only on granitic soil (Figure II-3). Among herbaceous species, *Loudetia simplex* and *Ctenium concinnum* (both Poaceae) were dominant on both soil types, based on their percent cover. Some other herbaceous taxa were only present on quartzitic soil (e.g., *Digitaria debilis*, *D. biformis*, *Imperata cylindrica*, *Microchloa kunthii*, *Panicum cupressifolium* and *Secamone buxifolia*), whereas we found only a few on granitic soil (e.g., *Costularia laxa*, *Cyperus amabilis*, *Elionurus tristis* and *Biophytum sensitivum*). Overall the composition of herbaceous species was relatively similar on both massifs, although species richness was higher on Ibity (87 species vs. 66 on Itremo). *Cynodon dactylon*, *Eragrostis tenuifolia* and *Stachys filifolia* were thus present only on Ibity. A large number of seedlings of woody species, such as *Erythroxylum buxifolium* and *Xerochlamys diospyroidea*, were observed at Itremo.

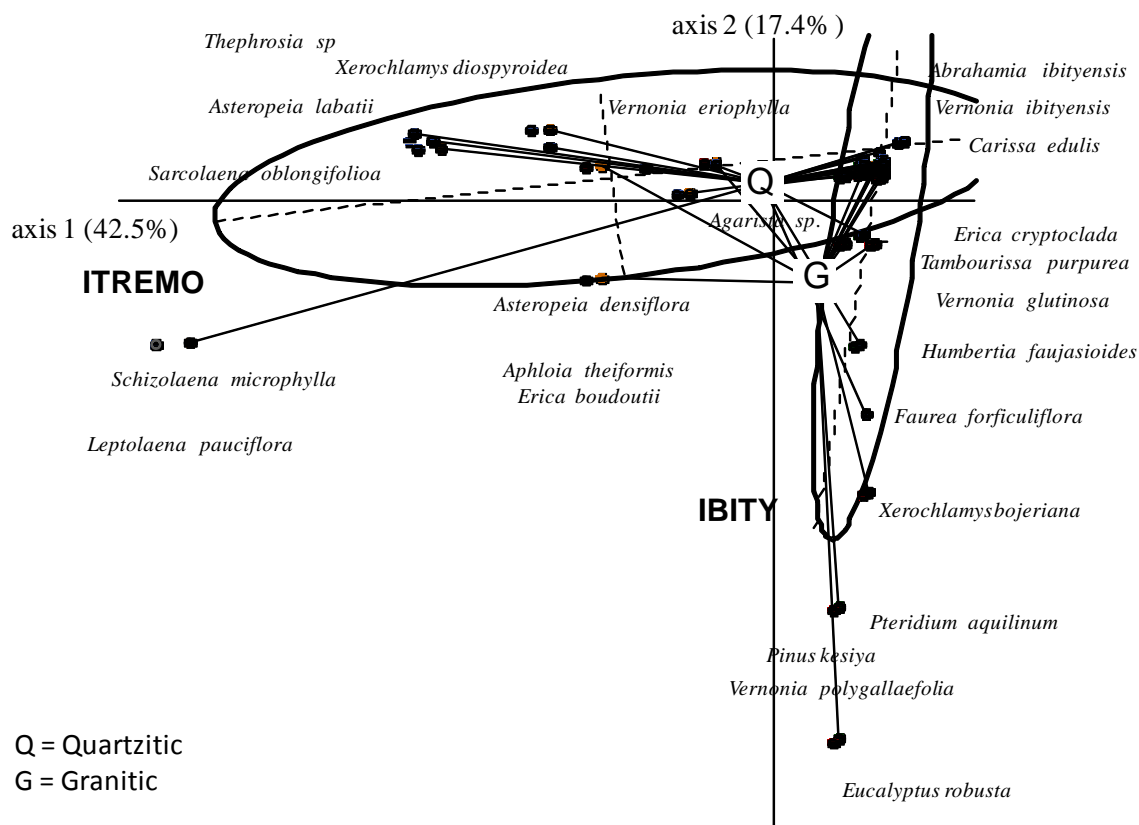


Figure II-3: Correspondence Analysis of woody species composition in tapia woodland of the Ibity and Itremo massifs; G= granitic and Q= quartzitic. Only those species that contributed substantially to the analysis are indicated.

3.3. Structure of tapia woodland

The canopy cover of *Uapaca bojeri* at Itremo ($13.1 \pm 1.27 \text{ m}^2$) was significantly denser than at Ibity ($6.6 \pm 0.58 \text{ m}^2$), regardless of soil type (e.g., on granitic soil, the value for Itremo was $16.0 \pm 2.70 \text{ m}^2$ whereas on Ibity it was $5.6 \pm 1.45 \text{ m}^2$; $F_{\text{soil} \times \text{massif}} = 6.1$, $p < 0.05$; Figure II-4). Moreover, individuals of *U. bojeri* were significantly smaller at Ibity (average size $3.3 \pm 0.10 \text{ m}$) than at Itremo (average size $5.1 \pm 0.28 \text{ m}$, with some individuals exceeding 10m) ($F_{\text{massif}} = 38.1$, $p < 0.001$). We found no difference in height according to soil type. The distribution of *U. bojeri* by height class for the individuals $> 1 \text{ m}$ showed more intermediate size trees at Ibity (1-4m stratum: 24.9% on Itremo vs. 80.1% on Ibity; $W = 316642.5$, $p < 0.001$) and more large individuals at Itremo (4-8m stratum: 67.9% on Itremo vs. 17.2% on Ibity, $W = 239306.5$, $p < 0.001$). On Ibity, no individuals of *U. bojeri* were taller than 8m while 2.3% exceeded this height on Itremo. The same tendency was observed when all other woody species were considered together.

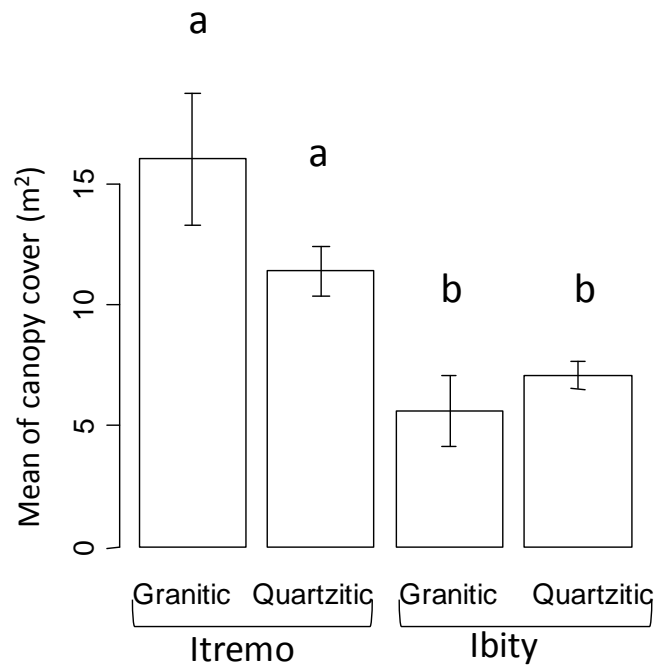


Figure II-4: Mean canopy cover of *Uapaca bojeri* (m²) at Ibity and Itremo massifs ($F_{\text{soil} \times \text{massif}} = 6.1, p < 0.05$). Lower case letters indicate the results of post-hoc Tukey tests ($p < 0.05$).

The average DBH of *Uapaca bojeri* was significantly greater on Itremo ($16.1 \pm 0.84 \text{ cm}$) than on Ibity ($9.5 \pm 0.52 \text{ cm}$) ($F_{\text{massif}} = 57.4, p < 0.001$), and no difference was found according to soil type. Individuals of *U. bojeri* were not equally distributed among the DBH classes on the two massifs (Kruskal-Wallis $\chi^2 = 105.4, p < 0.001$ for Ibity and $38.7, p < 0.001$ for Itremo) (Figure II-5). The percent of individuals of *U. bojeri* with a DBH 5-10cm was significant higher on Ibity (6.1% on Itremo vs. 36% on Ibity; $W = 66, p < 0.001$). However, there were more individuals of *U. bojeri* with the DBH classes $> 20 \text{ cm}$ on Itremo (DBH class 20-30cm: 6.27% on Itremo vs. 1.29% on Ibity; $W = 378, p < 0.001$; DBH class 30-40cm: 1.21% on Itremo vs. 0.21% on Ibity; $W = 341, p < 0.001$; and DBH class 40-50cm: 0.32% on Itremo vs. 0% on Ibity; $W = 259, p < 0.05$). Similarly, there were more individuals with a DBH $< 1 \text{ cm}$ were on Itremo (66.1% on Itremo vs. 18.6% on Ibity; $W = 282, p = 0.07$) and more individuals with a DBH between 1-5cm (8.7% on Itremo vs. 28.1% on Ibity; $W = 146, p < 0.08$). Individuals with a DBH between 10-20cm were equally represented on both massifs (11.8% on Itremo vs. 15.8% on Ibity; $W = 227, p = 0.794$).

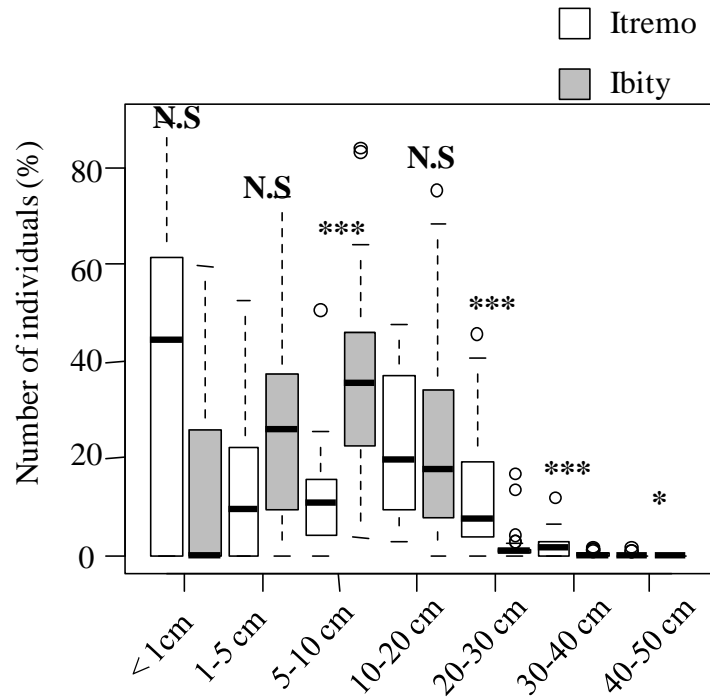


Figure II-5: Percent of individuals of *Uapaca bojeri* in each DBH class (cm) at Ibity and Itremo massifs. Wilcoxon tests were run for all DBH classes; they were significant for DBH class 5-10cm (W=66; p<0.001), 20-30cm (W=378; p<0.001), 30-40cm (W=341; p<0.001) and 40-50cm (W=227; p<0.05).

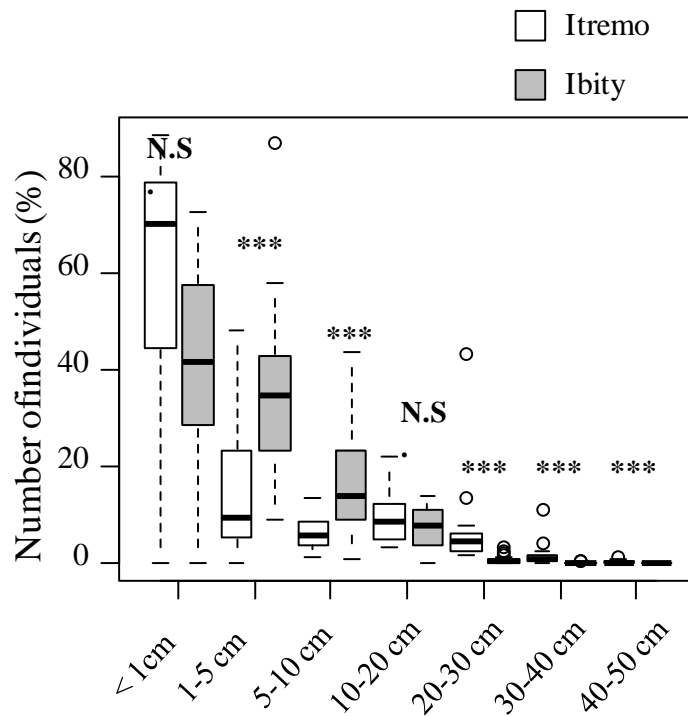


Figure II-6: Percent of individuals of all woody species (except *Uapaca bojeri*) per DBH class (cm) at Ibity and Itremo massifs. These tests were significant for DBH class 1-5cm (W=37; p<0.001), 5-10cm (W=45.5; p<0.001), 20-30cm (W=428.5; p<0.001), 30-40cm (W=381; p<0.001) and 40-50cm (W=297; p<0.001).

As was found for *Uapaca bojeri*, the individuals of the other woody species were not equally distributed among the DBH classes on the two massifs (Kruskal-Wallis = 108.6, $p < 0.001$ for Ibity and 77.7, $p < 0.001$ for Itremo) (Figure II-6). The distribution of woody species by DBH class showed that individuals with a DBH $< 1\text{cm}$ were well represented on both Itremo and Ibity (69.5% and 42.0% respectively; $W=234.5$, $p=0.649$). The percent of individuals with a DBH between 1-5cm and 5-10cm were significantly higher on Ibity (DBH class 1-5cm: 12.8% on Itremo vs. 35% on Ibity; $W=37$, $p < 0.001$; and DBH class 5-10cm: 5% on Itremo vs. 16% on Ibity; $W=45.5$, $p < 0.001$). However, the percent of individuals of the DBH classes $> 20\text{cm}$ was higher on Itremo (DBH class 20-30cm: 3.71% on Itremo vs. 0.54% on Ibity; $W=428.5$, $p < 0.001$; DBH class 30-40cm: 0.68% on Itremo vs. 0.07% on Ibity; $W=381$, $p < 0.001$; and DBH class 40-50cm: 0.09% on Itremo vs. 0% on Ibity; $W=297$, $p < 0.001$). Individuals with a DBH between 10-20cm were equally represented on both massifs (7.1% on Itremo vs. 6.2 on Ibity; $W=177.5$, $p=0.339$). On Itremo, eight species had a mean DBH larger than 5cm and six had a DBH that exceeded 10cm, whereas on Ibity, five species had a mean DBH larger than 5cm, only one which exceeded 10cm (Table II-1). The DBH values of four species of the seven shared between the two massifs were significantly higher on Itremo (viz. *Sarcolaena oblongifolia*, *Pinus kesyia*, *Uapaca bojeri* and *Erica boutonii*, in decreasing order of mean DBH, Table II-1).

Table II-1: Mean DBH (in cm) of the main woody species in tapia woodland on the Ibity and Itremo massifs. W indicates the results of Wilcoxon tests and t of t-tests.

Species	Itremo	Ibity	W/t	p-value
<i>Sarcolaena oblongifolia</i>	17.6 ±0.7	3.7±0.3	W = 6480	<0.001
<i>Pinus kesiya</i>	17.4±2.1	7.6±0.6	W = 567	<0.001
<i>Uapaca bojeri</i>	16.3±0.3	9.0±0.1	W = 2228916	<0.001
<i>Schizolaena microphylla</i>	16.0±1.6			
<i>Asteropeia labatii</i>	15.5±1.7			
<i>Agarista sp.</i>	15.5±3.2			
<i>Syzygium parkeri</i>		11.8±0.1		
<i>Asteropeia densiflora</i>	6.8±4.5	1.9±0.2	W = 20	0.087
<i>Xerochlamys diospyroidea</i>	5.0±0.5			
<i>Schefflera bojeri</i>	1.7±1.0	6.0±0.6	t = -2.9	0.073
<i>Eucalyptus robusta</i>		5.6±0.4		
<i>Faurea forficuliflora</i>		4.7±0.2		
<i>Vaccinium emirnense</i>		4.3±1.9		
<i>Weinmannia stenostachya</i>		4.1±2.7		
<i>Rhus taratana</i>		3.6±0.4		
<i>Senecio leandrii</i>		3.4±3.1		
<i>Erica boutonii</i>	2.8±0.48	1.0±0.1	t = 5.4	<0.001
<i>Radamaea montana</i>		2.3±0.5		
<i>Pentachlaena latifolia</i>		2.0±0.2		
<i>Aphloia theiformis</i>	1.1±0.2	1.1±0.2	t = -0.02	0.985

Uapaca bojeri clearly dominated the other woody species in terms of number of individuals (Table II-2). In particular, in both the canopy and lower canopy, *U. bojeri* represented more than 50% of the trees counted. On Itremo, 94% of individuals forming the canopy were limited to two species, *U. bojeri* and *Sarcolaena oblongifolia*, and 95% of individuals in the lower canopy are represented by these two species plus *Schizolaena microphylla* and *Xerochlamys diospyroidea*. The midstory was characterized by *U. bojeri*, *S. oblongifolia*, *S. microphylla*, *X. diospyroidea* and *Erica boutonii* (in decreasing order of number of trees). On Ibity, by contrast, the canopy was dominated by *U. bojeri* only, and the midstory was represented by young individuals or sprouts of *U. bojeri*, by young individuals of *Xerochlamys bojeriana* and *Pentachlaena latifolia*, and by shrubby species of *Erica* (*E. boutonii* and *E. cryptoclada*).

Table II-2: Mean number of individuals (%) of the principal woody species at the Itremo and Ibity massifs according to their DBH (cm). (A) Canopy (DBH>10cm); (B) Lower canopy (DBH to 5-10cm); (C) Midstory (DBH to 1-5cm); and (D) Understory (DBH<1cm).

Species	Itremo				Ibity			
	Canopy	Lower canopy	Midstory	Understory	Canopy	Lower canopy	Midstory	Understory
<i>Uapaca bojeri</i>	78.7±2.2	58.4±0.7	38.2±0.5	45.5±1.5	92.8±1.9	84.1±0.5	30.5±1.1	16.8±0.6
<i>Sarcolaena oblongifolia</i>	15.4±2.1	13.9±0.5	9.1±0.3	6.8±0.3	0.5±0.2	2.1±0.1	2.4±0.1	
<i>Xerochlamys bojeriana</i>						3.3±0.09	17.8±0.2	18.6±1.0
<i>Pinus kesiya</i>	0.6±0.2				2.8±0.3	2.3±0.08	3.7±0.3	3.5±0.3
<i>Xerochlamys diospyroidea</i>	1.6±0.4	17.8±0.5	34.5±1.3	25±0.8				
<i>Rhus taratana</i>					1.2±0.09	2.9±1.1	2.9±0.1	
<i>Pentachlaena latifolia</i>					0.5±0.05	0.7±0.03	6.4±0.2	6.2±0.3
<i>Schefflera bojeri</i>			3.6±0.5	1.1±0.4	0.8±0.07	1.3±0.04	1.6±0.06	
<i>Erica boutonii</i>		4±0.7	12.7±1.8	1.1±0.3			6.1±1.0	8±1.3
<i>Schizolaena microphylla</i>	2.2±0.9	5±0.5	1.8±0.3	1.1±0.2				
<i>Erica cryptoclada</i>						0.3±0.03	2.9±0.5	12.4±1.0

4. Discussion

Comparisons of floristic richness and of structure (canopy cover, height and DBH), as seen by the number of species, genera and families, show that Ibity is significantly richer than Itremo, but the latter massif shows a better preserved structure in which trees are bigger and canopy cover is denser than at Ibity, a situation that can be explained by differences in management regime and human impact (Kirkpatrick 1999; McIntyre & Hobbs 1999).

4.1. *The human contexts at Ibity and Itremo*

While the two massifs studied have similar climates, plant assemblages, geological conditions and geomorphology, they differ with respect to the type of management applied by their respective local communities. The human population is denser around Ibity (Birkinshaw *et al.* 2006), where three rural districts have a total estimated population of about 34,000 people living in an area of ca. 5km². By contrast, while the area around Itremo also has three rural districts, only one of them, located on the eastern side of the massif, has a significant population of about 6,250 people in 10km², whereas the western side of Itremo is almost completely unpopulated (Birkinshaw *et al.*, 2004), giving the total area (ca. 970km²) an average population density of ca. 5 inhabitants per km². The denser human population around Ibity results in more intense anthropological pressures, mainly a higher frequency of bush fires.

Another factor influencing the structure of tapia woodland is traditional management practices, which appear to have spared remnants stands because this vegetation plays an important role in the local economy as a source of fuel wood, edible fruits, mushrooms and medicinal plants, and as habitat for wild silk worms (*Borocera madagascariensis*), whose cocoons are collected by local residents to produce cloth (Gade 1985; Kull 2002a; Alvarado *et al.* 2012). Historically, the communities may have protected tapia woodland and may have actively used fire as a management tool for tapia and the production of silk moth cocoons (Du Puy & Moat 1996; Kull 2002a; Kull *et al.* 2005; Birkinshaw *et al.* 2006). Today, silk production and cattle raising are the driving forces for fire management at both sites.

4.2. *Tapia woodland and fire*

Fire has been regarded by many ecologists as the major ecological factor affecting the structure of vegetation in tropical Africa (Trapnell 1959; Lawton 1978; Chidumayo 1987). Its impact depends mainly on the development of the herbaceous layer, which is in turn dependent on the nature of the canopy. A study carried out by Lawton (1978) in miombo woodland vegetation in Zambia, dominated by species of *Brachystegia* and *Julbernardia* and also containing species of *Uapaca*, showed that fire was one of main factors determining structure and composition, but also played a major role in the degradation of these woodlands. Regular burning at the end of dry season produces a vegetation type dominated by herbaceous species, whereas sites burned every four years towards the start of the dry season support a predominantly woody vegetation (Trapnell 1959; Campbell 1996). Thus, in these parts of Africa, intense fires in the late dry season influence the development of the herbaceous layer, to the detriment of an understory characteristic of woodlands (Trapnell 1959). Although there are no direct information on fire frequency on Ibity and Itremo, we hypothesize that it is higher at Ibity because of the larger human population in its surroundings and a resulting higher demand for pasture land and silk production. This is consistent with the results found on the composition and structure of *tapia* woodlands: at Itremo, the understory comprises numerous seedlings of woody species and the *tapia* woodland canopy is denser, whereas at Ibity, the canopy is more open, with an herbaceous stratum dominated by various Poaceae.

While the impact of fire on savannas and woodlands has been well studied in the miombo of Africa (Trapnell 1959; Lawton 1978; Chidumayo 1987, 1989; Campbell 1996), the dynamics of Madagascar's endemic *tapia* woodland remain poorly known (Koechlin et al. 1974; Kull 1998, 2002). Many species of *Uapaca* are quite fire tolerant, including *U. densifolia* from Ambohitantely forest in Madagascar (Rakotoarisetra 1997), and *U. kirkiana*, *U. pilosa* and *U. nitida* found in African miombo woodland (Campbell 1996). *Uapaca bojeri* likewise presents the typical characteristics of pyrophytic trees, such as the capacity to regenerate by sprouting, thick bark and weakly flammable leaves (Campbell 1996). These biological characteristics suggest that frequent fires and the current fire regime found at Ibity and Itremo favour the dominance of this species and produce open, nearly monospecific stands of *tapia* woodland (Koechlin et al. 1974; Gade 1996; Kull et al. 2005). Indeed, earlier studies

have shown that more than 90% of the trees in this vegetation type are *U. bojeri* (Rakotoarivelo 1993; Kull 2002; Kull et al. 2005), exceeding the dominance of *U. kirkiana* in miombo vegetation, which ranges from 54% to 74% (Lawton 1978) as well as the levels founded on Ibity and Itremo (82% and 72% respectively).

The dominant species in tapia woodland are mainly fire resistant, a situation similar to that found in miombo vegetation in Africa (Trapnell 1959). While ecological succession following fire exclusion has not yet been studied for tapia woodlands, the work of Trapnell (1959) showed that *Uapaca kirkiana* occupies an intermediate state of succession between fire tolerant woodlands and fire sensitive dry evergreen forests. The exclusion of fire from frequently burned sites allows fire sensitive species to establish, which can grow to become co-dominant in the canopy, eliminate the herbaceous understory, and consequently reduce subsequent fire intensity after their establishment. Since *U. bojeri* appears to be an ecological analogue to *U. kirkiana*, it is possible that fire control in areas with tapia woodland will promote the regeneration of this species and will permit the establishment of a more diversified and complex woody vegetation.

The vertical structure of miombo woodland has been described as simple (Lawton 1978; Chidumayo 1987), with a strong canopy layer, a few understory species, and a minimal herbaceous layer (Chidumayo & Frost 1996; Frost 1996). This structure is influenced by edaphic and climatic conditions, fire regime, herbivory, and past and present land use (Desanker et al. 1997), and is the result of the combined effects of shading induced by the open canopy and caused by mild, early season fires (Campbell 1996; Frost 1996). In the tapia woodlands of Ibity and Itremo, the canopy is most likely not dense enough to suppress the growth of saplings. The small proportion of woody individuals observed in the understory in Ibity is possibly a result of the frequent passage of bush fires, which kill young plants (Chidumayo, 1989). Fire can alter the number and type of species growing in a region by killing individuals that have not attained sufficient height or bark thickness to withstand the heat, and by damaging or destroying unprotected living tissues (Hoffmann et al. 2009). Although *Uapaca bojeri* is fire tolerant, frequent burning can also destroy adult trees and prevent their natural regeneration (Perrier de la Bâthie 1921; Chidumayo 1989; Gade 1996). Koechlin et al. (1974) showed that frequently burned tapia woodland has more numerous

sprouts than closed woodland and sites subjected to fewer fires. If burning occurs early in the dry season when the woody species are dormant, its impact is minimal and limited to evergreen species, which will regenerate under such an early-fire regime (Trapnell 1959; Lawton 1978; Chidumayo 1988). However, burning later in the dry season, after new leaves have appeared, may cause damage to adult trees. Kull et al. (2005) showed that woody species in tapia woodland largely regenerate by sprouts. The same study showed 3% seedling mortality in unburned plots as compared to 35% mortality in burned plots, although two thirds of the apparently dead individuals in the burned plots re-sprouted during the following rainy season. (Rakotoarivelo 1993) showed that 61% of the young stems arise from sprouts, 24% from suckers, and only 15% from germination.

4.3. Other factors influencing tapia woodland

We found clear differences in the composition of the canopy and lower canopy between the Ibity and Itremo. Species of Sarcolaenaceae and other woody taxa are better represented on Itremo. In Ibity, exotic species such as *Eucalyptus robusta* and *Pinus kesiya* planted for reforestation represent one of the main threats to tapia woodland (Kull et al. 2005) given that they are heliophilous and fast-growing, and thus colonize outside planted areas. Moreover, these introduced tree species are known for their capacity to exhaust soil nutrients, to use water rapidly and in large quantities, and to acidify the soil (Malik & Sharma 1990; Lisanework & Michelsen 1993; Michelsen et al. 1996), and they also negatively impact the establishment of the herbaceous stratum (Lisanework & Michelsen 1993), thereby increasing soil erosion and degradation of the understory. Furthermore, at Ibity we also recorded the highly inflammable fern *Pteridium aquilinum*, considered a typical pioneer species, in degraded, burned or deforested zones (Silva & Matos 2006), where it impedes the establishment of native species by producing allelopathic substances (Pakeman & Marrs 1992; Pakeman et al. 1994).

As in African miombo, the current state (structure and floristic composition) of tapia woodland in Madagascar is determined by biotic and abiotic factors (Desanker et al. 1997). The sclerophyllous woodlands dominated by *Uapaca* and *Sarcolaena* are a very restricted vegetation type. The main remnants, found in Isalo National Park (south of Itremo) as well as the Ibity and Itremo massifs, occur on sandstone and quartzite/granitic substrates,

respectively, and have different species compositions (Du Puy & Moat 1996). This vegetation type is frequently present on poor soils, and edaphic conditions thus seem to be an important factor in determining their presence. We found a difference in species richness and cover canopy between the two main soil types (granitic and quartzitic) on Itremo and on Ibity. Woody species richness was highest on granitic soil at Ibity and lowest on this soil type at Itremo. Canopy cover responded in an inverse manner; it was lowest on granitic soil at Ibity and the highest on granitic soil at Itremo.

There is a clear anthropogenic nature to tapia woodland in the region studied, as it was long managed using traditional methods, which allowed sustainable extraction of forest resources for local consumption, selective cutting and the use of fire as a management tool (Kull 2002a; Alvarado *et al.* 2012). Today tapia woodland is still partly managed using traditional methods, but newer practices have caused degradation through increased cultivation and grazing on the low slopes, illegal exploitation and marketing of natural resources, reforestation with exotic tree species such as *Eucalyptus* spp., *Pinus* spp. and silver wattle or silver mimosa (*Acacia dealbata* Cunningham), and changes in the fire regime (Alvarado *et al.* 2012). On Ibity, reforestation activities recently developed by HOLCIM, S.A. (a large Swiss-based company whose local headquarters is located in the town Antsirabe) in the northern part of the massif have introduced exotic species there as well, which are now dispersing and beginning to invade the natural vegetation.

5. Conclusion

Tapia woodland is an anthropologic vegetation type, resulting from the interaction of localized edaphic conditions, human activities and fire. Today, observed differences in the vegetation between the Ibity and Itremo massifs can only be interpreted based on the available qualitative information regarding these factors. Differences in the way humans have managed the landscapes at Ibity and Itremo have had a strong influence on the pressures that have impacted woodland vegetation, as seen by differences in structure and floristic composition. The main recommendations for the NPA managers are:

1. The exotic species found during our study mainly occurred on Ibity, where they have been planted and have spread to nearby disturbed areas. The vegetation management plan should aim to remove exotic trees, particularly those close to or within the NPAs. While planting fast growing exotic species is a way to provide adequate quantities of fire and construction wood to local communities and thereby lower demand on native species, this practice should be limited to lower-lying areas that have already been totally converted to agricultural use.

2. The greater frequency and extent of intentionally setting bush fires on Ibity as compared to Itremo has led to greater diversity among woody and herbaceous native species. The understory on Itremo is less rich in species but the canopy appears to be better preserved. Our study provides potentially valuable information to those responsible for managing of these NPAs with regard to the current state of the remaining tapia woodland and priorities for its conservation. While fire is unquestionably one of the main factors that influence the natural regeneration of tapia woodland, total exclusion of burning is neither practical nor realistic because it forms an integral part of the traditional agro-pastoral practices of those living around the two massifs. Moreover, total exclusion of human-set fires would lead to the accumulation of ground litter, which could serve as fuel for naturally set fires (e.g., by lightning) that would almost surely be much more intense and destructive to natural vegetation. The adoption of a management strategy based on a fire regime intermediate between that of Ibity and Itremo would in all likelihood make it possible: i) to decrease the dominance of Poaceae on both massifs that may compete with young individuals of woody species and with other herbaceous taxa while also reducing the risk of destructive fires by limiting the accumulation of flammable litter; and ii) to increase the rate of survival of woody species recruits after burning and improve woody species regeneration. In absence of precise information on fire frequency on both massifs, controlled burnt in early fire season (March-May), when the ground litter is not completely dry, may be useful to reduce fuel and thus, to reduce fire severity and the risk of fire spread to areas where it is not desired.

3. Selective exploitation plays an important role in the conservation of tapia woodland. The economic importance of *Uapaca bojeri* fruits and of the habitat provided by this and other woody species for wild silk worms should be factored into management planning.

Future efforts to understand the impact of fire on the current state of tapia vegetation will require more detailed, quantitative information on several important factors. The fire regime should be characterized based on GIS analyses of satellite images as it is not known precisely yet for these NPAs (Jacquin *et al.* 2011a). A study of germination and plant phenology of the main woody species is needed, and an evaluation of seedling survival and establishment should be conducted in order to assess limitations to the reproductive and regenerative capacities of these species. The managers of the Ibity and Itremo NPAs will need to include a restoration protocol in their management plans to strengthen woody plant populations and expand the area currently occupied by tapia woodland.

Chapitre 3 - Variation spatio-temporelle des feux de brousse sur le massif d'Ibity en utilisant l'analyse d'images satellites MODIS



Massif d'Ibity: Formation herbeuse brûlée en 2009. (Photos par Swanni T. Alvarado)

III. Chapitre 3

Variation spatio-temporelle des feux de brousse sur le massif d'Ibity en utilisant l'analyse d'images satellites MODIS

Alvarado, S.T., N.M. Ramahefamanana, E. Buisson, C. Rajeriarison, E. Roger, C. Birkinshaw, P.P. Lowry II, H. Rabarison

Ce chapitre a été réalisé avec la participation de Narindra Ramahefamanana, étudiante en DEA au Département de Biologie et Ecologie Végétales. Travail supervisé à 45% par S.T. Alvarado, 50% par H. Rabarison & 5% par E. Buisson.

Ramahefamanana, N.M. (2012). Evolution spatio-temporelle des feux de brousse et dynamique de végétation de Kiboy (Massif d'Ibity). Mémoire de Diplôme d'Etudes Approfondies (D.E.A.) en Ecologie Végétale. Université d'Antananarivo. Faculté des Sciences. Département de Biologie et Ecologie Végétales, Antananarivo, Madagascar.

Journal envisagé: Sécheresse

Résumé

Chaque année, un tiers de Madagascar est consommé par les flammes. Alors que les incendies font partie intégrante de nombreux écosystèmes, dans ce pays les écosystèmes naturels ont été remplacés par de vastes étendus de rizières et de prairies anthropiques résultat de l'utilisation des feux de brousse comme outil agro-pastorale courant. Des images satellitaires du produit MODIS (MCD45A1) disponible depuis avril 2000 ont été utilisées pour analyser la fréquence des incendies sur une période de 10 ans. La fréquence des feux pratiqués sur Ibity, une nouvelle aire protégée située à 25km au sud d'Antsirabe dans le centre de Madagascar, ont été identifiés. La synthèse des analyses cartographiques de 2000 à 2010 montrent que: 1) il existe trois modalités incendie autour et à l'intérieur de la zone protégée dans la saison sèche (feux précoces, de saison, et tardifs), 2) les feux tardifs sont les plus fréquents, et 3) la plupart des incendies eu lieu dans les régions de l'est et du sud du massif. Les affleurements rocheux, situé au-dessus de 1600m, ont été épargnés du feu et jouent probablement un rôle clé en tant que barrière contre les feux d'origine naturelle. Ces informations seront intégrées dans les plans de gestion de la végétation dans la région.

Mots clés: fréquence de feu, aire protégée, Ibity, MODIS Burned Area Product.

1. Introduction

Les feux constituent une partie intégrante de nombreux écosystèmes (Whelan 1995). La distribution et la structure de certains écosystèmes de la planète sont liées à ce phénomène (Bond *et al.* 2005). Dans les savanes, les feux déterminent l'équilibre entre la strate herbacée et la strate arborée (Staver *et al.* 2009; Hoffmann *et al.* 2012) et représentent un agent important qui détermine l'hétérogénéité spatiale (Mistry & Bizerril 2011). Le suivi des surfaces brûlées dans les savanes constitue une excellente source d'informations pour l'analyse de la relation feu/dynamique de végétation (Bucini & Lambin 2002; Rollins, Keane, & Parsons 2004). Dans ces milieux, le suivi des feux est une exigence incontournable pour comprendre les dynamiques écologiques et pour envisager des programmes de gestion adaptés (Rollins *et al.* 2004).

De nombreuses méthodes existent pour déterminer les régimes de feu. L'analyse du charbon végétal est une des techniques les plus utilisées et les plus précises qui permet de remonter dans le temps de plusieurs milliers d'années (Clark 1988; Lertzman *et al.* 2002; Carcaillet *et al.* 2004; Bal & Métaillé 2005). Pourtant la cartographie des surfaces brûlées, utilisant les Systèmes d'Information Géographique (SIG) et les techniques de télédétection, est devenue aussi une technique fréquente grâce aux avantages qu'elle présente. Cette technique permet 1) de faire une estimation rapide, précise et économique des aires brûlées, 2) de créer des modèles à partir du suivi des feux dans le temps et dans l'espace pour déterminer la probabilité d'un feu dans le futur (Mbow, Góita, & Bénié 2004; Lozano, Suárez-Seoane, & de Luis 2007), et 3) d'identifier les zones qui risquent le plus d'être brûlées, afin de localiser rapidement les zones d'intervention prioritaire pour la conservation ou la planification des protocoles de restauration (Enonzan 2010). L'une des méthodes les plus utilisées pour réaliser ce type de cartographie est basée sur la comparaison entre deux images, avant et après le passage du feu, à partir des différences entre des bandes spectrales ou des indices de végétation (Roy *et al.* 2005; Giglio *et al.* 2009).

A Madagascar, la pratique du feu est très courante. Le feu est utilisé dans les activités agro-pastorales pour le maintien des zones de pâturages, la culture sur brûlis (tavy), le nettoyage des terres après la récolte ou pour la production de charbon (Kull 2002c). Le feu

est aussi utilisé comme forme de manifestation sociale dans l'appropriation de la terre, comme moyen de contestation politique ou dans des actes de criminalité ; il est enfin parfois le résultat de l'inattention de l'homme. Chaque année des grandes surfaces sont brûlées couvrant près d' un million d' hectares (Kull 2004) : environ 25-50% des zones non forestières et non cultivées (Kull 2004) et 90-97% de la superficie des savanes (Madhow et al. 1994). Les Hautes Terres malgaches sont des régions très touchées par le feu. Les formations des forêts naturelles ont presque disparu, et la végétation actuelle est une mosaïque formée en alternance de rémanents de forêts, savanes, rizières, et de zones de reboisement avec des espèces exotiques comme le pin (*Pinus sp.*), l'eucalyptus (*Eucalyptus sp.*) ou l'acacia (*Acacia sp.*).

Une étude sur l'évolution spatio-temporelle des feux de brousse a été menée sur le massif de l'Ibity, situé dans les Hautes Terres malgaches. Ce massif est caractérisé par une mosaïque de savanes et d'une formation végétale endémique de Madagascar dénommée bois de tapia, dominée par l'espèce *Uapaca bojeri* (Phyllanthaceae) en association avec des espèces de deux familles endémiques de Madagascar (Sarcolaenaceae et Asteropeiaceae). Quarante-huit pour cent de ce massif sont couverts par des savanes. Malgré l'obtention en 2008 d'un statut de protection et les multiples activités de sensibilisation contre les feux de brousse réalisées par l'ONG gestionnaire de ce site, cette Nouvelle Aire Protégée est brûlée chaque année. Cette étude se concentre sur le suivi de surfaces brûlées dans les trois communes rurales concernées par la nouvelle aire protégée d'Ibity (Sahanivotry, Manandona et Alatsinainy). Les feux ont déjà fait le sujet de nombreuses études et recherches (Randriatsivory 2005; Rasoafaranaivo 2005; Birkinshaw et al. 2006). Cependant leur localisation et la détermination de leur fréquence restent inconnues. Cette recherche a donc pour objectifs : 1) de déterminer la distribution de surfaces brûlées sur Ibity et dans les zones habitées autour du massif ; et 2) de déterminer la fréquence du passage du feu. Ces deux objectifs seront atteints au travers d'analyses de données satellitaires de surfaces brûlées MODIS pour la période 2000 à 2010. Le suivi des feux sur le massif permettra de mieux comprendre la dynamique des feux et de la végétation, afin d'aider à la prise de décision pour une gestion durable des ressources naturelles endémiques et menacées sur ce massif. Ce travail constitue un soutien important pour les gestionnaires de l'aire protégée lors du contrôle et de la gestion des feux de brousse.

2. Méthodes

2.1. Site d'étude

Le massif de l'Ibity situé sur les Hautes Terres malgaches, est localisé entre 46°50'- 47°15'E et 20°00'- 20°10'S. Il est compris entre 1400 à 2254m d'altitude et il est localisé à 25km de la ville d'Antsirabe, dans la région Vakinankaratra. La nouvelle aire protégée (NAP), d'approximativement 6136 ha, inclut presque entièrement ce massif, à l'exception de Kiboy, une montagne satellite située au nord du massif, et les régions des bas versants proches des zones d'habitation et des activités humaines. Trois communes rurales Sahanivotry, Manandona et Alatsinainy-Ibity sont partiellement incluses par la NAP.

2.2. Climat

Le climat est classé Cwb (C : tempéré chaud, w : sec en hiver, b : chaud en été) selon la classification de Köppen (Peel *et al.* 2007) caractéristique des hautes terres des tropiques. La température moyenne annuelle est de 17,7°C (2004–2010), avec une température moyenne maximale de 27,0°C en octobre et une température moyenne minimale de 6.3°C en juillet. Les précipitations pour la période couverte par la série temporelle MODIS atteignent 1174 mm en moyenne / an. Pendant la saison des pluies (l'été étant défini par les mois avec plus de 100mm de pluie) entre novembre et mars, les précipitations moyennes mensuelles sont inférieures à 300mm et varient entre 120.9mm et 272.7mm ; pendant la saison sèche (l'hiver, étant défini par les mois avec moins de 100mm de pluie), entre avril et octobre, les précipitations moyennes mensuelles sont inférieures à 85mm et varient entre 4.6mm et 81.9mm (2004–2010, Service de Météorologie Nationale d'Ampandrianomby, Figure III-1).

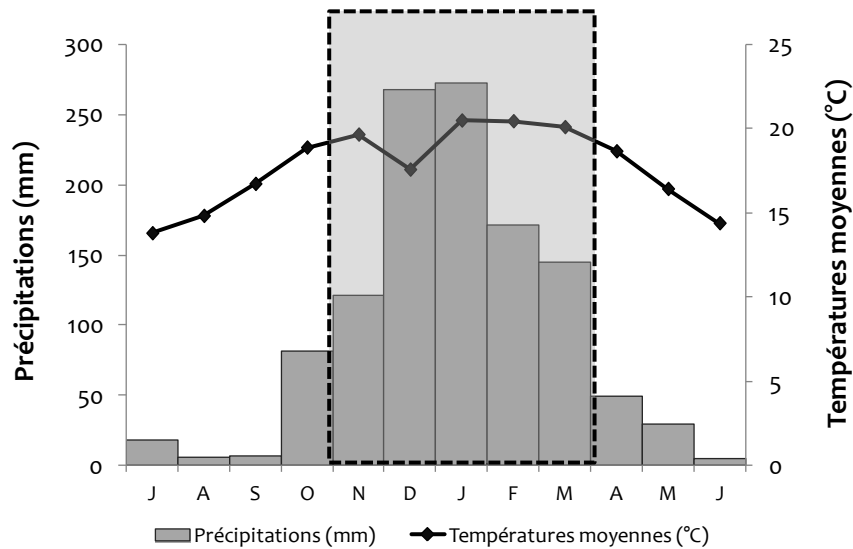


Figure III-1: Distribution des précipitations, températures moyennes pour le massif d'Ibity, Antananarivo, Madagascar (Données de 2004 à 2010, Service de Météorologie Nationale d'Ampanandrianomby). Un mois est inclus dans la saison des pluies quand les précipitations sont > 100 mm. Celle-ci s'étend de novembre à mars pour cette période ; elle est délimitée par le cadre en pointillés ; elle peut cependant varier d'une année à l'autre.

2.3. Images MODIS

Différents capteurs sont disponibles pour le suivi des feux actifs ou de surfaces brûlées et le niveau de résolution varie selon le capteur. Des images de faible résolution (la taille du pixel $\geq 1000\text{m}$) sont proposées par les capteurs NOAA AVHRR et SPOT VEGETATION ; celles de moyenne résolution (la taille du pixel $\sim 250\text{-}500\text{m}$) sont proposées par les capteurs MODIS et MERIS ; et celles de haute résolution (la taille du pixel $\leq 30\text{m}$) sont proposées par le capteur LANSAT, SPOT HRV / HRVIR, IKONOS, etc. L'information des images satellites des années avant 2000 sont disponibles seulement avec certains capteurs (e.g. NOAA AVHRR, SPOTE VEGETATION ou LANSAT) ce qui rend difficile le suivi des feux pendant une période prolongée et supérieure aux dix dernières années. Pour réaliser le suivi de la végétation et pour connaître son hétérogénéité spatiale, les images de faible définition ($\geq 1000\text{m}$) sont les moins adaptées car elles ne permettent pas de caractériser la distribution spatiale de la végétation et l'interprétation des données peut être difficile par manque de précision. Les images de haute résolution ($\leq 30\text{m}$) représentent un outil plus adapté, pourtant la fréquence de prise des images est trop faible pour réaliser un suivi des variations inter- et intra- annuels de la végétation.

Le capteur MODIS est un outil intermédiaire entre les capteurs de haute et de faible résolution. Des séries temporelles d'images MODIS MCD45A1v5, correspondant aux produits des surfaces brûlées, ont été utilisées lors de ce travail (MODIS Burned Area Products - <http://modis-fire.umd.edu>). Les images de ce produit sont une synthèse obtenue à partir des données journalières de réflectance de surface corrigée des effets atmosphériques (MOD09GQK), acquises sur une période d'un mois. Chaque pixel de 500m contient une information de qualité sur la présence ou non de surfaces brûlées et la date approximative du passage de feu pendant le mois analysé (Justice *et al.* 2002; Jacquin *et al.* 2011b). La haute répétitivité temporelle depuis avril 2000 (données mensuelles) et la facilité d'accès (téléchargement gratuit en ligne) ont été des critères de sélection pour réaliser un suivi sur plusieurs années. Le logiciel Arc Gis 9.3 a été utilisé pour le traitement d'images. Les bases de données exploitées sont : BD 500 FTM pour les localités et les routes, Atlas de Madagascar pour la végétation (Moat & Smith 2007).

2.4. Traitement des images

2.4.1. Burned Area Quality Assessment (BAQA)

Les données sur les feux sont le résultat de l'application de l'algorithme contextuel de détection des feux actifs de MODIS (Giglio *et al.* 2009). Cet algorithme exploite la forte émission de la radiation infrarouge qui émane des feux. Il examine chaque pixel de la scène MODIS et attribue une étiquette à chacun, suivant 5 classes :

- 0 : pas de données, c'est-à-dire aucun feu identifié.
- 1 : pixel en feu.
- 2 : pixel en feu approximatif en raison de la présence des nuages.
- 3 : pixel en feu incertain.
- 4 : pixels en feu mais données d'observations manquantes.

Les pixels n'ayant pas de données cohérentes (0, 2, 3, 4) sont exclus de l'analyse. Le traitement ne concerne alors que les pixels n°1 qui présentent une meilleure probabilité de contenir un événement de feu.

Les images MCD45A1v5 sont exportées vers ArcGIS 9.3, puis les fichiers GeoTIFFs sont convertis en shapefile point en utilisant une valeur de “gridcode” égale à 1. Cette valeur de gridcode sert à séparer les points de feux (Jacquin 2010) avec les non feux (0). Les pixels de confiance non utilisés (0, 2, 3, 4) ont été effacés de la table attributaire de chaque image. Seul le pixel n°1 a été conservé pour l’analyse et le traitement des images.

Les shapefiles obtenus ont été superposés à la carte de végétation du massif de l’Ibity (Atlas de Madagascar), les points de feux qui se trouvent à l’intérieur de la carte de la région d’Ibity sont ensuite découpés. La densité des points de feu a été calculée par le logiciel et des images rasters correspondant à la densité ont été obtenues. Comme la densité est une image raster, il est nécessaire de la transformer en vecteur (shapefile polygone) pour que l’on puisse l’archiver. Une dernière étape consiste à rassembler les polygones qui sont voisins, puis à rassembler les surfaces de feux suivant la fréquence et les modalités des feux sur les données d’une période de 10 ans. Les polygones ainsi obtenus représentent les surfaces brûlées.

La fréquence des feux est obtenue à partir de la combinaison des cartes annuelles des surfaces brûlées de 2000 jusqu’à 2010. Cette fréquence de feux de brousse a été établie après la superposition des différents supports cartographiques des feux enregistrés (2000 à 2010).

2.5. Vérification sur le terrain et enquêtes

À partir d’une carte préliminaire, une vérification sur le terrain a été faite pour valider, améliorer et éventuellement corriger la carte. Cette visite sur le terrain a consisté à vérifier les traces des feux, et pour les feux plus anciens, à faire des enquêtes auprès de la communauté locale. Ainsi, des informations relatives à l’utilisation, la localisation et la fréquence des passages des feux ont été récoltées au niveau de la communauté locale. La connaissance de ces informations a permis l’élaboration définitive de la carte des feux.

3. Résultats

3.1. Modalité des feux (2000-2010)

L'analyse des images pour la période 2000-2010 montre que la distribution des feux dans la région d'Ibity, comprenant le massif et les zones habitées des trois communes, se situe entre mai et novembre. La saison de feux coïncide avec la saison sèche. Trois types de feu sont ainsi déterminés selon la période de passage par rapport à la saison sèche :

Feux de fin de saison humide : février-mars-avril-mai (feu précoce) ;

Feux de pleine saison sèche : juin-juillet-août (feu de printanisation ou de saison) ;

Feux de fin de saison sèche : septembre-octobre-novembre (feu tardif).

La plupart des feux sont concentrés entre septembre et octobre (feux tardifs), et aucun feu n'a été enregistré entre décembre et janvier, période où les précipitations atteignent un pic (Figure III-2).

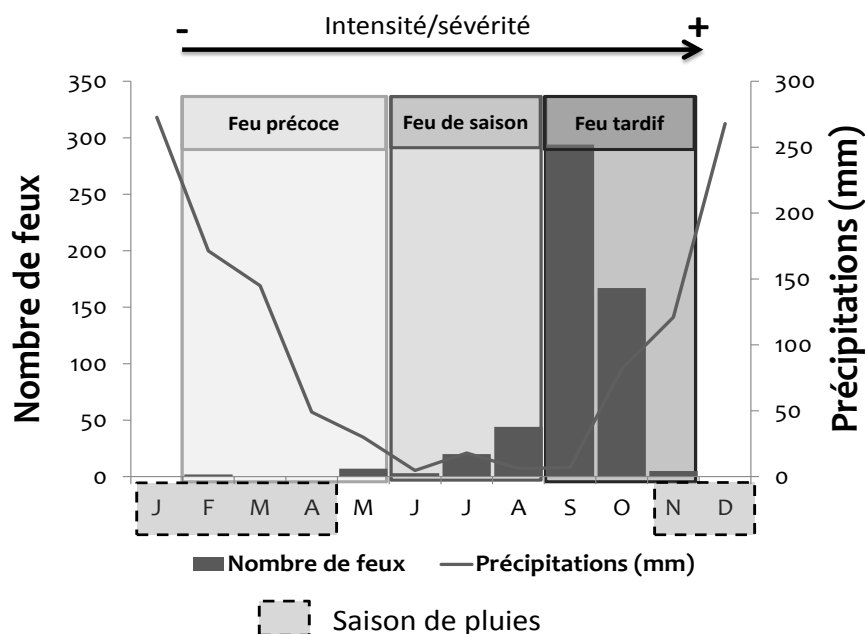


Figure III-2: Distribution du nombre des feux de brousse en moyenne par an et des précipitations moyennes mensuelles entre 2004-2010. Les barres représentent le nombre total de feux sur dix ans pour chaque mois et la ligne représente la moyenne des précipitations sur dix ans pour chaque mois ; la saison des pluies pendant la période étudiée est marquée dans le cadre gris sur l'axe des abscisses.

3.2. Evolution spatio-temporelle

La région étudiée comprend trois communes rurales qui occupent une surface de 37831.7ha dont seulement 6136ha sont inclus dans l'aire protégée. L'analyse de la distribution des feux sur une période de 10 ans (2000-2010) montre qu'une partie de la région observée est brûlée tous les ans (Figure III-3, Tableau III-1). L'année 2010 enregistre les plus grandes surfaces incendiées (23,3%, 8825 ha), suivie de l'année 2006 (13.1%, 4975ha) (Figure III-3, Tableau III-1). Les années 2004 et 2009 ont été les années où le moins de feux ont été observés : 1% (375ha) et 2.7% (1025ha) respectivement (Figure III-3, Tableau III-1). La surface brûlée par les feux tardifs varie de 50ha en 2002 à 8825ha en 2010 (Tableau III-1).

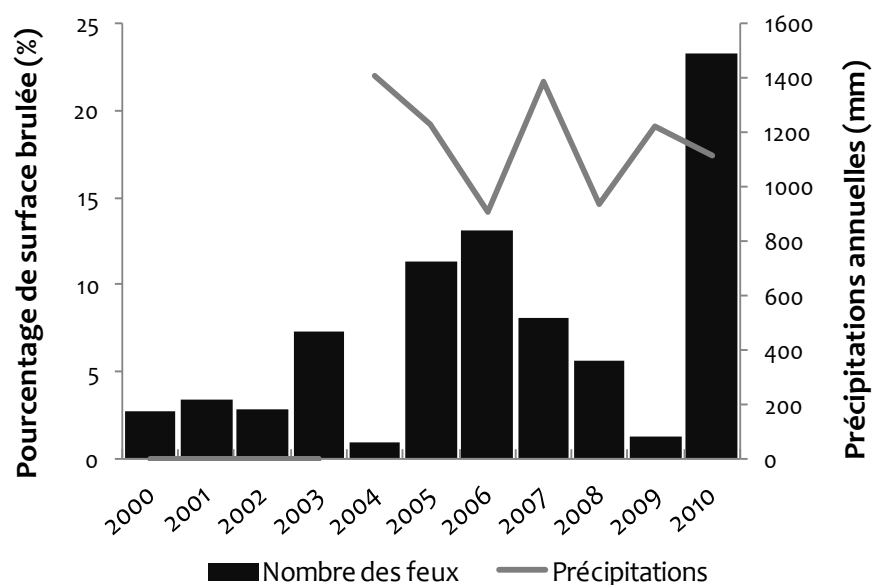
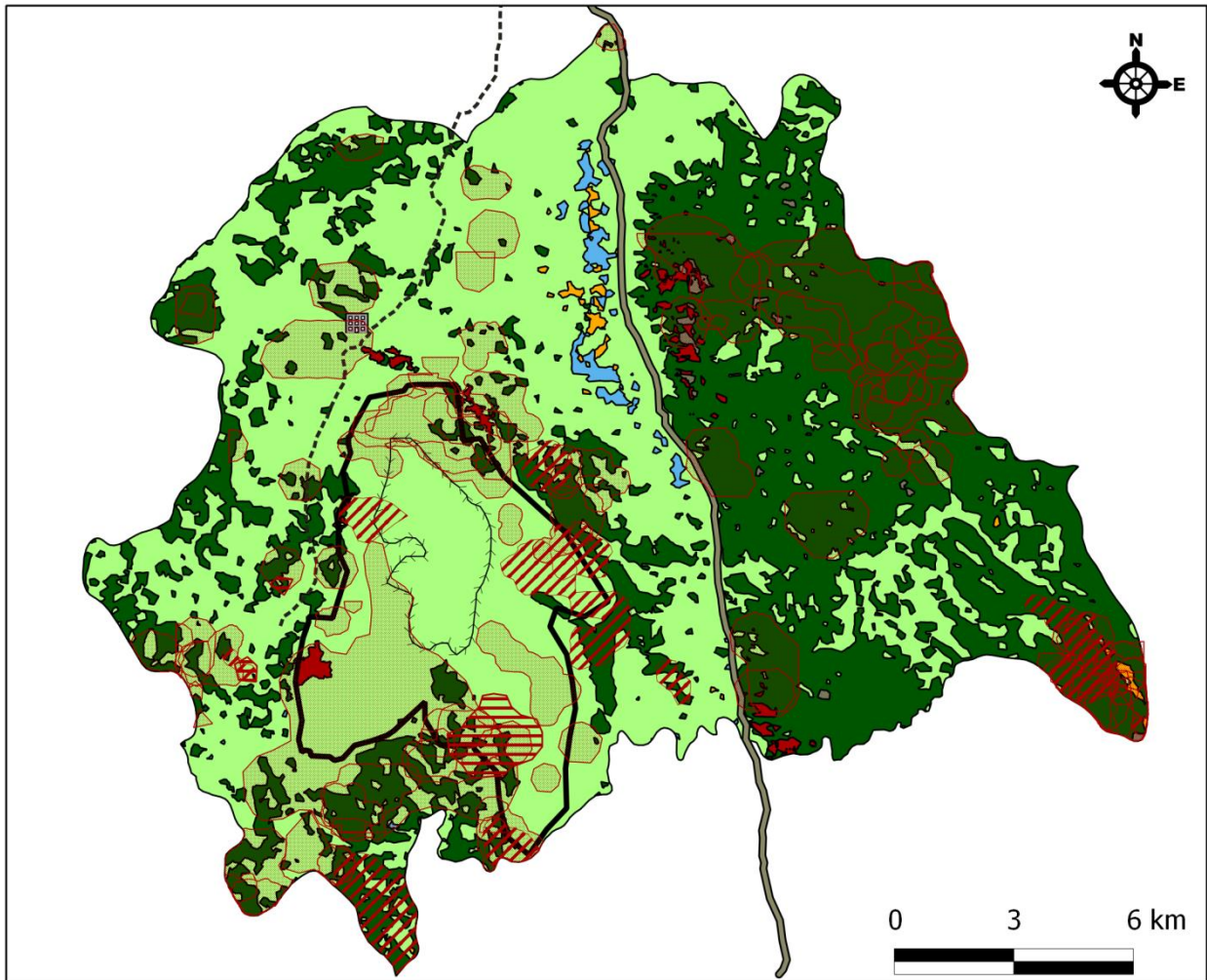


Figure III-3 : Evolution des feux de brousse (2000-2010) : pourcentage de surfaces brûlées dans les trois communes et des précipitations moyennes annuelles (2000 -2010) pour la région d'Ibity (les données météorologiques de la période 2000-2003 ne sont pas disponibles).


Tableau III-1: Evolution des feux entre 2000 et 2010. Surfaces brûlées (ha) dans les trois communes pour chaque modalité de feu et pourcentage total de surfaces brûlées dans les trois communes.


Année	Nombre de feux	Feux Précoces (ha)	Feux de Printanisation (ha)	Feux Tardifs (ha)	Surface totale brûlée (ha)	Pourcentage des Surfaces brûlées (%)
2000	41	0	0	1025	1025	2.71
2001	51	0	50	1225	1275	3.37
2002	43	0	1025	50	1075	2.84
2003	110	0	0	2750	2750	7.27
2004	15	0	375	0	375	0.99
2005	171	0	1000	3275	4275	11.30
2006	199	350	200	4425	4975	13.15
2007	122	0	625	2425	3050	8.06
2008	86	0	0	2150	2150	5.68
2009	20	100	0	400	500	1.32
2010	353	0	0	8825	8825	23.33

La carte de synthèse des feux, montre que presque la totalité de l'aire protégée a été touchée par au moins un feu entre 2000-2010 (Figure III-4). Le massif est entouré par des cultures et des zones d'habitations qui sont également brûlées. Le centre du massif est un noyau rocheux qui est inclus dans la NAP mais qui n'a jamais été atteint par les feux pendant la période étudiée.




Modalité des feux

 Feu précoce

 Feu de saison

 Feu tardif

 Route Nationale RN7


 Piste carrossable

 Holcim S.A.

 Affleurement rocheux

 Ibity, Nouvelle Aire Protégée

Types de végétation

 Zone de culture

 Forêt dense

 Formation herbacée

 Bois de tapia

 Cours d'eau


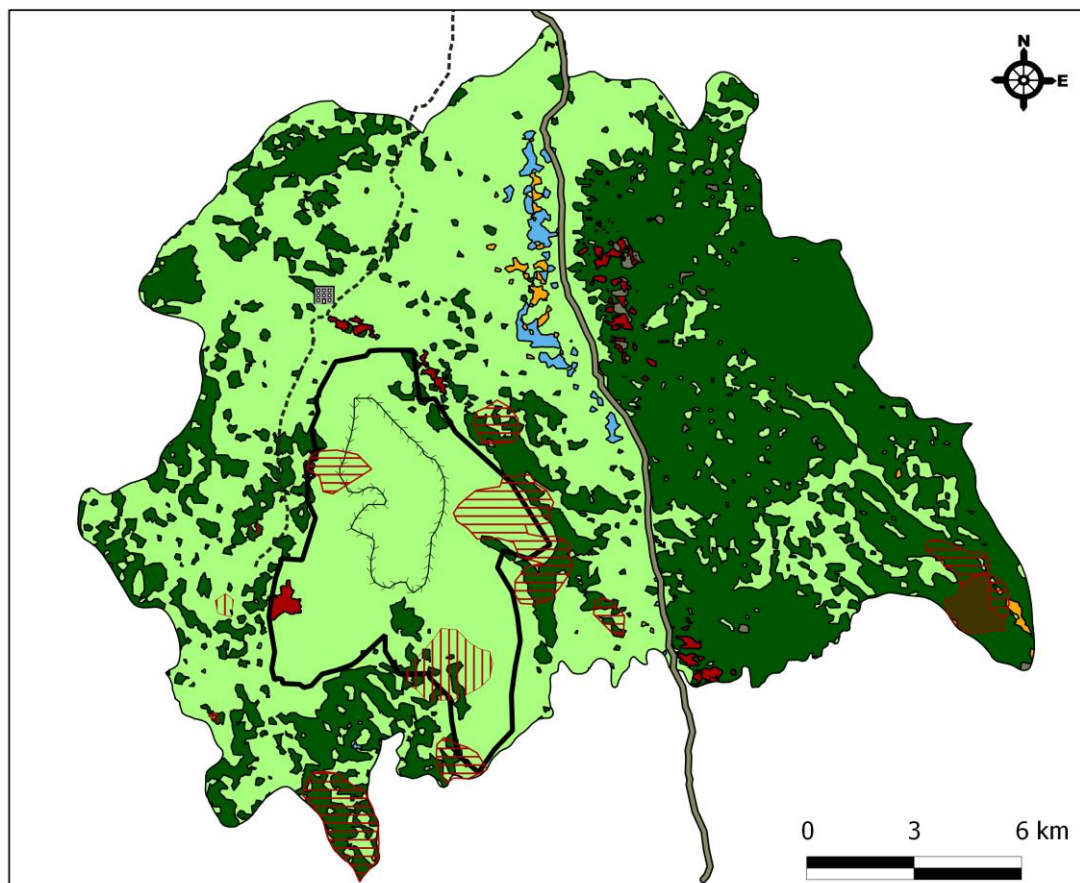
 Formation herbacée boisé -
Reboisement à espèces exotiques

Figure III-4: Synthèse des différentes modalités de feux dans la zone d'étude (communes rurales Sahanivotry, Manandona et Alatsinainy Ibity) pour la période 2000 à 2010 (Source : Modis Burned Area Product 2000-2010 ; Carte de végétation adaptée selon l'Atlas de Madagascar (Moat & Smith 2007) ; cartographie des surfaces brûlées selon Ramahefamanana (2012)).

3.3. Fréquence des feux à l'intérieur de l'Aire Protégée

La fréquence des feux peut être classée en quatre catégories selon le nombre de feux dans une période de dix ans : zone brûlée une, deux, trois ou quatre fois (Figure III-5 et Figure III-6).



- Fréquence des feux
- Feu précoce, zone brûlée 1 fois
 - Feu de Saison, zone brûlée 1 fois
 - Feu de Saison, zone brûlée 2 fois
- Route Nationale RN7
- - - - Piste carrossable
- Holcim S.A.
- Affleurement rocheux
- Ibity, Nouvelle Aire Protégée

- Types de végétation
- Zone de culture
 - Forêt dense
 - Formation herbacée
 - Bois de tapia
 - Cours d'eau
 - Formation herbacée boisé -
Reboisement à espèces exotiques

Figure III-5 : Fréquence des feux Précoces et feux de Printanisation au niveau des trois communes (Alatsinainy Ibity, Sahanivotry, Manandona), période de 2000 à 2010 (Source : Modis Burned Area Product 2000-2010 ; Carte de végétation adaptée selon l'Atlas de Madagascar (Moat & Smith 2007) ; cartographie des surfaces brûlées selon Ramahefamanana (2012))

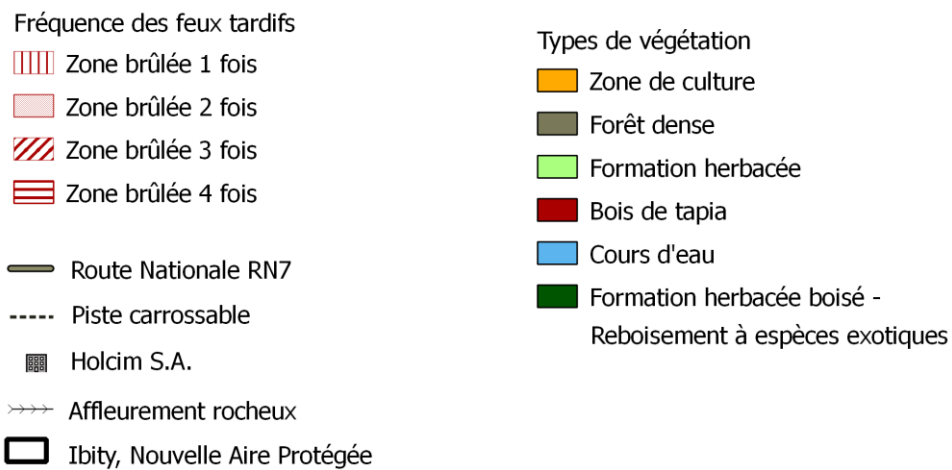
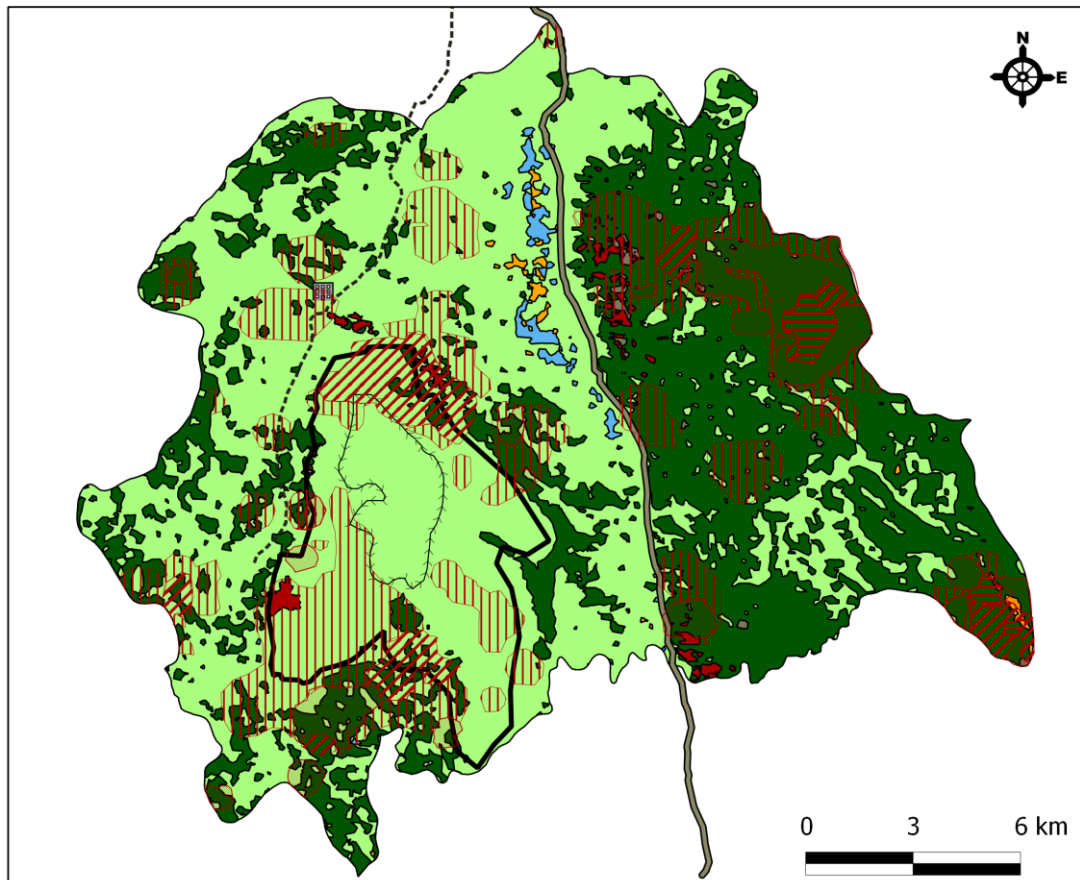


Figure III-6: Fréquence des feux tardifs au niveau des trois communes (Alatsinainy Ibity, Sahanivotry, Manandona), période de 2000 à 2010 (Source : Modis Burned Area Product 2000-2010 ; Carte de végétation adaptée selon l'Atlas de Madagascar (Moat & Smith 2007) ; cartographie des surfaces brûlées selon Ramahefamanana (2012)).

4. Discussion

4.1. Répartition des feux sur les 10 ans

La répartition de la fréquence des feux dans le temps (2000 – 2010) est à mettre en relation avec la variation du climat, qui se manifeste par une diminution de la quantité de pluie et une élévation de la température au cours de ses 7 dernières années (2004-2010). Un très grand nombre de feux a été enregistré en 2010 : cette période correspond à la crise politique que subit Madagascar après le coup d'état en 2009. Cette crise a entraîné le mécontentement des populations et l'augmentation de la fréquence historiquement des feux. Plusieurs auteurs (Dez 1968; Kull 2002b, 2004) confirment que les événements politiques sont des facteurs de propagations des feux comme expression populaire de mécontentement.

4.2. Répartition des feux sur un an

Les feux sont plus courants en septembre/octobre, en fin de saison sèche. Cette augmentation est due à l'accumulation de la biomasse à ce moment de l'année, biomasse complètement sèche et en quantité abondante comme combustible lors d'un feu (Knapp *et al.* 2004; Govender *et al.* 2006). L'analyse temporelle des images conduit donc à caractériser les feux de brousse aux alentours de l'aire protégée de « saisonniers » (Randriambelo 1998).

4.3. Répartition géographique des feux

La plupart des feux observés dans les trois communes correspondent aux feux de préparation des cultures, en effet les paysans utilisent les feux pour débroussailler leurs champs et la plupart des temps les feux ne sont pas contrôlés. Cependant, la distribution des feux n'est pas la même au niveau des trois communes rurales. D'après Rakotoarimanana (2010), ces différences proviennent de la diversité de relief et du type de végétation. Les deux communes rurales Alatsinainy Ibity et Sahanivotry présentent de grandes superficies occupées par des pins, résineux très inflammables, d'où la grande étendue des feux observée dans les deux communes. Sur la commune rurale de Manandona par contre, se trouve la rivière de Manandona assurant le rôle de pare-feux naturel, c'est pourquoi la fréquence des feux dans cette commune est plus faible.

Selon l'analyse des images, aucun feu n'atteint le sommet du massif, ce fait peut s'expliquer par deux hypothèses :

- 1°- la présence des affleurements rocheux au centre du massif, joue un rôle de pare feux, et empêche la divagation des feux par la présence permanente de rosée autour de ses affleurements et la réduction de végétation inflammable.
- 2°- le satellite MODIS Terra et Aqua, en détectant les surfaces brûlées, n'arrive pas à distinguer les sols nus et les affleurements rocheux avec les surfaces brûlées (Jacquin 2010).

Les résultats obtenus ont montré une certaine limite de l'utilisation des images satellitaires MODIS. En effet la dimension du pixel est assez grande pour la zone d'étude mais les images de ce satellite détectent mal les zones à affleurements rocheux abondants. Pourtant cette méthode a quand même permis de dégager l'évolution spatio-temporelle des feux dans les trois communes concernées par la nouvelle aire protégée.

5. Conclusion

Le traitement des données issues des satellites MODIS a abouti à la réalisation d'une carte de synthèse des pixels affectés par les feux de brousse au cours des dix dernières années. Ces données de synthèse ont été utilisées d'une part pour mieux appréhender les dynamiques spatiale et temporelle du feu et d'autre part pour analyser les différents aspects du milieu pouvant expliquer la localisation et la fréquence des feux dans le massif.

En général, la méthodologie utilisée a permis de délimiter la surface brûlée avec un niveau de précision moyen, mais de manière rapide et économique. La période où les feux sont les plus fréquents a été située en septembre et octobre. Etant donnée l'échelle de la surface étudiée, une analyse avec des images de haute résolution (30m, 250m) est souhaitée afin d'avoir plus de détails sur les surfaces brûlées. L'utilisation des images d'un capteur qui différencie les surfaces brûlées du sol nu est aussi souhaitée pour détecter les feux qui atteignent les savanes dans la matrice des affleurements rocheux dans le noyau rocheux du massif.

Chapitre 4 - Variation de la phénologie des espèces ligneuses des forêts sclérophylles des hauts-plateaux malgaches (bois de tapia) en fonction de la fréquence du feu



Uapaca bojeri (fruit)
Phyllantaceae



Sarcolaena oblongifolia (fruit)
Sarcolaenaceae



Xerochlamys bojeriana (fruit)
Sarcolaenaceae



Pentachlaena latifolia (fruit)
Sarcolaenaceae

(Photos par Swanni T. Alvarado)

IV. Chapitre 4

Variation de la phénologie reproductive des espèces ligneuses des forêts sclérophylles des Hautes Terres malgaches (bois de tapia) en fonction de la fréquence du feu

Alvarado, S.T., E. Buisson, H. Rabarison, C. Rajeriarison, C. Birkinshaw, P.P. Lowry II and L.P.C. Morellato.

Journal envisagé : Biotropica

Abstract :

A Madagascar, le Hautes Terres est une des régions où la plupart des écosystèmes sont fragmentés ou détruits. Caractérisées par une histoire d'occupation et d'utilisation des terres de plus de 1000 ans, les forêts tropicales et les savanes des Hautes Terres ont été remplacées par des zones étendues de rizières et des formations herbacées anthropiques résultat de l'utilisation des feux de brousse. Une étude de la phénologie reproductive de 13 espèces ligneuses des bois de tapia a été réalisée pendant 2 ans à partir février 2010 sur le massif d'Ibity, nouvelle aire protégée, situé dans les Hautes Terres malgaches. Ce travail a eu pour but de déterminer si le feu affecte la phénologie reproductive des espèces. Six sites ont été choisis autour de ce massif, dont trois ont été brûlés trois fois et trois ont été brûlés une fois pendant la période 2000-2010. Le suivi de 13 espèces ligneuses (373 individus/6sites) a montré que : (i) le feu affecte le pourcentage d'individus qui participent à chaque phénophase ainsi que la production de fleurs et de fruits qui sont réduits dans les sites brûlés le plus fréquemment ; et (ii) le feu peut affecter la synchronisation reproductrice des espèces à travers le paysage.

Mots clés: Phénologie reproductive, bois de tapia, massif d'Ibity.

1. Introduction

La phénologie reproductive est importante en écologie des communautés, car elle peut, par exemple, jouer un rôle dans la coexistence des espèces dans une communauté (Frankie, Baker, & Opler 1974; Seghieri, Floret, & Pontanier 1995). L'étude des variables abiotiques et biotiques qui influencent les cycles phénologiques est fondamentale pour déterminer les stratégies des plantes impliquées dans les processus de colonisation et la régénération (Fleming *et al.* 1985; Niiyama 1990; van Schaik, Terborgh, & Wright 1993; Kubo & Iwasa 1996; Elzinga *et al.* 2007). Les variables environnementales sont considérées comme les facteurs les plus importants qui influencent les cycles phénologiques des plantes. Parmi celles-ci, la température, la photopériode et l'humidité restent les variables les plus étudiées (Monasterio & Sarmiento 1976; Sarmiento 1983; Sarmiento & Monasterio 1983; Reich & Borchert 1984; Rathcke & Lacey 1985; Smith-Ramírez & Armesto 1994; Seghieri *et al.* 1995; Borchert 1999; Munhoz & Felfili 2007). La dispersion, la germination et les pollinisateurs sont aussi des variables évolutives importantes pour déterminer les cycles phénologiques (Snow 1965; Smythe 1970; Frankie *et al.* 1974; Waser 1978; Rathcke & Lacey 1985). D'autres variables, comme la composition chimique du sol peuvent affecter la phénologie mais restent encore mal compris (Warembourg & Estelrich 2001).

Les perturbations peuvent avoir un effet sur les formes de vie, la phénologie, la densité, l'abondance et les patrons de distribution des populations végétales (Agrawal 1990). Étant donné que la phénologie détermine la structure temporelle d'une communauté (Stiles 1977; Herrera 1986; Zandee, Baas, & Zandee 1992), il est important de comprendre comment les perturbations affectent ces cycles. Le feu, naturel ou d'origine anthropogénique, est considéré comme une perturbation (Whelan 1995). Le feu change la structure et la composition de la végétation (Agrawal 1990; Collins & Gibson 1990; Collins 1992; Kirkman *et al.* 2001; Collins & Smith 2006; Baeza *et al.* 2006; Drobyshev *et al.* 2008) et peut conduire à une modification des conditions environnementales telles qu'une augmentation de la radiation solaire, de la température et de la disponibilité de nutriments dans le sol (Humphreys & Craig 1981; Andersson *et al.* 2004; Certini 2005; Kim *et al.* 2008). D'autres études ont montré que les modifications des conditions environnementales, principalement les hautes températures, modifient également les cycles phénologiques. Ainsi, le feu peut augmenter la production des fruits (Paritsis *et al.* 2006), stimuler la floraison et la fructification (Silva *et al.* 1996; Pausas *et*

al. 2004), ou accélérer les cycles phénologiques en avançant de quelques jours la date de début de la floraison/fructification (White *et al.* 1991; Wroblewski & Kauffman 2003; Paritsis *et al.* 2006).

De nombreuses études concernant les effets du feu sur la diversité (Agrawal 1990; Kirkman *et al.* 2001; Drobyshev *et al.* 2008), sur les successions écologiques (Collins & Gibson 1990; Engle *et al.* 2000), sur la régénération (Van der Moezel, Loneragan, & Bell 1987; Caturla *et al.* 2000; Zolho 2005; Alexander *et al.* 2008) et la germination (Keeley 1987; Moreno & Oechel 1991; Brown 1993; Keeley & Fotheringham 1998; Banda, Schwartz, & Caro 2006; Crosti *et al.* 2006) ont été réalisées. Pourtant les effets du feu sur la phénologie ont été moins étudiés (Fatubarin 1985; White *et al.* 1991; Paritsis *et al.* 2006). A Madagascar la plupart des recherches sur la phénologie des plantes, dont plus de 90% sont endémiques à l'île (Phillipson *et al.* 2006), ont été concentrées sur l'étude du régime alimentaire et de la disponibilité des fruits pour les lémurien dans les forêts humides de l'est et dans les forêts sèches décidues ou semi-décidues de l'ouest (Overdorff 1992; Meyers & Wright 1993; Rigamonti 1993; Hemingway 1996; Andrews & Birkinshaw 1998; Yamashita 2002). Un nombre limité de travaux sont liés aux interactions fruits-frugivores en incluant d'autres groupes d'animaux comme les chauve-souris ou les oiseaux (Bollen 2003; Picot *et al.* 2007), ou bien sur la fluctuation de la phénologie liée aux variations des variables biotiques (Sorg & Rohner 1996; Bollen & Donati 2005).

Le bois de tapia, forêt sclérophylle de Madagascar dominée par l'espèce *Uapaca bojeri* (Phyllantaceae) (Guillaumet & Koechlin 1971; Koechlin *et al.* 1974), est très marqué par le feu. Les espèces y sont adaptées et, alors qu'un régime de feu naturel est nécessaire au maintien de ce type de végétation (Kull 2002a; Virah-Sawmy 2009), un régime de feu plus soutenu peut causer sa dégradation (Alvarado *et al.* accepted with minor corrections; Kull 2002a). Dans le bois de tapia, la phénologie a été étudiée seulement pour un faible nombre d'espèces (Rasoafaranaivo 2005; Hong-Wa 2009); et l'effet du feu sur la phénologie reste mal compris (Rasoafaranaivo 2005). Cette étude a donc été réalisée sur 13 espèces ligneuses du bois de tapia sur le massif d'Ibity, une Nouvelle Aire Protégée située dans les Hautes Terres à Madagascar (Alvarado *et al.* 2012). La végétation sur ce massif est une mosaïque de savanes et de fragments isolés de bois de tapia, résultat des activités anthropiques dont le feu est une des principales pratiques. Dans ce cadre, ce travail a donc pour but de décrire les cycles

phénologiques des espèces ligneuses choisies afin de déterminer l'effet de la fréquence de feu sur 1) le pourcentage d'individus qui participent à chaque phénophase (boutons, fleurs, fruits et fruits mûrs); 2) la production de fleurs et des fruits (intensité); et 3) la synchronisation des cycles phénologiques. Nos hypothèses sont (i) que le feu affecte les cycles phénologiques en avançant le début de la floraison et la fructification; (ii) que le pourcentage d'individus qui participent à chaque phénophase ainsi que la production de fleurs et de fruits sont réduits dans les sites brûlés plus fréquemment, et (iii) que le feu peut affecter la synchronisation reproductrice des espèces à travers le paysage.

2. Méthodes

2.1. Site d'étude

Le massif d'Ibity est situé sur les Hautes Terres centrales de Madagascar, dans la province d'Antananarivo, à 200km au sud de la capitale Antananarivo, 25 km au sud de la ville d'Antsirabe (47°01'E 20°07'S). Il est compris entre 1400 à 2254m d'altitude. Déclaré depuis 2008 comme Nouvelle Aire Protégée (Alvarado *et al.* 2012), il a été classé dans la catégorie V (« Landscape/seascape conservation and recreation ») selon le système de classification des aires protégées de l'IUCN (IUCN 1994).

2.2. Climat

Le climat est classé Cwb (C : tempéré chaud, w : sec en hiver, b : chaud en été) selon la classification de Köppen (Köppen 1948; Peel *et al.* 2007) Köppen 1900; Peel *et al.* 2007) Köppen 1900; Peel *et al.* 2007)

, caractéristique des hautes terres des tropiques. Les précipitations moyennes atteignent 1583mm et la température moyenne est de 17.5°C (1961-1990), avec une température moyenne maximale de 20.0°C en décembre et une température moyenne minimale de 13.3°C en juillet (Figure IV-1, Service de Météorologie d'Ampanandrianomby, 1961-1990). Pendant la saison des pluies (l'été, mois avec > de 100 mm de pluie), entre novembre et mai, les précipitations mensuelles sont inférieures à 350mm et varient entre 100.2mm et 343.1mm et pendant la saison sèche (l'hiver, mois avec <100 mm de pluie), entre juin et octobre, elles sont inférieures à 70mm et varient de 5.7 à 68.7mm.

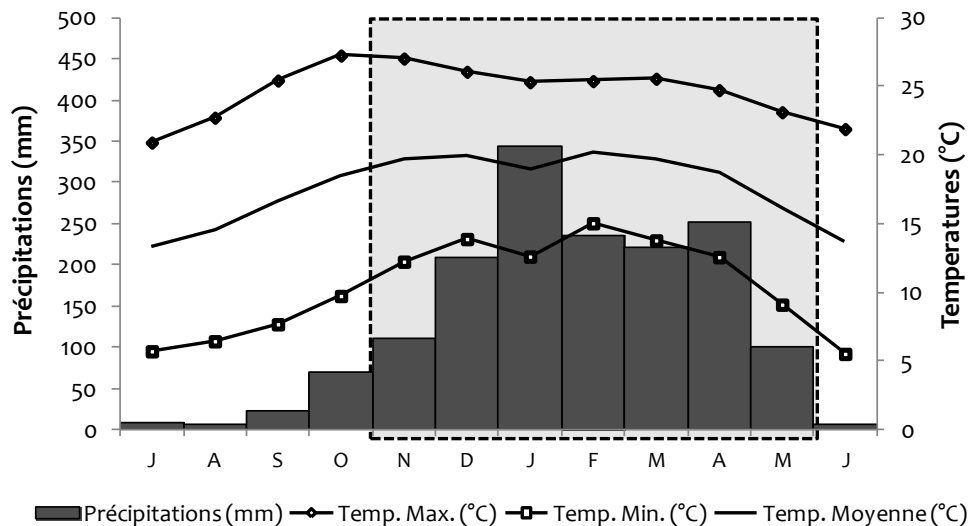


Figure IV-1: Distribution des précipitations, températures moyennes, maximales moyennes et minimales moyennes pour le massif d'Ibity, Antananarivo, Madagascar (Données de 1961 à 1990, Service de Météorologie Nationale d'Ampanandrianomby). Un mois est inclus dans la saison des pluies quand les précipitations sont > 100 mm. Celle-ci s'étend de novembre à mai pour cette période, et est délimitée par le cadre en pointillés ; elle peut cependant varier d'une année à l'autre. La saison des pluies présentée ici est légèrement différente de celle présentée dans le chapitre 3 qui est basé sur 10 années de données météorologiques seulement, alors qu'ici elle est basée sur 29 années de données.

2.3. Végétation

Le bois de tapia est une formation végétale endémique de Madagascar, présente sous forme de forêt claire ou savane boisée, vestige des forêts sclérophylles des Hautes Terres (Guillaumet and Koechlin 1971, Koechlin et al. 1974). Cette végétation est caractérisée par deux strates : 1) une strate ligneuse dominée par *Uapaca bojeri* (localement appelé « tapia »), en association avec d'autres ligneuses de la famille des Sarcolenaceae (famille endémique à Madagascar) ; et 2) une strate herbacée représentée par des espèces des familles Asteraceae, Cyperaceae, Lamiaceae, Poaceae, et Rubiaceae. Cette formation végétale est actuellement transformée et dégradée par les activités humaines, dont le feu de brousse qui est une des principales causes de fragmentation (Kull 2002a, 2003; Kull et al. 2005; Birkinshaw et al. 2006).

A Ibity, le bois de tapia est réduit à des fragments isolés autour du massif (Figure IV-2). Six fragments, ci-après nommés sites ont été choisis, avec une fréquence de feu différente : 3 sites brûlés 1 fois (F_{1A} , F_{1B} et F_{1C}) et 3 sites brûlés 3 fois (F_{3A} , F_{3B} et F_{3C}) (Tableau IV-1, Figure IV-2). Cette fréquence a été déterminée grâce à la carte des fréquences de feux au cours

d'une période de 10 ans (2000-2010) réalisée par Ramahefamanana (2012) (voir également le chapitre 3). Sur chaque site, un quadrat de 40×40m a été marqué.

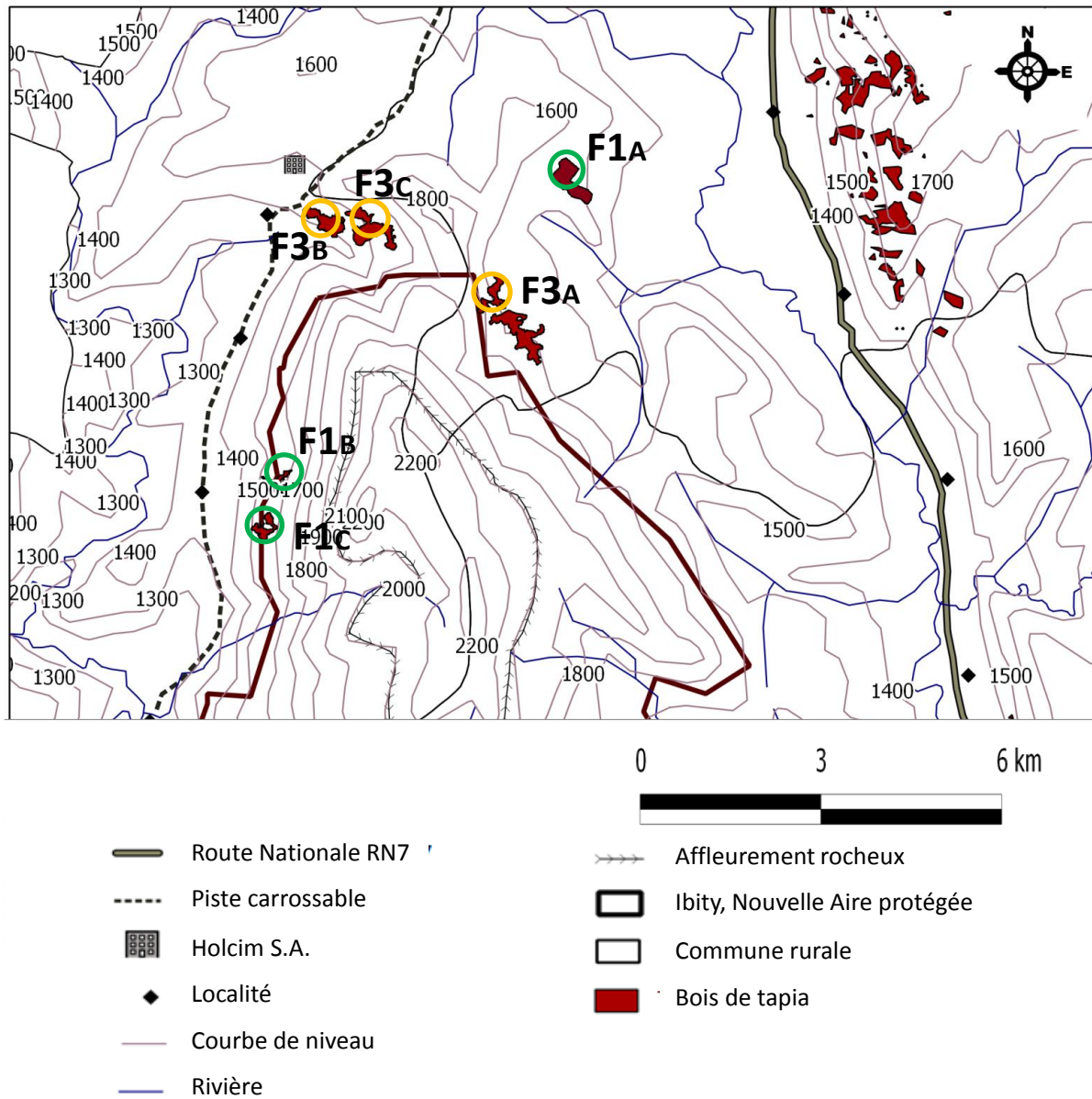


Figure IV-2: Localisation des sites étudiés sur le massif d'Ibity, Madagascar, avec une fréquence de feu différente. Cercles verts: sites brûlés 1 fois (F1_A, F1_B et F1_C) et cercles jaunes: sites brûlés 3 fois (F3_A, F3_B et F3_C)

Tableau IV-1: Noms et informations complémentaires des sites étudiés sur le massif d'Ibity, avec une fréquence de feu différente : sites brûlés 1 fois (F1_A, F1_B et F1_C) et sites brûlés 3 fois (F3_A, F3_B et F3_C).

Code du site pour ce chapitre	Nom local du site	Altitude	Date des feux
F1 _A	Manandona	1461 m	Brûlé une fois avant 2008
F1 _B	Maneva-Ihasy II	1501 m	Brûlé une fois en 2006
F1 _C	Maneva-Ihasy III	1560 m	Brûlé une fois en 2006
F3 _A	Faliandro	1620 m	Brûlé trois fois en 2006/2007/2010
F3 _B	Kiboy 1	1547 m	Brûlé trois fois en 2003/2005/2007
F3 _C	Kiboy 2	1605 m	Brûlé trois fois en 2003/2005/2007

2.4. Phénologie des espèces ligneuses

Treize espèces ligneuses, appartenant à sept familles, ont été choisies pour cette étude : Anacardiaceae (*Abrahamia ibityensis* (H. Perrier) Randrian. & Lowry et *Rhus taratana* (Baker) H. Perrier); Araliaceae (*Schefflera bojeri* (Seem.) R. Vig.); Asteraceae (*Vernonia ibityensis* Humbert et *Distephanus polygalifolius* (Less.) H. Rob. & B. Kahn; Ericaceae (*Erica andringitrensis* (H. Perrier) Dorr & E.G.H. Oliv., *E. cryptoclada* (Baker) Dorr & E.G.H. Oliv. et *Vaccinium secundiflorum* Hook.); Orobanchaceae (*Radamaea montana* Benth.); Phyllanthaceae (*Uapaca bojeri* Baill.); et Sarcolaenaceae (*Pentachlaena latifolia* H. Perrier, *Sarcolaena oblongifolia* F. Gérard et *Xerochlamys bojeriana* (Baill.) F. Gérard). Ces espèces, toutes endémiques de Madagascar, sont les plus communes sur le site d'Ibity et représentent 36% de la richesse d'espèces ligneuses dans le bois de tapia d'Ibity (Alvarado *et al.* accepted with minor corrections).

Pour chaque espèce, 3-15 individus matures (> 1m) ont été marqués et numérotés sur chaque site. Au total, 373 individus ont été suivis. Les observations de la floraison et la fructification ont été réalisées tous les deux mois sur une période de deux ans (de février 2010 à décembre 2011). La floraison a été définie par la présence de boutons de fleurs et/ou de fleurs ouvertes et la fructification par la présence de fruits verts et/ou de fruits mûrs. La méthode de Fournier (1974) a été utilisée afin d'évaluer l'intensité individuelle de ces deux phénophases en assignant une des cinq catégories de Fournier (0, 1 = 1-25 %, 2 = 26-50 %, 3 = 51-75 % et 4 = 76-100 %) en estimant le pourcentage de fleurs (boutons et fleurs) et fruits (fruits verts et fruits mûrs) sur toutes les branches d'un individu.

2.5. Analyses des données

Pour décrire les patrons phénologiques, les données ont été analysées à trois échelles différentes : celle du paysage (massif, tous les sites confondus), celle de la communauté (site, toutes espèces confondues) et celle de la population (site, espèce par espèce). Cinq types d'informations ont été obtenues: 1) au niveau du paysage : le nombre d'espèces dans chaque phénophase et le nombre total d'individus toutes espèces confondues dans chaque phénophase ; 2) au niveau de la communauté : le nombre d'individus toutes espèces confondues dans chaque phénophase par site, et 3) au niveau de la population : le nombre d'individus de chaque espèce dans chaque phénophase par site, ainsi que l'intensité de la floraison et l'intensité de la fructification par espèce et par site. Dans tous les cas précédents (paysage, communauté et population), les données ont été séparées pour être analysées selon la fréquence du feu : brûlés trois et une fois.

Le pourcentage d'intensité de Fournier, calculé pour chaque espèce sur chaque site et par fréquence de feu, permet de mettre en évidence les pics phénologiques avec une grande précision, et montre ainsi plus clairement le comportement phénologique d'une espèce (Benke & Morellato 2002; San Martin-Gajardo & Morellato 2003). L'intensité de chaque phénophase a été calculée par la formule de Fournier (1974) :

$$I (\%) = \frac{\sum \text{Fournier}}{4 \times N} \times 100$$

où I (%) = intensité en %, \sum Fournier est la somme des catégories de Fournier de tous les individus, divisée par la valeur maximale de Fournier (4) qui peut être atteinte par les individus (N) de l'échantillon (Fournier 1974).

La synchronisation des espèces et celle des individus ont été calculées également à ces trois échelles afin de déterminer si la synchronisation varie selon l'échelle d'analyse (paysage, communauté et population) et selon la fréquence du feu (brûlé 1 fois et 3 fois). Pour faire l'analyse au niveau du paysage, les quatre phénophases ont été analysées. Pour faire les analyses plus détaillées sur l'effet de la fréquence du feu (i) au niveau de la communauté, la

présence de fleurs et de fruits mûrs a été considérée, parce que ces deux phénophases ont une plus grande importance écologique (Smith-Ramírez & Armesto 1994), (ii) au niveau de la population, seule la présence de fleurs a été considérée. Seules les 8 espèces (sur 13 au total) présentes sur au moins 4 sites (sur 6 au total) ont été analysées individuellement.

L'indice de synchronie d'Augspurger (1983) est un des indices les plus utilisés dans les études de la phénologie car il inclut toute la période de floraison et considère aussi la superposition temporelle entre chaque groupe de deux individus dans la population de la perspective de ces deux individus (Freitas & Bolmgren 2008). La synchronie d'un individu i (X_i) mesurée comme la quantité de superposition des jours (semaines ou mois) de floraison/fructification d'un individu déterminé par rapport à tous les autres individus dans la population échantillonnée, a été calculée en utilisant l'indice proposé par Augspurger (1983):

$$X_i = \frac{\sum ij}{(N - 1) \times f_i}$$

où ij correspond au nombre total de mois où les individus i et j ont des fleurs/fruits synchronisés, $j \neq i$, f_i est le nombre total de mois où l'individu i a des fleurs/fruits, et N est le nombre total d'individus dans une population. La synchronie parfaite et l'absence de synchronie sont détectées quand $X=1$ et $X=0$ respectivement. La synchronie de la population (Z) est la mesure de la quantité de superposition de la floraison/fructification entre individus d'une même espèce dans la population, et est égale à la moyenne des valeurs de la synchronie individuelle (X_i). Cette valeur a été calculée selon l'indice de synchronie de population, proposé par Augspurger (1983):

$$Z = \frac{\sum X_i}{N}$$

où N est le nombre total d'individus dans une population et X_i est l'indice de synchronie de l'individu i . La synchronie dans la production des fleurs/fruits de tous les individus de la population est parfaite ou absente quand la valeur est de $Z=1$ ou $Z=0$ respectivement.

Afin de vérifier si la synchronie augmente, diminue ou se maintient selon l'échelle analysée et la fréquence du feu, cet indice a été adapté pour permettre de calculer : 1) la synchronie de toutes les espèces à l'échelle du paysage, 2) de comparer la synchronie de toutes les espèces des sites brûlés une ou trois fois (paysage et communauté selon la fréquence de feu), et 3) la synchronie de toutes les espèces dans chaque site (F_{1A} , F_{1B} , F_{1C} , F_{3A} , F_{3B} et F_{3C} , population). Pour ce calcul, dans l'indice X_i les espèces ont été considérées comme individus, et dans l'indice Z , la comparaison des valeurs pour chaque espèce donne une valeur de synchronie pour la communauté et au niveau du paysage. Dans tous les cas, les espèces ou individus qui, soit n'ont participé à aucune phénophase, soit n'ont produit aucune fleur et aucun fruit, ont été inclus dans le calcul de l'indice de synchronie et la valeur X_i a été considérée comme 0.

2.5.1. Analyses statistiques

Des tests de Kruskal-Wallis ont été réalisés pour identifier d'éventuelles différences de valeurs de synchronie X_i pour les deux phénophases pour lesquelles l'indice de synchronie a été calculé (fleurs et fruits mûrs) entre les sites brûlés une et trois fois. Au niveau du paysage, le test a été calculé en prenant la valeur X_i de chaque espèce et en comparant les deux fréquences de feu étudiées (brûlés une et trois fois) dans l'ensemble des sites autour du massif. Au niveau de la communauté, le test a été calculé pour déterminer la différence de synchronie entre les 6 sites et entre les fréquences de feu, en prenant la valeur X_i de chaque espèce sur chaque site (F_{1A} , F_{1B} , F_{1C} , F_{3A} , F_{3B} et F_{3C}). Au niveau de la population, l'indice de synchronie a été calculé uniquement pour la floraison. Des tests de Kruskal-Wallis ont été réalisés pour identifier d'éventuelles différences de synchronie pour chaque espèce entre sites et entre les sites brûlés une et trois fois. Les analyses statistiques ont été réalisées sur le logiciel R (The R Foundation for Statistical Computing, version 2.11.1).

3. Résultats

3.1. *Patrons phénologiques au niveau du paysage*

Le début de la floraison, marqué par l'augmentation des espèces possédant des boutons, se situe en fin de saison sèche (Figure IV-3) : 61.5% et 69.2% des espèces ont été observées avec des boutons en juillet 2010 et août 2011 respectivement. Le pic de floraison se situe au

début de la période des pluies : 84.6% et 69.2% des espèces ont été observés avec des fleurs en novembre 2010 et octobre 2011 respectivement. La fructification montre un patron moins clair que la floraison et le comportement phénologique de la première année est différent à celui de la deuxième (Figure IV-3). La formation de fruits verts se répartit pendant toute l'année avec deux pics du nombre d'espèces avec des fruits la première année (au début et au milieu de la saison de pluie) et un seul pic la deuxième année (début de la saison de pluie) : 84.6% et 100% des espèces ont été observées avec des fruits en février et novembre 2010 respectivement, et 76.9% en octobre 2011. Le pic de formation de fruits mûrs se situe au milieu de la saison des pluies pour la première année et en fin et au début de la saison des pluies pour la deuxième année : 69.2% des espèces ont été observées avec des fruits mûrs pour chacun de ces trois pics en février 2010, février et octobre 2011. Pendant les deux années de suivi sur l'ensemble des espèces étudiées, les phases de floraison (boutons et fleurs) et fructification (fruits verts et fruits mûrs) ont été observées à chaque (Figure IV-3).

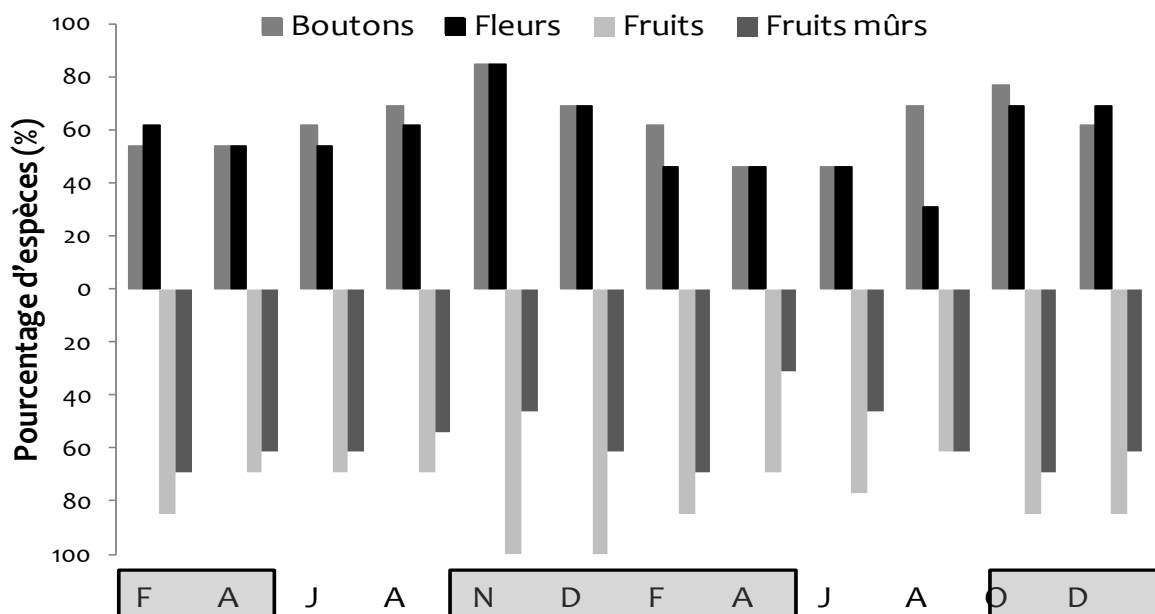


Figure IV-3: Pourcentage d'espèces qui présentent des boutons, des fleurs (au-dessus de l'axe des abscisses), des fruits verts et des fruits mûrs (en dessous de l'axe des abscisses) pour chaque mois étudié pendant les 2 ans de suivi de la phénologie des espèces ligneuses dans le massif d'Ibity, Madagascar. Les mois délimités dans les cadres gris correspondent à la saison de pluies.

Les pourcentages d'individus avec des fleurs et des fruits sont relativement faibles (moins de 50% pendant tous les mois de suivi). La floraison mesurée par le pourcentage des individus

avec des boutons ou/et des fleurs est concentrée entre août (fin de la saison sèche) et décembre (pic de la saison des pluies) (Figure IV-4). Le nombre maximum d'individus en bouton a été observé en août (39.4%) la première année de suivi et en novembre (43.4%) la deuxième année (Figure IV-4). Le nombre maximum d'individus en fleur a été observé en novembre (43.7%) la première année et en octobre (31.4%) la deuxième année (Figure IV-4). Comme pour la fructification mesurée sur le nombre d'espèces, le patron phénologique pour la fructification mesurée sur le pourcentage d'individus est moins clair (Figure IV-4). Plusieurs pics sont observés pendant les deux années de suivi, et une diminution du pourcentage d'individus avec des fruits est observée à la saison sèche (mai - septembre).

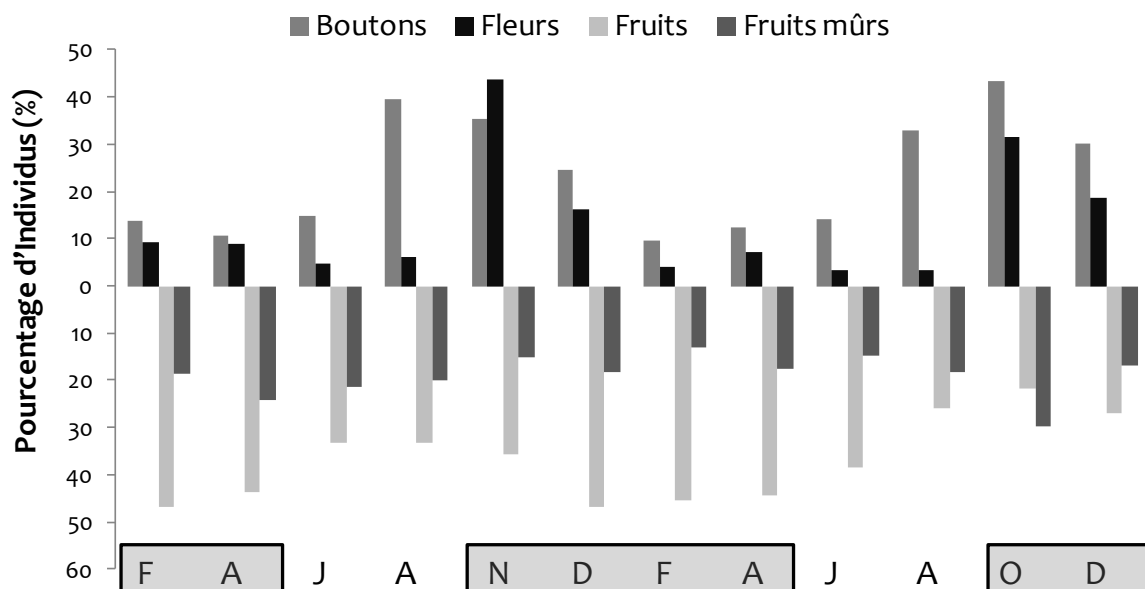


Figure IV-4: Pourcentage d'individus qui présentent des boutons, des fleurs (au dessus de l'axe des abscisses), des fruits verts et des fruits mûrs (en dessous de l'axe des abscisses) pour chaque mois étudié pendant les 2 ans de suivi de la phénologie des espèces ligneuses dans le massif d'Ibity, Madagascar. Les mois délimités dans les cadres gris correspondent à la saison de pluies.

Les sites brûlés une fois ont un pourcentage d'individus avec des fleurs plus grand que les sites brûlés trois fois lors du pic de la floraison pendant les 2 années de suivi (novembre 2010 et octobre 2011) : 55% et 42.1% des individus ont présenté des fleurs lors de la première et deuxième année de suivi respectivement dans les sites brûlés une fois, contre 34.2% et 22.2% des individus lors de la première et deuxième année de suivi dans les sites brûlés une trois fois (Figure IV-5). Pour la production de fruits la même tendance est observée, les sites brûlés une

fois ont un pourcentage d'individus avec des fruits mûrs plus grand que les sites brûlés trois fois pendant les 2 années de suivi (Figure IV-5). 30.2% et 24.2% des individus ont présenté des fruits mûrs lors de la première année (juin et décembre) et 36.2% lors de la deuxième année (octobre) dans les sites brûlés une fois, contre 14.2 et 13.7% des individus lors de la première année (juin et décembre) et le 24.6% lors de la deuxième année de suivi (octobre) dans les sites brûlés une trois fois (Figure IV-5)

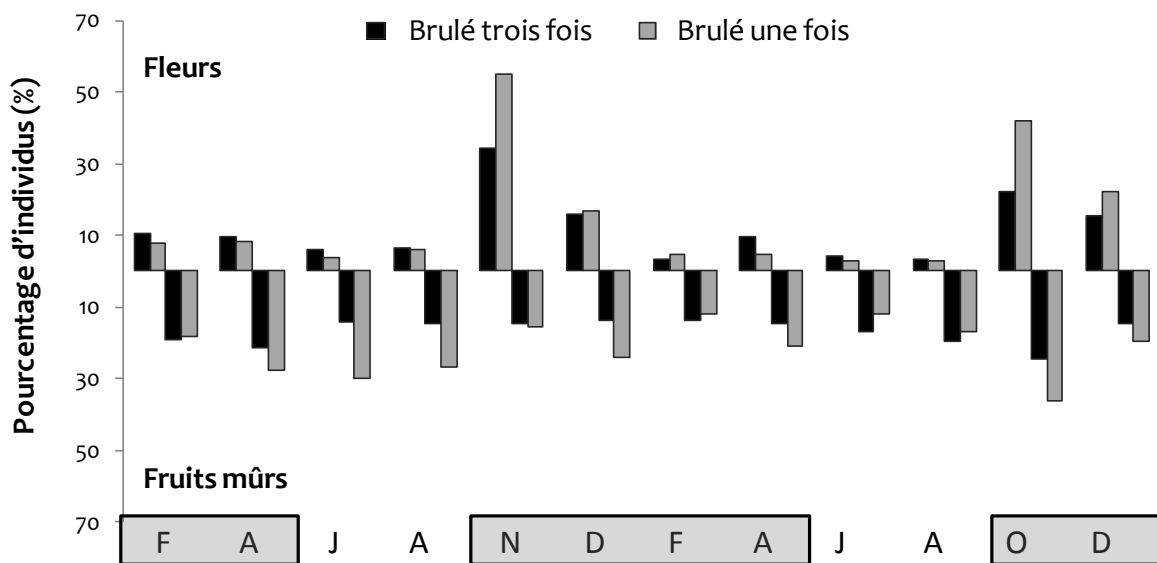


Figure IV-5: Pourcentage d'individus présentant des fleurs (au dessus de l'axe des abscisses) et des fruits mûrs (en dessous de l'axe des abscisses) sur les sites brûlés une fois et trois fois pour chaque mois étudié pendant les 2 ans de suivi de la phénologie des espèces ligneuses dans le massif d'Ibity, Madagascar. Les mois délimités dans les cadres gris correspondent à la saison de pluies.

3.2. *Patrons phénologiques au niveau des populations*

L'intensité de la production de fleurs et de fruits mûrs pour chacune des espèces analysées est inférieure à 65%. Toutes les espèces ont un pic de floraison au début de la saison de pluies (octobre-décembre). Dans la plupart des cas, la production de fleurs et des fruits est plus élevée dans les sites brûlés une fois par comparaison aux sites brûlés trois fois (Figure IV-6).

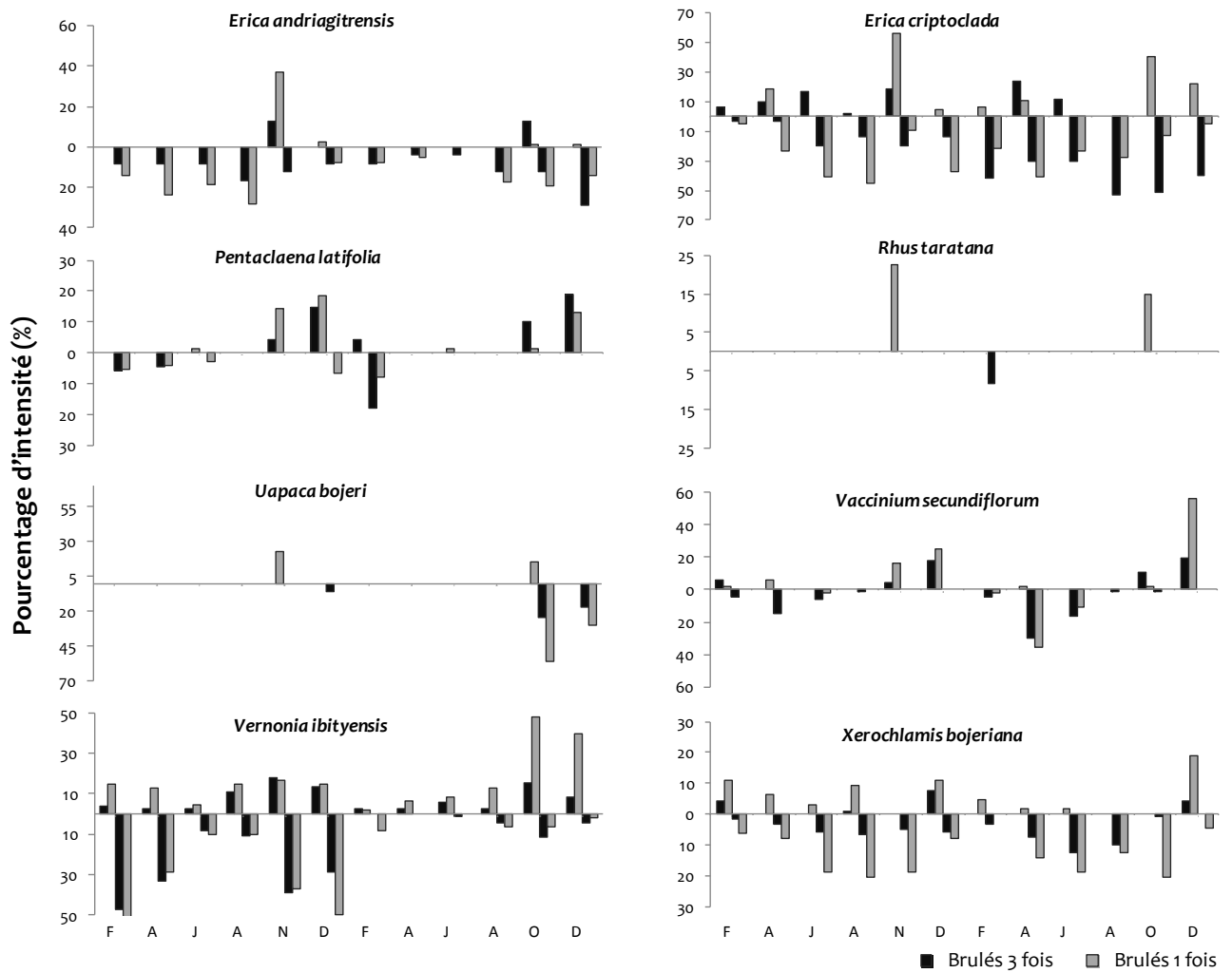


Figure IV-6 : Pourcentage d'intensité de Fournier pour huit espèces pour la production de fleurs (valeurs au-dessus de l'axe des abscisses) et fruits mûrs (valeurs en dessous de l'axe des abscisses) sur les sites brûlés une fois et trois fois chaque mois pendant les 2 ans de suivi de la phénologie des espèces ligneuses dans le massif d'Ibity, Madagascar.

3.3. Effet du feu sur la synchronie

L'analyse de synchronie de la floraison des espèces au niveau du paysage montre une synchronie moyenne pour les 13 espèces analysées : $Z=0.64$ et $Z=0.62$ pour les phénophases de boutons et fleurs respectivement (Tableau IV-2). La synchronie de la production de fleurs diminue quand les données sont analysées séparément pour les deux fréquences de feu : $Z=0.51$ et $Z=0.44$ pour l'ensemble des sites brûlés une et trois fois respectivement (Tableau IV-2). La différence entre ces deux valeurs, comparée sur les valeurs X_i pour chaque espèce entre ces deux fréquences de feu n'est pas significative (Kruskal-Wallis $\chi^2 = 0.81$, p -value = 0.37). Au niveau de la communauté, l'indice de synchronie de chaque site montre des valeurs faibles et significativement différentes entre 0.16 et 0.54 pour les sites brûlés une fois et

entre 0.18 et 0.48 pour les sites brûlés trois fois (Tableau IV-2; Kruskal-Wallis $\chi^2 = 34.95$, p-value < 0.001). Les valeurs plus faibles de Z sur les sites brûlés trois fois ne sont pas significativement différentes des valeurs des sites brûlés une fois (Feu Kruskal-Wallis $\chi^2 = 2.49$, p-value = 0.11).

La fructification des espèces au niveau du paysage montre une synchronie élevée dans la production des fruits verts et faible pour les fruits mûrs pour les 13 espèces analysées : $Z=0.80$ et $Z= 0.55$ pour les phénophases de fruits verts et fruits mûrs respectivement (Tableau IV-2). Cette synchronie reste faible pour les fruits mûrs quand les données sont analysées séparément pour les deux fréquences de feu : $Z=0.43$ et $Z=0.55$ pour l'ensemble des sites brûlés une et trois fois respectivement (Tableau IV-2). La différence entre ces deux valeurs, comparée sur les valeurs X_i pour chaque espèce entre ces deux fréquences de feu est significative (Kruskal-Wallis $\chi^2 = 10.70$, p-value < 0.01). A niveau de la communauté, l'indice de synchronie de chaque site a des valeurs faibles et significativement différentes entre 0.16 et 0.63 pour les sites brûlés une fois et entre 0.20 et 0.43 pour les sites brûlés trois fois (Tableau IV-2). Les valeurs plus faibles du Z sur les sites brûlés trois fois ne sont pas significativement différentes comparées aux valeurs des sites brûlés une fois (Feu Kruskal-Wallis $\chi^2 = 1.53$, p-value = 0.22).

Tableau IV-2: L'indice de synchronie de la floraison et fructification des espèces dans le bois de tapia, Madagascar, calculé à l'échelle de paysage, communauté et espèce, et comparaison entre les sites brûlés une fois (F1_A, F1_B, F1_C) et trois fois (F3_A, F3_B, F3_C). Feu 1 and Feu 3: données les trois sites compris ; Total : tous les sites compris. Voir les détails du calcul de Z (indice de synchronie) dans la section 2.5.

Phénophase	Site	No. Espèces	% d'espèces	No Ind.	Z	Z	Kruskal-Wallis chi ²
					paysage	communauté	
Boutons	Total	13	100	373	0.64		
Fleurs	Total	13	100	373	0.62		
	Feu 1	11		171	0.51		Kruskal-Wallis chi ² = 0.81, p-value = 0.37
	Feu 3	13		202	0.44		
	F1 _A	6	100.0	57		0.54	Xi by Feu
	F1 _B	9	78	54		0.16	Kruskal-Wallis chi ² = 2.49, p-value = 0.11
	F1 _C	8	100.0	60		0.52	
	F3 _A	9	67	56		0.18	Xi by Site
	F3 _B	9	100	59		0.48	Kruskal-Wallis chi ² = 34.95, p-value < 0.001
F3 _C	11	91	87		0.25		
Fruits	Total	13	100	332	0.80		
Fruits mûrs	Total	13	100	332	0.55		
	Feu 1	11		149	0.43		Kruskal-Wallis chi ² = 10.70, p-value = 0.001
	Feu 3	13		183	0.55		
	F1 _A	6	100	48		0.63	Xi by Feu type
	F1 _B	9	88.9	47		0.16	Kruskal-Wallis chi ² = 1.53, p-value = 0.22
	F1 _C	8	75	54		0.20	
	F3 _A	9	88.9	51		0.20	Xi by Site
	F3 _B	9	89	52		0.35	Kruskal-Wallis chi ² = 28.54, p-value < 0.001
F3 _C	11	91	80		0.43		

L'analyse de synchronie de la floraison, détaillée pour 8 espèces (Tableau IV-3) montre des valeurs très faibles ($Z < 0.5$) pour la plupart des espèces analysées (7 sur 8 espèces) et la synchronie reste faible pour ces mêmes espèces quand les données sont analysées séparément pour les deux fréquences de feu pour l'ensemble des sites brûlés une et trois fois respectivement. Seul *Uapaca bojeri* a eu une valeur élevée de la synchronie : $Z_{\text{Paysage}} = 0.73$, $Z_{\text{Paysage-Feu1}} = 0.89$ et $Z_{\text{Paysage-Feu3}} = 0.48$. La différence de la synchronie de chaque espèce entre les sites brûlés une et trois fois, comparée sur les valeurs X_i pour chaque individu entre ces deux fréquences de feu n'est pas significative pour *Pentachlaena latifolia* (Kruskal-Wallis $\chi^2 = 1.12$, p-value = 0.0.29) et *Rhus taratana* (Kruskal-Wallis $\chi^2 = 1.08$, p-value = 0.30). Au niveau de la population, la différence de la synchronie de chaque espèce entre les sites où elle est présente, comparée sur les valeurs X_i pour chaque individu sur chacun des sites est

significative pour toutes les espèces sauf pour *Rhus taratana* (Kruskal-Wallis $\chi^2 = 6.62$, p-value = 0.27).

Tableau IV-3 : Indices de synchronie (Z) de la phénophase fleurs pour 8 espèces, calcul basé sur la production de fleurs et résumé aux différents niveaux. Total (ou paysage) = pour l'ensemble des individus de chaque espèce autour du massif, tous les sites confondus ; Feu 1 et Feu 3 = pour les individus des sites brûlés une et trois fois respectivement ; F1_A, F1_B, F1_C, F3_A, F3_B et F3_C = pour la population de l'espèce dans chaque site

Espèce		N _{Total}	N _{fleur}	% d'ind.	Z _{paysage}	Z _{population}	Kruskal-Wallis χ^2
<i>Erica andringitrensis</i>	Total	29	19	65.5	0.28		
	F1	23	17	73.9	0.35		Kruskal-Wallis $\chi^2 = 4.64$, p-value < 0.05
	F3	6	2	33.3	0.05		
	F1 _A	10	10	100.0		0.94	by Feu Kruskal-Wallis $\chi^2 = 3.34$, p-value = 0.08
	F1 _B	2	2	100.0		1.00	
	F1 _C	11	5	45.5		0.04	by Site Kruskal-Wallis $\chi^2 = 23.81$, p-value < 0.001
	F3 _A	3	0	0.0		0.00	
F3 _C	3	2	66.7		0.25		
<i>Erica criptoclada</i>	Total	31	28	90.3	0.24		
	F1	16	16	100.0	0.45		Kruskal-Wallis $\chi^2 = 12.03$, p-value < 0.001
	F3	16	12	75.0	0.15		
	F1 _A	10	10	100.0		0.40	by Feu Kruskal-Wallis $\chi^2 = 3.13$, p-value = 0.08
	F1 _C	6	6	100.0		0.69	
	F3 _A	5	5	100.0		0.65	by Site Kruskal-Wallis $\chi^2 = 20.98$, p-value < 0.001
	F3 _C	10	7	70.0		0.20	
<i>Pentachlaena latifolia</i>	Total	36	23	63.9	0.18		
	F1	19	13	68.4	0.24		Kruskal-Wallis $\chi^2 = 1.12$, p-value = 0.29
	F3	17	10	58.8	0.18		
	F1 _B	11	10	90.9		0.59	by Feu Kruskal-Wallis $\chi^2 = 0.72$, p-value = 0.39
	F1 _C	8	3	37.5		0.11	
	F3 _B	5	5	100.0		0.83	by Site Kruskal-Wallis $\chi^2 = 23.49$, p-value < 0.001
	F3 _C	12	5	41.7		0.09	
<i>Rhus taratana</i>	Total	13	3	23.1	0.04		
	F1	10	3	30.0	0.07		Kruskal-Wallis $\chi^2 = 1.08$, p-value = 0.30
	F3	3	3	100.0	0.00		
	F1 _B	3	0	0.0		0.00	by Feu Kruskal-Wallis $\chi^2 = 0.73$, p-value = 0.39
	F1 _C	7	3	42.9		0.14	
	F3 _A	2	0	0.0		0.00	by Site Kruskal-Wallis $\chi^2 = 2.62$, p-value = 0.27
	F3 _C	2	2	100.0		0.00	

Tableau IV – 3: suite...

Espèce		N Total	N fleur	% d'ind.	Z paysage	Z population	Kruskal-Wallis chi ²
<i>Uapaca bojeri</i>	Total	91	86	94.5	0.73		
	F1	46	45	97.8	0.89		Kruskal-Wallis chi ² = 57.75, p-value < 0.001
	F3	45	41	91.1	0.48		
	F1 _A	16	15	93.8		0.86	by Feu
	F1 _B	15	15	100.0		0.88	Kruskal-Wallis chi ² = 33.5, p-value < 0.001
	F1 _C	15	15	100.0		0.96	
	F3 _A	15	15	100.0		0.87	by Site
	F3 _B	15	12	80.0		0.49	Kruskal-Wallis chi ² = 45.17, p-value < 0.001
F3 _C	15	14	93.3		0.71		
<i>Vaccinium secundifolium</i>	Total	36	28	77.8	0.32		
	F1	12	11	91.7	0.49		Kruskal-Wallis chi ² = 9.98, p-value < 0.01
	F3	24	17	70.8	0.25		
	F1 _B	8	7	87.5		0.61	by Feu
	F1 _C	3	3	100.0		0.40	Kruskal-Wallis chi ² = 5.92, p-value < 0.05
	F3 _A	5	2	40.0		0.00	
	F3 _B	8	8	100.0		0.55	by Site
	F3 _C	11	8	72.7		0.28	Kruskal-Wallis chi ² = 19.16, p-value < 0.001
<i>Vernonia ibityensis</i>	Total	33	28	84.8	0.35		
	F1	12	12	100.0	0.60		Kruskal-Wallis chi ² = 18.61, p-value < 0.001
	F3	21	16	76.2	0.24		
	F1 _A	10	10	100.0		0.64	by Feu
	F1 _B	2	2	100.0		0.50	Kruskal-Wallis chi ² = 10.9, p-value < 0.001
	F3 _A	10	6	60.0		0.11	
	F3 _C	11	10	90.9		0.42	by Site
							Kruskal-Wallis chi ² = 20.2, p-value < 0.001
<i>Xeroclamys bojeriana</i>	Total	46	25	54.3	0.10		
	F1	16	11	68.8	0.19		Kruskal-Wallis chi ² = 8.56, p-value < 0.01
	F3	30	14	46.7	0.06		
	F1 _A	10	9	90.0		0.43	by Feu
	F1 _C	6	2	33.3		0.00	Kruskal-Wallis chi ² = 4.62 p-value < 0.05
	F3 _A	10	5	50.0		0.13	
	F3 _B	10	2	20.0		0.02	by Site
	F3 _C	10	7	70.0		0.19	Kruskal-Wallis chi ² = 24.95, p-value < 0.001

4. Discussion

4.1. Patrons phénologiques

Dans certains écosystèmes tropicaux tels que le « cerrado » au Brésil (Batalha & Mantovani 2000; Weiser & Godoy 2001) ou la forêt atlantique du Brésil (Morellato *et al.* 2000), les pics de floraison pour les espèces ligneuses sont observés principalement en saison des pluies, alors que dans d'autres, comme les savanes australiennes, le pic de floraison pour la plupart des

espèces ligneuses se situe en saison sèche (Setterfield & Williams 1996). A Ibity, le pic de floraison évalué par le nombre d'espèces et le pourcentage des individus avec des boutons et des fleurs, est observé dans la période de transition entre la saison sèche à humide, ce pic pouvant être corrélée avec l'augmentation la durée du jour (lumière) et les premières pluies dans l'hémisphère sud (Van Schaik *et al.* 1993; Morellato *et al.* 2000; Morellato 2003). Un comportement similaire est rapporté pour la floraison des forêts néo-tropicales humides, saisonnières et sèches (Justiniano & Fredericksen 2000; Wright & Calderón 2006; Rubim, Nascimento, & Morellato 2010) et aussi pour les savanes boisées du cerrado (Silberbauer-Gottsberger 2001; Wallace & Painter 2002). Ce résultat est également similaire au patron observé par Medeiros *et al.* (2007) dans une végétation appelé « Restinga » (trouvée sur terrain sableux et salé) au nord-est du Brésil. Dans les savanes boisées et boisements d'Afrique, qui présentent des conditions climatiques similaires et sont situés dans des latitudes similaires à Ibity, la phénologie est déterminée par les précipitations et les températures. La floraison de la plupart des espèces ligneuses est observée avant la saison de pluies (septembre-octobre) mais certaines espèces présentent des fleurs au milieu ou tardivement dans la saison des pluies, et seul un faible nombre d'espèces présente des fleurs à la saison sèche (Chidumayo & Frost 1996). Contrairement au patron phénologique de certaines savanes d'Afrique qui sont brûlées fréquemment (e.g Cameroun, (Seghieri *et al.* 1995), sur Ibity, la floraison commence à la fin de la saison sèche (août), quand le risque d'incendie est encore élevé, ce qui peut limiter la production de fruits si la végétation est brûlée à cette période de l'année. Higgins *et al.* (2000) ont montré que le recrutement dans les savanes est contrôlé par les précipitations. Ainsi, à Ibity, la stratégie des plantes ligneuses de produire les fleurs dans la transition de la saison sèche à humide, et les fruits principalement dans la saison humide doit également être liée à l'augmentation d'eau disponible pour favoriser la germination des graines et l'installation des plantules comme observé dans les savanes boisées et les boisements en Afrique (Ngulube, Hall, & Maghembe 1998).

La phénologie d'*Uapaca bojeri*, l'espèce dominante dans le bois de tapia, a peu été étudiée (Rasoafaranaivo 2005). Pourtant le genre *Uapaca*, endémique de l'Afrique tropicale et de Madagascar, a été bien étudié car certaines espèces appartenant à ce genre sont très communes dans les « miombos » (formation végétale présente en Afrique, homologue du bois de tapia) et dans les forêts fermées de basses terres en Afrique (Ngulube, Hall, &

Maghembe 1995; Ngulube *et al.* 1998; Campbell 1996; Chidumayo & Frost 1996). L'espèce la plus commune et la plus étudiée est *Uapaca kirkiana*, une espèce typique dans les « miombos », qui est similaire à *U. bojeri* pour plusieurs de ses caractéristiques écologiques mais aussi en tant qu'une espèce importante pour la population locale, estimée pour ses fruits comestibles lesquels sont une source significative de revenus dans des zones rurales (Ngulube *et al.* 1995; Campbell 1996; Kull 2002a). Concernant la phénologie reproductive d'*U. kirkiana*, les individus mâles et femelles (espèce dioïque) fleurissent synchroniquement entre octobre-avril (s'étendant sur les 5-6 mois de la saison des pluies), avec un pic en février-mars ; la fructification pour cette espèce a été observée entre mars et août pour les fruits verts, et entre juin et février pour les fruits mûrs (Ngulube *et al.* 1998). *Uapaca bojeri* est aussi une espèce dioïque dont la floraison est observée entre août et décembre (Rasoafaranaivo 2005). Ses fruits sont récoltés par la population locale entre septembre et mi-décembre (Kull *et al.* 2005) et la dispersion des graines est observée à la saison des pluies car ses graines sont de type récalcitrant, perdant leur viabilité quelques jours après leur dispersion ou leur récolte (Kull *et al.* 2005; Randrianavosoa, Andrianoelina, & Ramamonjisoa 2011). Dans notre étude, le pic de floraison est observé en octobre-novembre, trois mois avant le pic observé pour son homologue africain *U. kirkiana*, et la dispersion des fruits s'est limitée au mois de décembre, soit un mois après *U. densifolia* dans les forêts du littoral sur la côte sud-est malgache (Randriatafika, Rabenantoandro, & Rajoharison 2007)(Rasoafaranaivo 2005)(Rasoafaranaivo 2005). Une caractéristique intéressante d'*U. bojeri* est le fait de garder les fruits verts sur la plante pendant un an avant de les disperser une année après la fécondation comme cela est observé pour *U. ferrungica* qui produit des fleurs en novembre-décembre et disperse ses fruits en septembre-octobre, ou pour *U. littoralis* qui produit des fleurs en janvier-février et disperse ses fruits en octobre-décembre dans les forêts du littoral sur la côte sud-est malgache (Bollen & Donati 2005).

Rasoafaranaivo (2005) a décrit la phénologie de 10 espèces ligneuses (dont 5 des espèces choisies en commun avec notre étude) dans le bois de tapia sur le massif d'Ibity. Selon ces deux études, la floraison d'*Abrahamia ibityensis* commence au début de la saison de pluies en octobre jusqu'à décembre et la fructification en pleine saison des pluies de décembre à février. Pour *Pentachlaena latifolia*, l'étude de 2005 a montré que la floraison et la fructification ont lieu entre octobre et décembre ; le patron de floraison est similaire à celui observé dans notre étude, mais avec un décalage de la fructification observée entre février et

juin. Pour *Distephanus polygalifolius*, l'étude de 2005 a montré une floraison entre août et avril et une fructification avec deux pics, un en février et un deuxième entre juin et août ; dans notre étude, les patrons de floraison et de fructification de cette espèce et de *Vernonia ibityensis* (Asteraceae) sont moins clairs : plusieurs pics sont observés dans l'année selon les différents sites étudiés. Finalement pour *Xerochlamys bojeriana*, l'étude de 2005 a montré une floraison maximale en décembre et une fructification entre février et août. Pourtant Hong-Wa (2009) rapporte que la période de la floraison et la fructification de cette espèce peut avoir lieu toute l'année, atteignant un niveau maximal de septembre à avril. Un patron différent a été observé dans notre étude : la floraison est composée de plusieurs pics dans l'année sans avoir un patron clair en comparant la première année et la deuxième année ; la fructification est entre avril et novembre, contraire à l'information rapportée par Hong-Wa (2009). La durée des deux phénophases montre un patron moins clair qui pourrait être expliqué par les caractéristiques particulières à chaque site.

Randriatafika et al. (2007) ont rapporté dans une étude réalisée dans les forêts littorales de la côte sud-est malgache que la dispersion des fruits pour *Rhus taratana* est en décembre. Sur Ibity cette espèce montre un faible pourcentage d'individus avec des fleurs (octobre-novembre) et des fruits (novembre-février) avec un pic de dispersion des fruits mûrs en février, deux mois après celui de la forêt du littoral. Pour *Sarcolaena oblongifolia* il n'y a pas d'informations concernant sa phénologie, pourtant cette même étude Randriatafika et al. (2007) a rapporté la dispersion des fruits pour *S. eriophora* et *S. multiflora* entre février et avril. Pour cette dernière espèce, dans un autre travail sur les forêts littorales du sud-est, la floraison a été observée entre octobre et novembre et la dispersion de fruits entre décembre et mars (Bollen & Donati 2005). Sur Ibity, la floraison de *S. oblongifolia* a été observée entre décembre et février, les fruits verts sont présents tout au long de l'année et la dispersion entre août et décembre, ce qui indique que cette espèce présente la même stratégie qu'*U. bojeri*, en gardant les fruits verts sur l'arbre un an après la fécondation.

4.2. Effet du feu

L'effet de la fréquence du feu sur la phénologie des espèces ligneuses étudiées montre une réduction du nombre d'individus qui produisent des fleurs et des fruits, et de l'intensité de chaque phénophase au niveau du paysage et des populations. D'autres études ont

également montrées que le feu a un effet significatif sur les patrons phénologiques des espèces ligneuses (Setterfield 1997; Pausas *et al.* 2004; Paritsis *et al.* 2006). A Ibity, l'analyse des feux sur une période de 10 ans (2000-2010) a montré que la plupart des feux arrivent vers la fin de la saison sèche et le début de la saison humide avec un pic du nombre des feux en septembre et octobre (Ramahefamanana 2012). Les feux précoces, dans la transition de la saison humide à sèche (avril-mai) sont les moins sévères car la biomasse cumulée à ce moment de l'année n'est pas complètement sèche ni en quantité abondante comme combustible lors d'un feu (Knapp *et al.* 2004; Govender *et al.* 2006). Setterfield (1997) a montré que les feux fréquents de faible intensité en saison sèche causent une réduction significative de la production des fleurs et des graines dans quelques espèces ligneuses dans les savanes australiennes. Les feux tardifs, dans la transition de la saison sèche à humide (septembre-octobre) sont beaucoup plus sévères car la biomasse cumulée à ce moment de l'année est complètement sèche et en quantité abondante comme combustible lors d'un feu. Setterfield (1997) et Williams (1997) ont montré que les feux tardifs de grande intensité causent une réduction de l'abondance des fleurs, des fruits et des graines des espèces ligneuses dans les savanes australiennes. Rasoafaranaivo (2005) n'a observé, dans un suivi fait un an après le passage du feu, aucune floraison ni fructification pour *Abrahamia ibityensis*, *Pentachlaena latifolia* et *Distephanus polygalifolius*; les individus brûlés ont survécu au passage du feu et ont régénéré végétativement sur les branches brûlées et par des rejets de souche. Pour *Xerochlamys bojeriana*, la production de fleurs a été observée seulement un an après le feu.

4.3. Synchronie

L'analyse de la synchronie en utilisant l'indice d'Augspurger (1983), a montré un patron asynchrone des espèces aux trois niveaux d'observation (paysage, communauté et population), en regardant la superposition des d'occurrences de chaque phénophase. Le feu, quelque soit sa fréquence, a un effet négatif sur la synchronie des espèces étudiées. En effet, les valeurs de synchronie des espèces sont faibles pour la plupart des phénophases quand l'analyse est réalisée au niveau du paysage, et une diminution de la synchronie est observée quand les données sont analysées en différenciant les sites avec une fréquence de feu faible (1 fois) ou élevé (3 fois). Les sites brûlés 3 fois sont moins synchrones que les sites brûlés 1 fois. Au niveau des populations, la synchronie de chaque espèce varie entre les sites et reste

faible pour la plupart des espèces, à exception d'*Uapaca bojeri* qui montre un patron général de synchronie plus élevé que les autres espèces. L'absence ou la faible synchronie dans la floraison des populations, évaluée à partir des observations qualitatives, est un phénomène commun dans les tropiques (Baker 1959). Le premier jour de floraison/fructification, le pic de production (jour ou pic de quantité) et la durée de chaque phénophase sont les variables les plus étudiées pour décrire les patrons phénologiques et pour déterminer la synchronie ou pas des populations (Augspurger 1983; Smith-Ramírez & Armesto 1994; San Martin-Gajardo & Morellato 2003). Cette synchronie peut être modifiée par des changements dans les conditions environnementales ou par les perturbations telles que le feu (Wrobleski & Kauffman 2003; Paritsis *et al.* 2006). Ainsi, la floraison et la fructification peuvent être avancées ou retardées de quelques jours après le passage du feu. Le suivi de la phénologie des espèces ligneuses dans cette étude a été réalisé à une fréquence bimensuelle, ce qui limite l'interprétation des résultats car il n'est pas possible d'établir avec précision la date de début de chaque phénophase ni de déterminer leur durée (Morellato *et al.* 2010). Par conséquent, il n'est pas possible de vérifier dans notre étude s'il y a un décalage ou des différences dans ces deux variables avec une précision journalière, hebdomadaire ou mensuelle.

5. Conclusion

La phénologie des espèces ligneuses étudiées dans le massif d'Ibity est associée à la saison de pluies. Les phénophases reproductives des espèces étudiées ont lieu à la fin de la saison sèche et s'étalent sur toute la saison humide. En ce qui concerne les hypothèses initiales, cette étude montre que le feu affecte les cycles phénologiques en réduisant le pourcentage d'individus qui participent à chaque phénophase ainsi que la production de fleurs et de fruits dans les sites brûlés plus fréquemment. L'augmentation dans la fréquence des observations serait souhaitable afin de déterminer avec plus de détails les possibles variations de la date de début et la durée des phénophases. Concernant l'effet du feu, il est reconnu comme l'une des perturbations qui affecte la mortalité et le recrutement des arbres dans les savanes, et cette étude confirme qu'il affecte également la synchronisation des phénophases aux trois niveaux étudiés : paysage, communauté et population. Ainsi dans le cadre de la gestion de cette nouvelle aire protégée, les gestionnaires doivent identifier le régime de feu qui permettra de maintenir l'équilibre de la végétation (e.g. diversité) et d'autres fonctions du système

dépendantes du feu. L'utilisation appropriée du feu dans les savanes sur le massif est donc d'une importance majeure pour réduire son impact sur la phénologie des espèces. Une étude plus approfondie des effets du feu sur la diversité et la phénologie des espèces herbacées dans les savanes de ce massif est nécessaire afin de compléter nos connaissances en vue de l'élaboration d'un plan de gestion du feu et de son évaluation.

Chapitre 5 - Germination et résistance des plantules de *Tapia* (*Uapaca bojeri*) et de quelques espèces ligneuses associées face au feu, en vue d'un renforcement des populations sur le massif d'Ibity, Madagascar.



En haut (gauche) : Protocole de germination des espèces ligneuses du bois de tapia, chambre de culture au Département de Physiologie Végétale à l'Université d'Antananarivo ; en haut (droite) : plantules d'*Uapaca bojeri* âgées de 12 mois, protocole des brûlis contrôlés ; en bas (gauche et droite) : plantules d'*Uapaca bojeri* âgées de 12 mois, protocole des brûlis contrôlés. (Photos par Swanni T. Alvarado)

V. Chapitre 5

Germination et résistance des plantules de *Tapia* (*Uapaca bojeri*) et de quelques espèces ligneuses associées face au feu, en vue d'un renforcement des populations sur le massif d'Ibity, Madagascar.

Alvarado, S.T., E. Buisson, H. Rabarison, C. Rajeriarison, C. Birkinshaw and P.P. Lowry II

Ce chapitre est divisé en deux parties : une partie concernant la germination sera soumise au journal *Seed Science Research* ; la deuxième partie concernant à la résistance des plantules sera soumise au journal *Restoration Ecology*.

Alvarado S.T., Buisson E., Rabarison H., Rajeriarison C., Birkinshaw C. & Lowry II P.P. 2010. Reintroduction and reinforcement of endangered woody species populations in *Tapia* woodlands, Mount Ibity, Madagascar: protocol and preliminary results. SER-Europe Conference Proceedings (<http://ser.semico.be/>, 4p.). (Annexe 6)

Abstract

Le feu est largement utilisé comme un outil traditionnel de gestion dans les tropiques, et il continue de jouer un rôle important aujourd'hui dans la diversité des pratiques agricoles et sociales, et pour l'amélioration et le renouvellement des pâturages. Dans le Massif d'Ibity, une nouvelle aire protégée à Madagascar, les feux de brousse sont la cause principale de la dégradation des forêts de *tapia*, une formation végétale de type savane dominée par l'espèce *Uapaca bojeri*. La fréquence actuelle des feux sur Ibity, annuelle ou biennuellement, affecte la strate herbacée et une partie la strate arborée, en réduisant la régénération de certaines espèces ligneuses telles qu'*U. bojeri* et en tuant ses plantules. Des tests de germination ont été réalisés en simulant différents scénarios d'intensité de feu. Afin de déterminer si l'âge d'une plantule a un effet sur sa survie et le recrutement après brûlis, quatre espèces ligneuses menacées (*U. bojeri*, *Carissa edulis*, *Aphloia theiformis* et *Abrahamia ibityensis*) ont été étudiées à partir de mars 2010 dans une expérience *ex-situ* réalisée à la pépinière en utilisant 2 types de sol (sol local avec des mycorhizes et sol standard). Des brûlis contrôlés ont été effectués sur les plantules de 6, 9, 12, 16 et 23 mois. Deux densités différentes de *Loudetia simplex*, la Poaceae dominante dans la strate herbacée sur Ibity, ont été utilisées comme combustible. Les résultats de cette étude serviront de base pour l'élaboration de protocoles pour la réintroduction et le renforcement des populations de ces espèces menacées.

Mots clés: bois de *tapia*, brûlis contrôlé, survie des plantules, écologie du feu

1. Introduction

Le feu est une perturbation naturelle faisant partie de beaucoup d'écosystèmes : e.g. les savanes, les boisements sclérophylles en Afrique (Kikula 1986; Campbell 1996; Kull 2000), les formations de type méditerranéen (Pausas *et al.* 2004; Schaffhauser *et al.* 2012) telles que le matorral (Keeley 1987; Haidinger & Keeley 1993; Syphard, Franklin, & Keeley 2006), la garrigue (Trabaud & Lepart 1980; Trabaud 1991; Pausas *et al.* 1999) ou le maquis (Naveh 1975; McCoy *et al.* 2002), etc. Bien qu'ils soient naturels, les feux très intenses ou hors saison peuvent avoir des effets négatifs sur la végétation et l'augmentation de leur fréquence réduit les intervalles entre chaque passage et donc le temps de régénération des organismes affectés (Whelan 1995).

Le feu détermine la physionomie et la structure de la végétation, aussi bien que la diversité de nombreux écosystèmes (Bond & Keeley 2005). Il peut également affecter la démographie de la végétation au niveau de la survie des individus adultes et de leur croissance (Menges & Dolan 1998), pourtant la réponse des plantes dépend en grande partie de quand et comment elles se régénèrent après son passage (Bond & Van Wilgen 1996). Le feu peut avoir donc un effet positif sur la réponse des plantes en promouvant la régénération végétative, l'augmentation de la germination et le recrutement des plantules (Hoffmann 1999; Pfab & Witkowski 1999) ou un effet négatif, observé principalement par le changement du nombre et du type d'espèces présentes, et par l'augmentation de la mortalité des individus qui n'ont pas atteint la hauteur suffisante ou qui n'ont pas une écorce assez épaisse leur permettant de résister à la chaleur, cette dernière endommageant ou détruisant les tissus végétaux non protégés (Hoffmann *et al.* 2009). Pour certaines espèces pyrophytes, le seuil de résistance au feu est atteint quand les arbres ont développé une écorce suffisante pour éviter la mort de l'individu, tandis que le seuil de suppression du feu est atteint quand l'écosystème a développé un recouvrement de la canopée suffisant pour supprimer le feu par l'exclusion de la strate herbacée (Hoffmann *et al.* 2012).

Plusieurs études ont montré que dans les écosystèmes exposés fréquemment au feu, les espèces végétales peuvent résister grâce à deux mécanismes principaux : la régénération végétative (rejets de souche) et le recrutement de nouveaux individus à partir de la banque

de graines résistantes au feu (Keeley & Zedler 1978; Pausas *et al.* 2004). Les effets du feu sur la germination ont été largement étudiés dans plusieurs écosystèmes liés à cette perturbation (Keeley 1987; Brown 1993; Mucunguzi & Oryem-Origa 1996; Gashaw & Michelsen 2002; Syphard *et al.* 2006; Chou, Cox, & Wester 2012). Un grand nombre d'études ont conclu que l'augmentation de la température, simulée en laboratoire par l'exposition à la chaleur sèche, et la fumée résultant de la combustion, ou leur interaction, peuvent lever la dormance des graines (Brown 1993; Keeley & Fotheringham 1998; Dayamba *et al.* 2010) et stimuler la germination des espèces herbacées mais aussi des espèces ligneuses (Keeley 1987; Mucunguzi & Oryem-Origa 1996; Keeley & Fotheringham 1998; Chou *et al.* 2012). Ce phénomène a été décrit pour certaines familles (e.g. Leguminosae) qui ont une dormance et sont tolérantes au feu (Baskin & Baskin 2000). Pourtant, pour certaines de ces espèces, la germination est seulement favorisée quand l'intensité du feu est faible et le temps d'exposition à la chaleur est court (Mucunguzi & Oryem-Origa 1996; Gashaw & Michelsen 2002). D'autres études ont montré que, bien que le feu augmente la germination de certaines espèces, il peut également inhiber la germination, augmenter la mortalité des graines et réduire l'installation des plantules (Moreno & Oechel 1991; Dayamba *et al.* 2008).

A Madagascar, la mosaïque spatiale et temporelle des forêts, savanes herbacées, boisements et formations arbustives dans les Hautes Terres est le résultat de régimes de feu qui existaient avant l'arrivée de l'Homme (Burney 1987a; Dewar & Burney 1994). Actuellement, la végétation est hautement fragmentée et dominée par des prairies anthropiques et des zones de culture, avec une réduction de l'aire occupée par un type de forêt sclérophylle dénommé « bois de tapia » (Koechlin *et al.* 1974; Cornet & Guillaumet 1976), lequel montre une certaine ressemblance à la végétation des « miombos » en Afrique et aux chênaies méditerranéennes (Kull 2002a). Le bois de tapia est composé de l'espèce *Uapaca bojeri* (Phyllanthaceae) associée à d'autres espèces ligneuses appartenant à des familles endémiques de Madagascar, comme les Sarcolaenaceae et les Asteropeiaceae (Lowry II *et al.* 1997). Les espèces ligneuses présentes dans le bois de tapia sont tolérantes au feu. Des études précédentes ont montré que le feu peut être une menace importante pour ce type de végétation endémique (Kull 2002a; Birkinshaw *et al.* 2006) car il modifie sa structure et sa composition (Alvarado *et al.* accepted with minor corrections) et parce que les feux fréquents peuvent détruire les individus adultes et réduire la régénération naturelle (Perrier de la Bâthie 1921; Gade 1996).

La symbiose mycorhizienne est un des facteurs clés qui influencent la structure et le fonctionnement des prairies et des savanes, y compris la croissance des plantes, la compétition, la dynamique des populations et des communautés végétales, ainsi que les réponses aux feux et aux herbivores (Hartnett, Potgieter, & Wilson 2004). Elle affecte la croissance des arbres, l'absorption d'eau et de nutriments, la protection contre les pathogènes (Bâ *et al.* 2012), et détermine la composition des communautés végétales (Van der Heijden *et al.* 1998). La symbiose des mycorhizes vésiculaires arbusculaires (MVA) est le type d'association mycorhizienne le plus répandu chez les plantes, e.g. Ptéridophytes, Gymnospermes et Angiospermes (Read *et al.* 2000). Dans les forêts africaines tropicales à grande diversité végétale, les espèces ligneuses sont généralement associées aux MVA, et quand les ectomycorhizes (ECM) sont présents, c'est en général en association avec des MVA (Moyersoen, Fitter, & Alexander 2008). La présence des mycorhizes associées aux espèces ligneuses dans les savanes et boisements en Afrique a été étudiée pour un grand nombre d'espèces et de familles (Högberg 1982; Högberg & Pearce 1986; Thoen & Bâ 1989; Mwamba 1995; Kisa *et al.* 2007; Bâ *et al.* 2012). Les mycorhizes sont présentes en Afrique dans des espèces écologiquement et économiquement importantes, appartenant principalement aux familles et sous-familles Caesalpinioideae, Dipterocarpaceae, Phyllanthaceae, Gnetaceae, Sapotaceae, Papilionoideae et Proteaceae (Högberg & Pearce 1986); et aussi à Sarcolaenaceae et Asteropeiaceae, deux familles endémiques à Madagascar (Ducousso *et al.* 2008). Il a également été démontré que les mycorhizes sont présentes dans les bois de tapia (Ramanankierana *et al.* 2007; Bâ *et al.* 2012; Baohanta *et al.* 2012) et qu'*U. bojeri* a un statut symbiotique complexe (Ramanankierana *et al.* 2007).

La compréhension des caractéristiques biologiques et écologiques de ces espèces en réponse au feu aura des impacts importants pour la gestion de ce type de végétation vis-à-vis des efforts menés pour sa conservation. Ainsi une étude *ex-situ*, composée de deux expériences, a été réalisée sur quelques espèces ligneuses, afin de déterminer l'effet du feu sur 1) la germination des graines et 2) sur la résistance des plantules au brûlis, en testant le rôle des MVA sur la survie après le feu. Ces résultats sur la germination et la survie des plantules en réponse aux différents scénarios de feu (quantité de biomasse combustible, type de sol) et en tenant compte de l'âge des plantules formeront la base de protocoles pour le renforcement de populations menacées.

2. Méthodes

2.1. Site d'étude

Les graines utilisées dans cette étude ont été récoltées sur le Massif d'Ibity, Nouvelle Aire Protégée, situé dans la province d'Antananarivo dans les Hautes Terres Malgaches, 200km au sud de la capitale Antananarivo, 25 km au sud de la ville d'Antsirabe (47°01'E 20°07'S). L'altitude est comprise entre 1400 à 2254 m. Le climat, classé Cwb selon la classification de Köppen (Peel *et al.* 2007), est caractérisé par une saison sèche (juin-octobre) et une saison humide (novembre-mai). Les précipitations moyennes atteignent 1583 mm et la température moyenne est de 17.5°C (Service de Météorologie d'Ampandrianomby, 1961-1990). Les graines ont été récoltées pendant la saison humide (novembre-décembre) en 2009 et 2010 selon leur disponibilité par espèce. Les expériences de germination ont été conduites au Laboratoire de Physiologie Végétale du Département de Biologie et Ecologie Végétales de l'Université d'Antananarivo, Madagascar. L'expérience sur les plantules a été mise en place entre janvier 2010 et mars 2012 à la Pépinière du Missouri Botanical Garden, située dans la commune rurale de Mananjara (nord-ouest d'Ibity).

2.2. Tests de Germination

Dans un premier temps, six espèces ont été étudiées : *Abrahamia ibityensis* (Anacardiaceae), *Aphloia theiformis* (Aphloiaceae), *Carissa edulis* (Apocynaceae), *Pentaclethra latifolia* (Sarcolaenaceae), *Uapaca bojeri* (Phyllanthaceae) et *Vaccinium secundiflorum* (Ericaceae). Afin de déterminer le pourcentage de germination, des tests de germination ont été réalisés 1) en absence de traitements (témoin) et 2) en testant l'imbibition pré-germination des graines pendant 24h dans l'eau. Ce traitement a été testé pour déterminer les besoins en eau pour la germination ; les précipitations sont importantes pour la germination qui a lieu, pour les graines non dormantes, une fois que la graine a absorbé une quantité d'eau suffisante (Wilson & Witkowski 1998). Dans un deuxième temps, pour quatre des six espèces étudiées (*Aphloia theiformis*, *Carissa edulis*, *Uapaca bojeri* et *Vaccinium secundiflorum*), l'effet de la chaleur sèche pré-germination a été testé afin de simuler les effets de l'augmentation de la température produite par les feux. La méthode de (Munyanziza & Msanga 1996) a été adaptée pour cette étude. Quatre températures différentes (40°C, 60°C, 80°C et 120°C) ont été évaluées. Pour chaque température, les graines

ont été exposées pendant 10, 30, 60 et 90 minutes. Pour simuler le passage d'un feu chaud et plus rapide, deux températures ont été évaluées (100°C et 120°C) en exposant les graines à la chaleur sèche pendant 5 minutes. Les traitements couvrent les conditions que les graines peuvent potentiellement rencontrer dans le sol sur les sites ouverts ou pendant le passage de feu (Keeley 1987)

La germination de tous les traitements (témoin, imbibition et chaleur sèche) a été faite dans des boîtes de pétri de 90×15 mm avec du papier filtre Whatman 90mm de diamètre et a été suivie pendant 8 semaines dans une chambre de culture à température constante de 25°C et 12 heures de photopériode. Les nombres de répliques (= boîtes de pétri) par espèce et de graines ont été déterminés en fonction de la disponibilité des graines récoltées et suivant la taille des graines (15, 25, 30 ou 100 graines par boîte). Trois répliques ont été faites pour *Vaccinium secundiflorum* (3 boîtes × 19 traitements × 100 graines/boîte = 5700 graines) ; quatre pour *Pentaclohaena latifolia* (4 boîtes × 2 traitements × 15 graines/boîte = 120 graines) ; cinq pour *Aphloia theiformis* (5 boîtes × 14 traitements × 30 graines/boîte = 2100 graines) et *Carissa edulis* (5 boîtes × 20 traitements × 25 graines/boîte = 2500 graines) ; six pour *Uapaca bojeri* (6 boîtes × 20 traitements × 10 graines/boîte = 1200 graines) ; et sept pour *Abrahamia ibityensis* (7 boîtes × 2 traitements × 10 graines/boîte = 140 graines). La germination a été définie comme l'émergence de 2mm de radicule de la graine. L'effet de chaque traitement sur la germination des graines a été mesuré par : le pourcentage final de germination (PG) et le temps moyen de germination (MGT = mean germination time) (Munyanziza & Msanga 1996; Chou *et al.* 2012), calculé à partir des formules suivantes :

$$PG(\%) = \frac{\sum n_i}{N} \times 100 \quad \text{et} \quad MGT = \frac{\sum (t_i \times n_i)}{\sum n_i}$$

où n_i est le nombre des graines germées, N le nombre total de graines, et t_i le jour où la graine n_i a germé.

2.3. Résistance des plantules aux brûlis contrôlés

Au total, quatre espèces ligneuses endémiques de Madagascar (*Abrahamia ibityensis*, *Aphloia theiformis*, *Carissa edulis* et *Uapaca bojeri*) ont été sélectionnées afin d'évaluer la

résistance au feu des plantules. Elles ont été cultivées à partir de janvier 2010 dans des sacs de polythène noir en pépinière.

2.3.1. Mycorhizes

Les plantules de l'expérience ont été cultivées sur deux types de sol : un mélange de sol de la pépinière (sol rouge), sable et compost en proportion 1 : 1 : 1 et un mélange de sol local collecté sous le bois de tapia dans le massif d'Ibity avec du compost en proportion 2 : 1. La densité et la diversité morphologique des spores des Mycorhizes Vésiculaires Arbusculaires (MVA) et la longueur des hyphes ont été déterminées dans les deux types de sol pur (sol de pépinière et sol d'Ibity) et dans les mélanges utilisés. Ces analyses ont été réalisées dans le Laboratoire de Microbiologie de l'Environnement, au Centre National de Recherches sur l'Environnement, à Antananarivo.

Dénombrement des spores : La densité et la diversité morphologiques des spores des MVA ont été déterminées selon la méthode décrite par Sieverding et al. (1991). Les spores ont été extraites à partir des échantillons de sol (100g) par des séries de tamisage (200, 100, 80 et 50 μ m) sous un jet d'eau ; elles ont été classées et comptées selon leur taille (taille du tamis) et leur couleur (Walker 1983). La densité des spores est exprimée en nombre de spores par gramme de sol.

Mesure De La Longueur Des Hyphes : La longueur des hyphes a été déterminée après extraction et filtration des hyphes sur des membranes filtres quadrillées (Hanssen, Thingstad, & Goksøyr 1974) par la technique du « Gridline intersection method » (Newman 1966). Six répétitions ont été réalisées par type de sol. Les filtres ont été montés entre lame et lamelle dans un glycérol 50% et observés au microscope, au grossissement X100, pour le comptage des intersections entre les hyphes et le quadrillage. Les résultats sont exprimés en mg⁻¹ de sol sec.

2.3.2. Brûlis contrôlés

Des plantules d'âges variés (6, 9, 12, 16 et 23 mois) ont été brûlées de façon contrôlée en utilisant deux densités différentes de paille de *Loudetia simplex* : Faible Densité (FD = 5 cm : 0.25 kg/m²) et Grande Densité (GD = 15 cm : 1 kg/m²) ; *Loudetia simplex* est la Poaceae dominante de la strate herbacée sur le massif d'Ibity et le principal combustible naturel lors du passage de feux de brousse sur le massif. La densité de paille a été déterminée selon les critères de Munyanzia et Msanga (1996) pour simuler, respectivement, les conditions d'un feu de faible intensité et de forte intensité. La survie des plantules a été contrôlée trois mois après le brûlis.

2.4. Analyses statistiques

Afin d'étudier la différence entre l'imbibition pré-germination et l'absence de traitement (témoin) sur le pourcentage de germination et le MGT, des tests-t ont été effectués. Des tests ANOVA à deux facteurs ont été réalisés afin de déterminer les effets de la température (40°C, 60°C, 80°C, 100°C et 120°C) et du temps d'exposition (5, 10, 30, 60 et 90 minutes) sur le pourcentage de germination et le MGT. Pour tous les tests ANOVA, les pourcentages et le MGT ont été traités comme des variables et les traitements comme des facteurs. La distribution normale des données a été vérifiée avec le test de Shapiro (moins de 40 données) ou le test de Lilliefors (plus de 40 données) et des transformations racine carrée ont été effectuées si nécessaire. L'homogénéité des variances a été confirmée avec le test de Bartlett. Lorsque les ANOVA étaient significatives ($p < 0.05$), des analyses post-hoc de Tukey ont été effectuées. Quand la distribution normale des données n'a pas été confirmée, des tests Kruskal-Wallis, suivis de tests Wilcoxon, ajustés avec la correction de Bonferroni, ont été réalisés afin de déterminer les effets de la température et le temps d'exposition sur le pourcentage de germination et le MGT.

Pour évaluer les différences de densité de spores des MVA ou encore la longueur des hyphes entre les quatre types de sol (sol d'Ibity et sol de la pépinière avec/sans compost) des tests ANOVA à deux facteurs ont été effectués. Lorsque les ANOVA étaient significatives ($p < 0.05$), des analyses post-hoc de Tukey ont été effectuées. Afin d'évaluer la survie des plantules aux brûlis contrôlés et de déterminer l'âge auquel les plantules ont le plus de

probabilités de survivre après le passage d'un feu simulé dans des conditions *ex-situ*, des modèles GLM avec une distribution des erreurs de type binomiale et avec la fonction canonique de lien logit ont été réalisés (Crawley 2011). La variable de réponse était la survie des plantules trois mois après le brûlis (0 pour les individus morts et 1 pour les individus vivants). Les facteurs (variables explicatives) étaient le type du sol (sol de la pépinière vs. sol d'Ibity); l'âge auquel les plantules ont été brûlées (6, 9, 12, 16 et 23 mois); et la densité de paille utilisée lors du brûlis (Faible densité FD vs. grande densité GD). Toutes les analyses statistiques ont été réalisées sur le logiciel R (The R Foundation for Statistical Computing, version 2.11.1).

3. Résultats

3.1. Germination

L'imbibition pré-germination des graines n'a pas d'effet significatif sur les pourcentages de germination (Tableau V-1). Les pourcentages de germination des graines en l'absence de traitement (témoin) par rapport à ceux obtenus avec l'imbibition pré-germination sont (Tableau V-1) : 1) relativement élevés pour *Abrahamia ibityensis* ($77.9 \pm 7.5\%$, Figure V-1a) et *Carissa edulis* ($97.6 \pm 1.1\%$, Figure V-1e); 2) intermédiaires pour *Aphloia theiformis* ($42.0 \pm 1.8\%$, Figure V-1c) et *Pentachlaena latifolia* ($43.9 \pm 3.74\%$, Figure V-1g); 3) relativement faibles pour *Vaccinium secundiflorum* ($26.2 \pm 3.47\%$). Aucune germination d'a été observée chez *Uapaca bojeri*.

Seule *Carissa edulis* présente une différence de MGT entre les deux traitements : l'imbibition lui permet de réduire son MGT d'un jour (Tableau V-1; Figure V-1f). *Pentachlaena latifolia* a germé en 3.98 ± 0.26 jours (Tableau V-1; Figure V-1h) alors que *Vaccinium secundiflorum* a germé en 19.7 ± 0.63 jours (Tableau V-1). Le MGT est intermédiaire pour les autres trois espèces *Abrahamia Ibityensis* (5.9 ± 0.71 jours; Figure V-1b), *Aphloia theiformis* (11.3 ± 0.37 jours ; Figure V-1d) et *Carissa edulis* (6.9 ± 0.20 jours ; Figure V-1f).

Tableau V-1 : Moyenne du pourcentage de germination (PG) et du temps moyen de germination (MGT) des espèces ligneuses testées en chambre de culture.

Espèce	Traitement	PG (%)	Test t, Anova ou Kruskal-Wallis (PG)	MGT (jours)	Test t, Anova ou Kruskal-Wallis (MGT)
		Moyenne ± Erreur Standard		Moyenne ± Erreur Standard	
<i>Abrahamia ibityensis</i>	Imbibition	71.4±14.4	Test t _{Traitement} =-0.8, p=0.42 Test	7.0±1.21	Test t _{Traitement} =1.77, p=0.12
	Témoin	84.3±4.8		4.7±0.48	
<i>Pentachlaena latifolia</i>	Imbibition	42.3±4.7	Test t _{Traitement} =-0.4, p=0.70	3.8±0.52	Test t _{Traitement} =-0.84, p=0.46
	Témoin	45.5±6.8		4.2±0.13	
<i>Aphloia theiformis</i>	Imbibition	40.7±2.4	Test t _{Traitement} =-0.7, p=0.49	10.8±0.56	Test t _{Traitement} =-1.48, p=0.18
	Témoin	43.3±2.8		11.8±0.41	
	40°C	37.7±1.8	Kruskal-Wallis chi ² _{Temperature} =59.1, p<0.001	13.1±0.46	F _{Temperature} =49.85, p<0.001 ***
	80°C	18.8±1.9		16.1±0.64	
	120°C	1.7±0.7		27.7±0.78	
<i>Carissa edulis</i>	Imbibition	99.2±0.8	t _{Traitement} =1.5, p=0.19	6.3±0.13	Test t _{Traitement} =-6.09, p<0.001 ***
	Témoin	96±1.95		7.4±0.12	
	40°C	94.6±1.1	F _{Temperature×Temps} =3.7, p-value<0.001	7.9±0.15	Kruskal-Wallis chi ² _{Temperature} = 38.23, p<0.001 ***
	60°C	84.2±2.6		7.4±0.29	
	80°C	8.6±0.97		5.9±0.33	
	100°C 5'	81.6±3.9		7.4±0.76	
	120°C 5'	75.2±4.08		7.4±0.31	
	120°C	16.5±		5.7±0.32	
<i>Uapaca bojeri</i>	Témoin	0		0	
	Imbibition	0		0	
	40°C	0		0	
	60°C	0		0	
	80°C	0		0	
	100°C 5'	0		0	
	120°C	0		0	
	120°C 5'	0		0	
<i>Vaccinium secundiflorum</i>	Témoin	26.2±3.5	Kruskal-Wallis chi ² _{Temperature} =31.2, p<0.001	19.7±0.63	F _{Temperature×Temps} =5.52, p<0.001 ***
	40°C	11.3±1.5		20.7±0.68	
	60°C	4.5-1.01	Kruskal-Wallis chi ² _{Temps} =4.4, p=0.35	31.2±1.32	
	80°C	18.4±0.98		19.8±0.36	
	100°C 5'	4.7±1.45		21.9±0.89	
	120°C	8.3±2.7		23.42 ±1.7	
	120°C 5'	12±0.58		34.5±1.22	

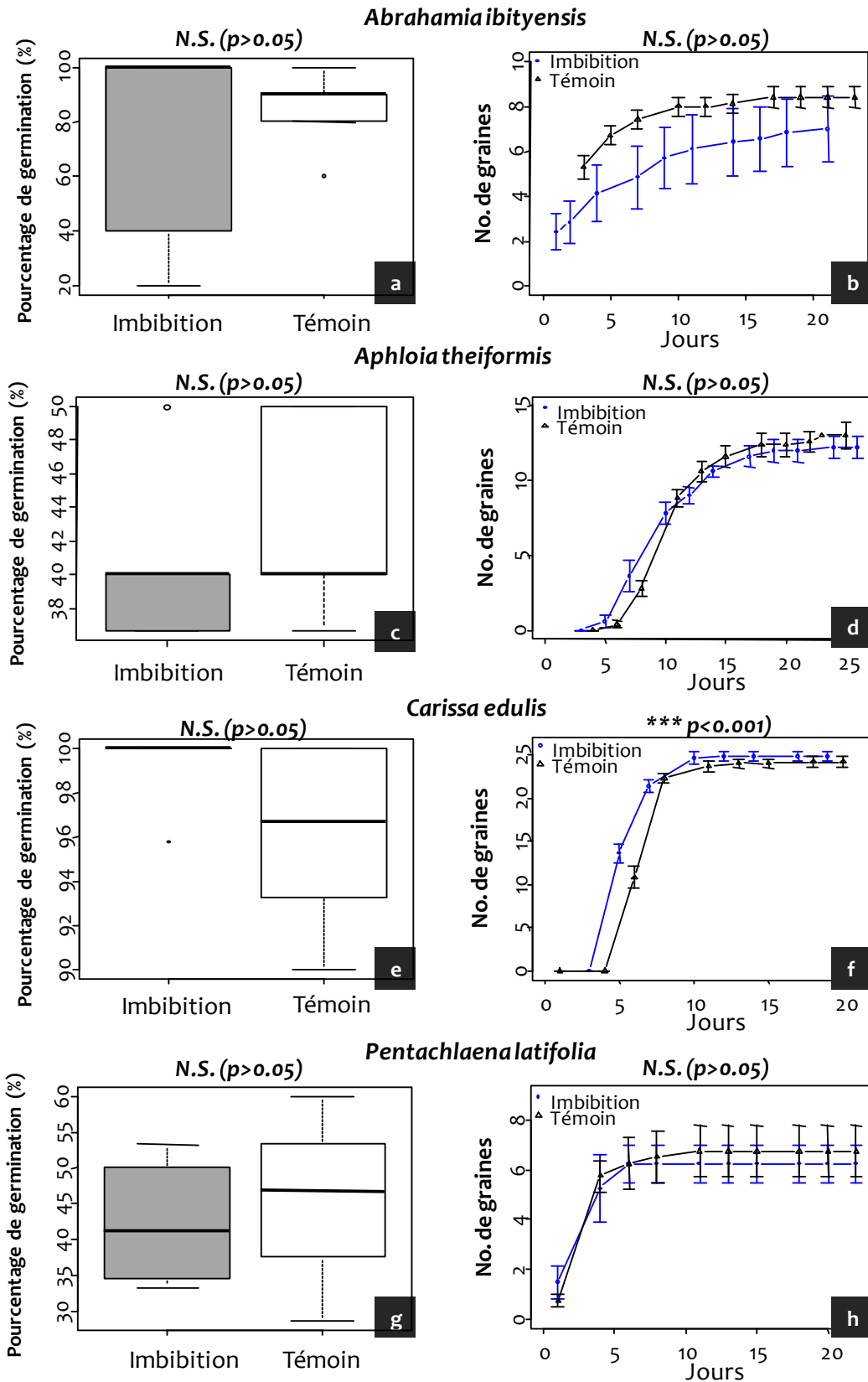
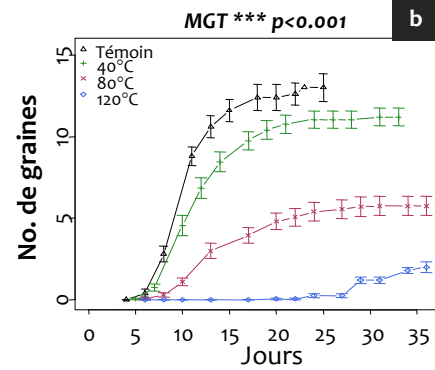
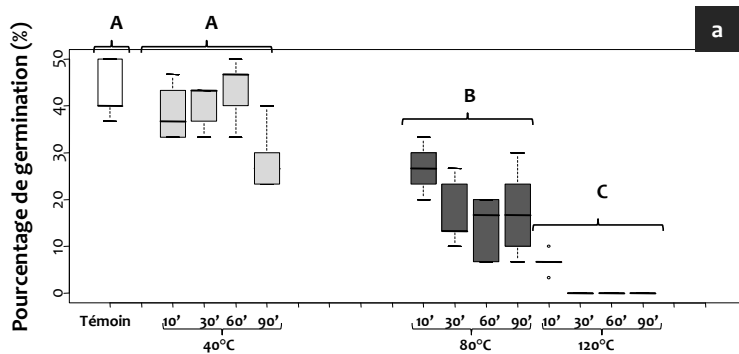


Figure V-1 : Pourcentage de germination (figures a, c, e, g) et cinétique de germination (valeur cumulée du nombre des graines germées par jour; figures b, d, f, h) des quatre (sur cinq) espèces étudiées en absence de traitements (témoin) et en testant l'imbibition pré-germination des graines pendant 24h dans l'eau.

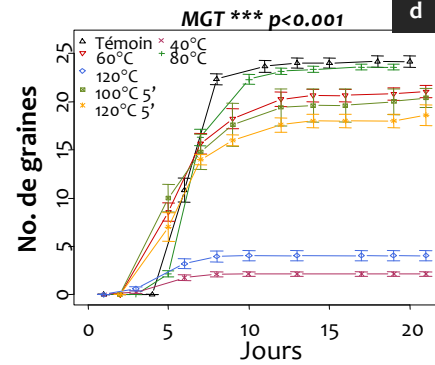
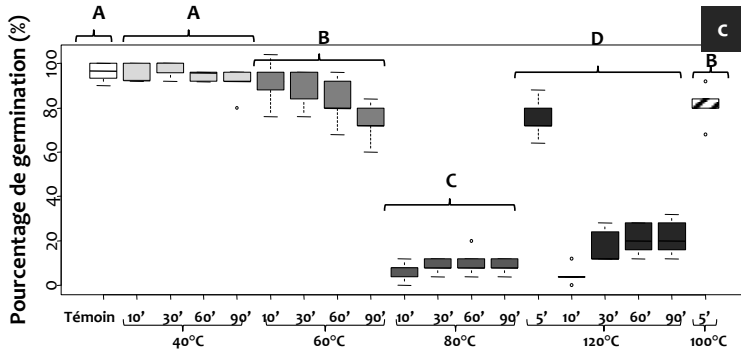
3.2. Effet de la chaleur sèche sur la germination

La température a eu un effet sur le pourcentage de germination et sur le GMT de toutes les espèces testées. Le pourcentage de germination d'*Aphloia theiformis* a été significativement affecté négativement par l'augmentation de la température (Kruskal-Wallis $\chi^2=59.1$, $p\text{-value}<0.001$; Figure V-2a), alors qu'aucune différence n'a été trouvée en comparant les temps d'exposition (Kruskal-Wallis $\chi^2=2.8$, $p\text{-value}=0.43$). Pour cette espèce, le pourcentage maximal de germination a été obtenu pour les graines testées en absence de traitement ($43.3\pm 2.8\%$) et le pourcentage minimal pour les graines préchauffées à 120°C ($1.7\pm 0.7\%$; Tableau V-1, Figure V-2a); le MGT a une valeur supérieure au témoin et maximale quand les graines ont été préchauffées à 80°C (16.1 ± 0.64 jours; $F_{\text{Temperature}}=49.9$, $p\text{-value}<0.001$; Tableau V-1, Figure V-2b). Pour *Carissa edulis*, le pourcentage de germination a été significativement affecté par la température et le temps d'exposition à la chaleur ($F_{\text{Temperature}\times\text{Temps}}=3.7$, $p\text{-value}<0.001$; Figure V-2c). Pour cette espèce, le pourcentage de germination maximal a été obtenu pour les graines testées en absence de traitement et celles préchauffées à 40°C ($96\pm 1.95\%$ et $94.6\pm 1.1\%$ respectivement; Tableau V-1, Figure V-2c) et le pourcentage minimal pour les graines préchauffées à 120°C ($28\pm 5.2\%$; Tableau V-1, Figure V-2c); le MGT a varié selon la température à laquelle les graines ont été préchauffées : un temps de préchauffage court (5 minutes) à des températures élevées (100 et 120°C) a permis d'obtenir des pourcentages de germination similaires au témoin (Kruskal-Wallis $\chi^2_{\text{Temperature}} = 38.23$, $p\text{-value}<0.001$; Tableau V-1, Figure V-2d). Finalement, pour *Vaccinium secundiflorum*, le pourcentage de germination a été significativement affecté négativement par l'augmentation de la température (Kruskal-Wallis $\chi^2=31.2$, $p\text{-value}<0.001$; Figure V-2e) et aucune différence n'a été trouvée en comparant les temps d'exposition (Kruskal-Wallis $\chi^2=4.4$, $p\text{-value}=0.35$; Figure V-2e). Pour cette espèce, le pourcentage maximal de germination a été obtenu pour les graines testées en absence de traitement ($26.2\pm 3.5\%$; Tableau V-1, Figure V-2e) et le pourcentage minimal pour les graines préchauffées à 60°C ($4.5\pm 1.0\%$; Tableau V-1, Figure V-2e); pourtant à 80°C il est observé une augmentation du pourcentage de germination ($18.4\pm 0.98\%$) qui n'atteint pas celui obtenu dans le témoin. Le MGT de cette espèce a varié selon la température à laquelle les graines ont été préchauffées et le temps d'exposition à la chaleur ($F_{\text{Temperature}\times\text{Temps}}=5.52$, $p\text{-value}<0.001$; Tableau V-1, Figure V-2f); la valeur la plus élevée a été observée quand les graines ont été préchauffées à 120°C pendant 5 minutes et à 60°C (34.5 ± 1.22 et 31.2 ± 1.32 jours respectivement) et la valeur la plus faible quand elles ont été préchauffées à 100°C pendant 5 minutes (21.9 ± 0.89 jours).

Aphloia theiformis



Carissa edulis



Vaccinium secundiflorum

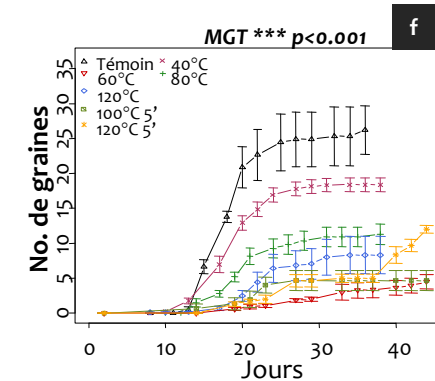
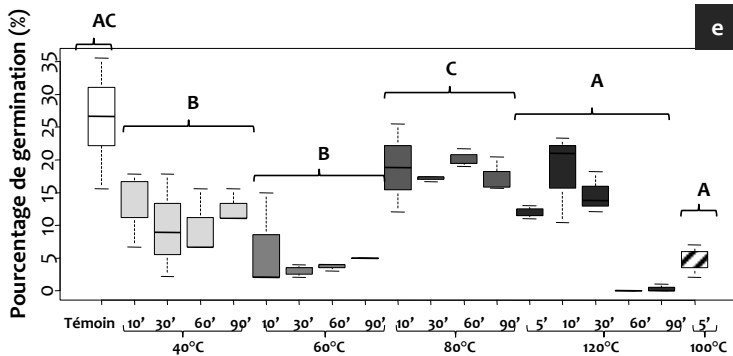


Figure V-2 : Pourcentage de germination (figures a, c, e) et cinétique de germination (valeur cumulée du nombre des graines germées par jour ; figures b, d, f) des trois (sur cinq) espèces étudiées selon les différents traitements de l'effet de la chaleur sèche pré-germination. Quatre températures différentes (40°C, 60°C, 80°C et 120°C) sont évaluées. Pour chacune de ces températures, les graines ont été exposées pendant 10, 30, 60 et 90 minutes. Pour simuler le passage d'un feu chaud et plus rapide, deux températures ont été évaluées (100°C et 120°C) en exposant les graines à la chaleur sèche pendant 5 minutes.

3.3. Quantification et caractéristiques des mycorhizes dans le sol

Le sol de la pépinière a une quantité plus élevée de mycorhizes (30.05±6.29 et 33.34±7.54 spores/g de sol dans le sol de la pépinière et dans le mélange avec le sol de la pépinière respectivement) que le sol d'Ibity (12.97±0.4 et 12.84±0.79 spores/g de sol dans le sol d'Ibity

et dans le mélange avec le sol d'Ibity respectivement) ($F_{\text{Sol}}=14.5$, $p\text{-value}<0.01$; Figure V-3a). Les hyphes des mycorhizes des deux types de sol de pépinière sont plus longues que celles des deux types de sol d'Ibity ($F_{\text{Sol}}=230.9$, $p\text{-value}<0.001$ et $F_{\text{Compost}}=60.5$, $p\text{-value}<0.001$; Figure V-3b) : 2.83 ± 0.05 m/g de sol dans le sol de la pépinière, 3.67 ± 0.16 m/g de sol dans le mélange avec le sol de la pépinière, 1.52 ± 0.08 m/g de sol dans le sol d'Ibity, et 2.14 ± 0.03 m/g de sol dans le mélange avec le sol d'Ibity respectivement. La séparation de spores en morphotypes montre que dans tous les types de sol le morphotype noir est le plus commun et le hyalin le moins commun : $57.8\pm 4.16\%$ et $0.19\pm 0.19\%$ respectivement dans le sol de la pépinière, $55.5\pm 0.75\%$ et $0\pm 0\%$ respectivement dans le mélange avec le sol de la pépinière, $83.3\pm 2.08\%$ et $0\pm 0\%$ respectivement dans le sol d'Ibity, et $78.0\pm 1.04\%$ et $0\pm 0\%$ respectivement dans le mélange avec le sol d'Ibity respectivement (Figure V-3c).

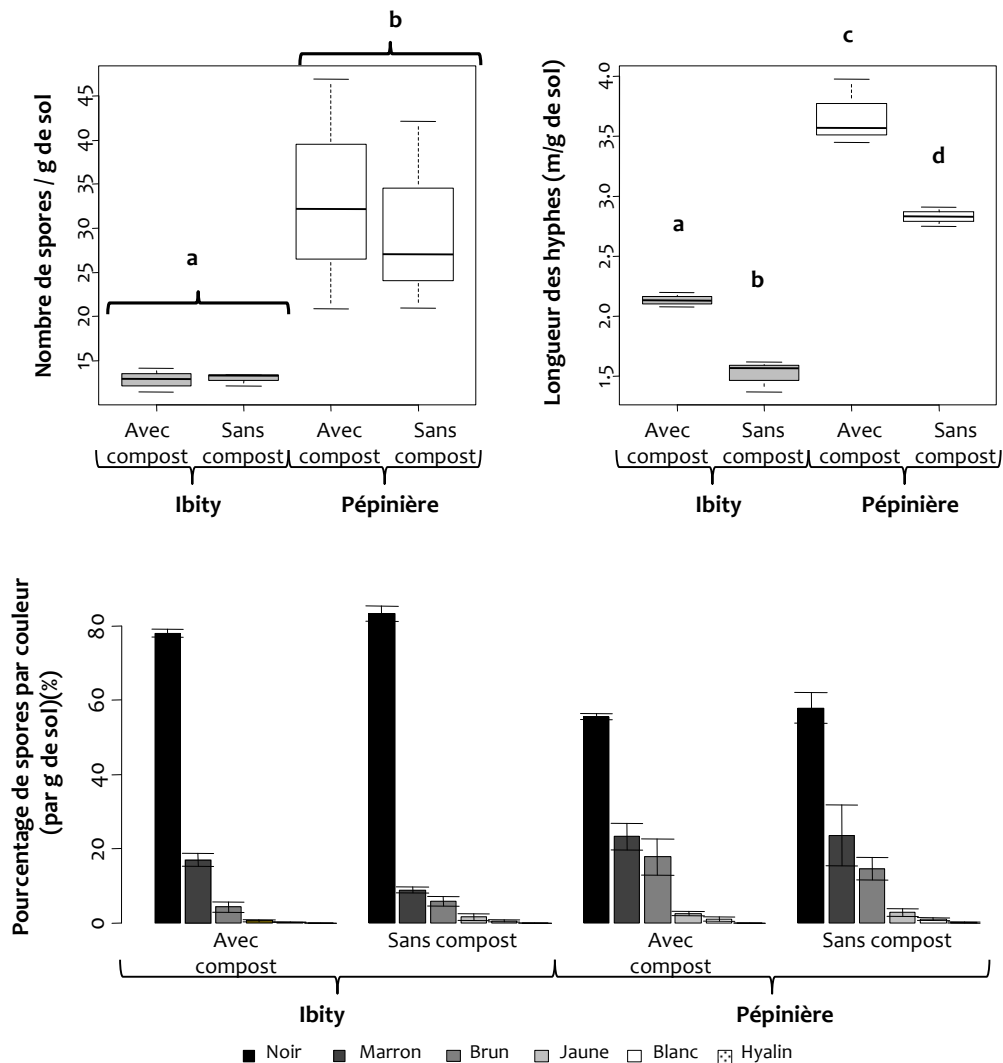


Figure V-3: Quantification du nombre de spores/g de sol (a), de la longueur des hyphes (b) et du pourcentage de chaque morphotype des mycorhizes (c) pour le quatre types de sol évalués : sol de la pépinière mélangé avec du compost, sol de la pépinière pur, sol d'Ibity mélangé avec du compost et sol d'Ibity pur.

3.4. Survie des plantules au feu

Pour *Abrahamia ibityensis*, le modèle linéaire généralisé (GLM) qui explique le mieux les différences de survie des plantules (27% de la variance, AIC = 133.6), inclut seulement deux des trois facteurs : le type de sol n'a pas d'effets sur la survie des plantules (Figure V-4a) alors que les facteurs âge des plantules et densité de la paille sont significatifs (Figure V-4b,c ; $P(>|Chi|<0.01$ et $P(>|Chi|<0.001$ respectivement). Pour le facteur âge, les coefficients (ou vecteurs « z ») sont positifs indiquant une plus grande probabilité de survie que de mort, mais cela n'est significatif que pour les plantules de 12 mois ($P(>|z|<0.01$) (Figure V-4c). La grande densité de paille a un coefficient négatif, donc les plantules ont une plus grande probabilité de mourir dans ce traitement bien que cette tendance ne soit pas significative ; la faible densité de paille a un coefficient positif et donc les plantules ont une plus grande probabilité de survivre dans ce traitement bien que cette tendance ne soit pas significative ; le témoin a un coefficient positif et significatif ($P(>|Chi|<0.01$) (Figure V-4b).

Pour *Aphloia theiformis*, le modèle linéaire généralisé (GLM) qui explique le mieux les différences dans la survie des plantules (44% de la variance, AIC= 150.2), inclut les trois facteurs (type de sol + âge des plantules + densité de la paille). Selon ce modèle, seuls les facteurs âge des plantules et densité de la paille sont significatifs ($P(>|Chi|<0.001$). Le sol de la pépinière a un coefficient négatif et significatif ($P(>|z|<0.05$), donc les plantules ont une plus grande probabilité de mourir que de survivre sur ce type de sol (Figure V-4d). Pour le facteur âge, les coefficients (ou vecteurs « z ») sont positifs indiquant une plus grande probabilité de survie que de mort, mais cela n'est significatif que pour les plantules de 8 mois ($P(>|z|<0.01$), 12 mois ($P(>|z|<0.001$) et 23 mois ($P(>|z|<0.05$) (Figure V-4f). La grande densité de paille a un coefficient négatif et significatif ($P(>|z|<0.01$) (Figure V-4e), donc les plantules ont une plus grande probabilité de mourir dans ce traitement.

Pour *Carissa edulis*, le modèle linéaire généralisé (GLM) qui explique le mieux les différences dans la survie des plantules (26% de la variance, AIC=231.3), inclut seulement deux des trois facteurs : le type de sol n'a pas d'effet sur la survie des plantules pour cette espèce (Figure V-4g) alors que les facteurs âge des plantules et densité de la paille sont significatifs ($P(>|Chi|<0.05$ et $P(>|Chi|<0.001$ respectivement). Pour le facteur âge, les coefficients (ou vecteurs « z ») sont positifs indiquant une plus grande probabilité de survie que de mort, mais

cela n'est significatif que pour les plantules de 12 mois ($P(>|z|<0.01)$) et 16 mois ($P(>|z|<0.05)$) (Figure V-4i). La grande densité de paille a un coefficient négatif, et donc les plantules ont une plus grande probabilité de mourir dans ce traitement bien que cette tendance ne soit pas significative (Figure V-4h).

Pour *Uapaca bojeri*, le modèle linéaire généralisé (GLM) qui explique le mieux les différences dans la survie des plantules (36% de la variance, AIC=145.3), inclut les trois facteurs (type de sol + âge des plantules + densité de la paille). Selon ce modèle, les facteurs type de sol, âge des plantules et densité de la paille sont significatifs ($P(>|Chi|<0.001)$). Le sol d'Ibity a un coefficient (ou vecteurs « z ») négatif et significatif ($P(>|z|<0.01)$), donc les plantules ont une plus grande probabilité de mourir que de survivre sur ce type de sol ; contrairement au sol de la pépinière qui a un coefficient positif qui est marginalement significatif ($P(>|z|=0.07)$), donc les plantules ont une plus grande probabilité de survivre sur ce type de sol (Figure V-4j). Pour le facteur âge, les coefficients sont positifs indiquant une plus grande probabilité de survie, mais cela n'est significatif que pour les plantules de 12 et 23 mois ($P(>|z|<0.001)$), et négatif et significatif pour les plantules de 6 mois indiquant une plus grande probabilité de mourir que de survivre à cet âge ($P(>|z|<0.01)$) (Figure V-4l). La petite densité de paille a un coefficient positif et significatif ($P(>|z|<0.01)$) donc les plantules ont une plus grande probabilité de survivre dans ce traitement (Figure V-4k). Le témoin qui n'est pas brûlé a un coefficient positif et significatif ($P(>|z|<0.01)$).

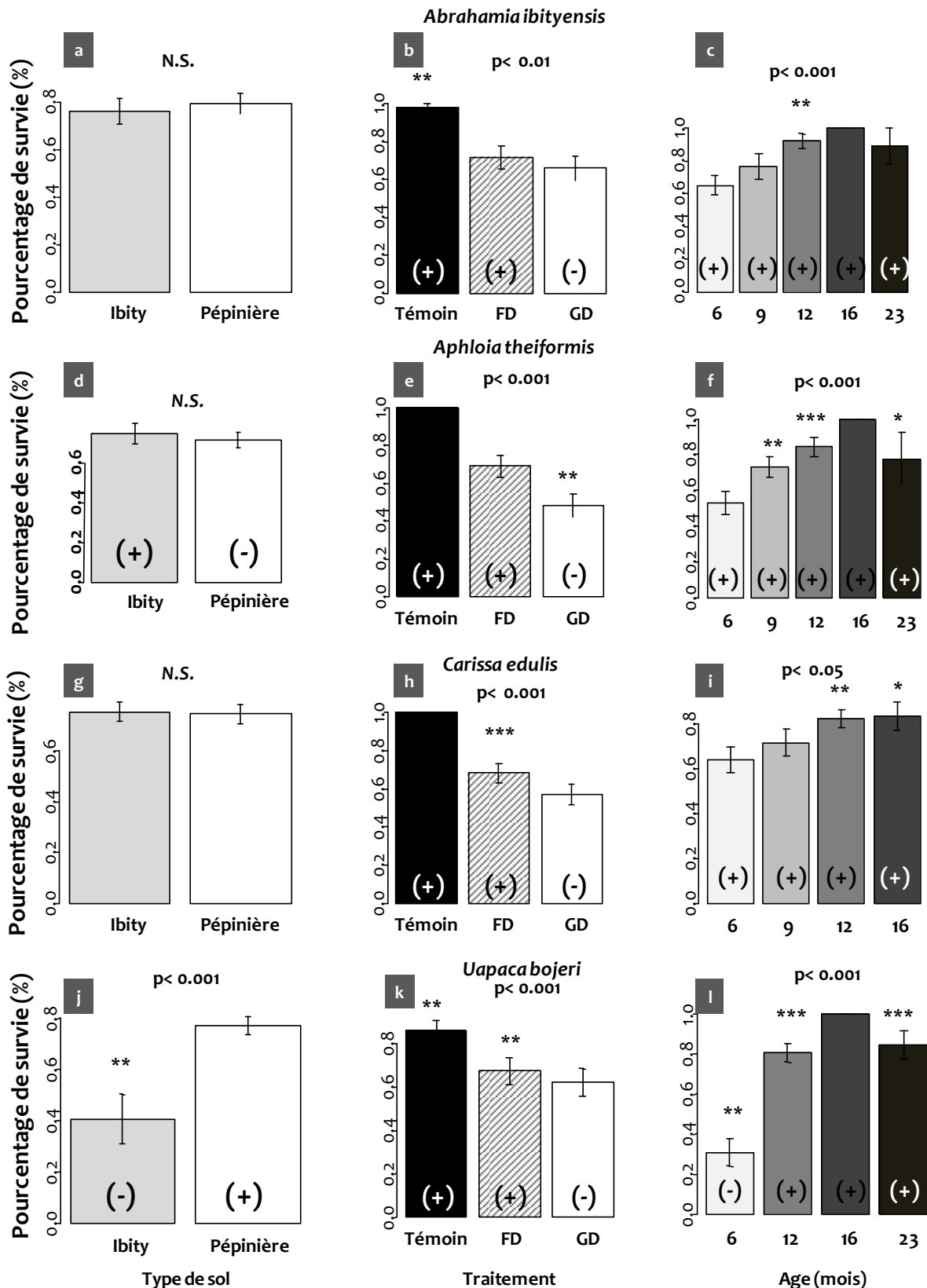


Figure V-4: GLM pour *Abrahamia ibityensis* (a, b, c), *Aphloia theiformis* (d, e, f), *Carissa edulis* (g, h, i) et *Uapaca bojeri* (j, k, l). Résultats des trois variables explicatives type de sol : sol d'Ibity (vert) et sol de la pépinière (rouge) ; traitement selon la densité de la paille : témoin (noir), faible densité (FD, rose) et grande densité (GD, bleu) ; et l'âge des plantules au moment du brûlis : 6, 9, 12, 16 et 23 mois. *** $p < 0.001$, ** $p < 0.01$, * $p < 0.05$; « + » = z positif et « - » = z négatif

4. Discussion

4.1. Germination

L'imbibition pré-germination des graines n'a eu pour effet que de légèrement diminuer le temps moyen de germination pour une des quatre espèces testées : *Carissa edulis*. L'installation des espèces ligneuses des savanes à partir de graines a été initialement rapportée comme un événement rare, avec des évidences de reproduction principalement végétative (Sarmiento & Monasterio 1983). Pourtant, pour certaines espèces d'arbres dans les boisements secs tropicaux et les savanes, la dormance des graines a été démontrée (Brown 1993; Mucunguzi & Oryem-Origa 1996; Dayamba et al. 2008); certaines espèces ont aussi des graines non dormantes ou récalcitrantes (Oliveira & Valio 1992). L'étude de la phénologie réalisée sur les espèces ligneuses du bois de tapia (chapitre 4) et d'autres observations personnelles montrent que la dispersion des graines de certaines espèces de cette formation végétale est associée à la saison de pluies : *Abrahamia ibityensis*, *Aphloia theiformis*, *C. edulis*, *Uapaca bojeri* et *Vaccinium secundiflorum*. La germination des graines de ces espèces ligneuses est donc potentiellement liée aux précipitations car la pluie amène une augmentation de l'humidité du sol qui favorise la germination (Oliveira & Silva 1993; Baskin & Baskin 2000), ce qui rend les résultats des tests d'imbibition difficiles à interpréter.

Kull et al. (2005) ont affirmé que les graines d'*Uapaca bojeri* sont de type récalcitrant, perdant leur viabilité quelques jours après leur dispersion. Cette affirmation a été confirmée par Randrianavosoa et al. (2011), qui ont, de plus, montré qu'elles ne tolèrent pas une dessiccation en dessous de 20% de teneur en eau. Pourtant, les tests de germination *ex-situ* réalisés dans une chambre de culture ne montrent pas un effet significatif de l'imbibition dans l'eau pendant 24 heures sur le pourcentage de germination ni sur le MGT. Choinski et Tuohy (1991) montrent que la germination d'arbres africains (*Acacia tortilis* and *Acacia karroo*) augmente après l'imbibition 24h dans l'eau.

Dans notre étude, à l'exception d'*Abrahamia ibityensis* et de *Carissa edulis*, la germination des espèces étudiées est inférieure à 50%. Pour ces deux espèces, les observations de germination réalisées en pépinière, montrent des taux de germination plus faibles (*A. ibityensis* 35.7%; *C. edulis* 22.4%; Alvarado et al. 2010) que ceux observés en laboratoire (*A.*

ibityensis 84.3% ; *C. edulis* 96%). A l'opposé, la germination d'*Aphloia theiformis* dans l'étude en laboratoire (42.0%) a presque doublé par rapport au pourcentage de germination observé à la pépinière (26.9% ; (Alvarado et al. 2010).

La germination de *Pentachlaena latifolia* n'a jamais été étudiée. Cette espèce a un intérêt particulier dans cette étude car c'est une espèce endémique du Massif d'Ibity (MBG 2012), appartenant à la famille des Sarcolaenaceae, la plus grande famille endémique de Madagascar (Lowry et al. 2000). Cette famille est bien détaillée au niveau taxonomique vue son endémicité (Randrianasolo & Miller 1999; Lowry et al. 2000; Schatz, Lowry II, & Wolf 2000; Hong-Wa 2009), pourtant la biologie des espèces reste encore peu étudiée. La germination des autres espèces appartenant à la même famille est très difficile en conditions *ex-situ* (Baohanta, com. personnelle). Par exemple, la germination des graines de *Xerochlamys bojerina* a été seulement possible juste après la période de floraison (juin et juillet), en utilisant deux types de scarification (avec du H₂O₂ pendant 5 minutes suivie d'une immersion dans l'eau à 20°C et 30°C), suivie d'une incubation à l'étuve pendant 24h et d'une culture sur agar solide. Une fois dépassé la période de floraison, la germination devient difficile voire même impossible (Baohanta, com. personnelle). Dans une expérience réalisée à la pépinière, les pourcentages de germination *Xerochlamys bojeriana* et *Sarcolaena oblingifolia* sont inférieurs à 5% (Alvarado et al. 2010).

Randrianavosoa et al. (2011) rapporte pour *Uapaca bojeri* un taux de germination compris entre 45% et 95%, avec une teneur en eau entre 20% et 30%, que ce soit après 10 à 15 jours de séchage à l'ombre ou après 26 jours de conservation à une humidité relative allant de 60% à 84%. Selon les résultats de l'étude, parallèlement aux tests de laboratoire réalisés dans la pépinière d'Ibity (Alvarado et al. 2010), la germination pour cette espèce reste très faible : 17.8% sur le sol d'Ibity et de la pépinière après trois mois et la germination commence six semaines après le semis. Ceci pourrait expliquer l'absence de germination d'*Uapaca bojeri* après six semaines d'observation dans les conditions du laboratoire.

4.2. Effet de la chaleur sèche sur la germination

En général, les espèces étudiées ont une germination différente des espèces typiques des écosystèmes adaptés au feu, où les intensités faibles du feu stimulent la germination et les intensités élevées augmentent la mortalité des graines (Keeley 1987; Moreno & Oechel 1991; Mucunguzi & Oryem-Origa 1996). Les trois espèces évaluées dans cette étude (*Aphloia theiformis* - Aphloiaceae, *Carissa edulis* - Apocynaceae, *Vaccinium secundiflorum* – Ericaceae), bien qu'elles soient tolérantes à températures modérées, ne sont pas adaptées aux passages du feu. La stimulation de la germination est commune chez les espèces de Fabaceae (Portlock *et al.* 1990; Tarrega, Calvo, & Trabaud 1992; Bradstock & Auld 1995; Mucunguzi & Oryem-Origa 1996; Auld & Denham 2006), de Combretaceae (Dayamba *et al.* 2010) et chez certaines espèces d'Ericaceae qui n'ont pas la capacité de se régénérer après le feu, et qui sont totalement dépendantes de la banque de graines pour leur installation (Keeley 1987). Ces espèces ont une dormance physiologique et sont fréquemment stimulées par la fumée ou la combinaison de chaleur et fumée (Auld & Ooi 2008). Pourtant, la germination de *V. secundiflorum* n'est pas stimulée par l'augmentation de la température, ce qui est contraire à l'étude de Gonzalez-Rabanal & Casal (1995), qui ont trouvé que la germination dans les Ericaceae est stimulée par le choc thermique, bien qu'une vaste gamme de réponses puisse être détectée dans cette famille. Pour les autres deux espèces étudiées à faibles températures (<60°C pour *A. theiformis* et <80°C pour *C. edulis*) les différentes durées d'exposition à la chaleur sèche n'ont pas d'effets sur la germination, pourtant à températures >100°C les graines ont été sensibles à la durée d'exposition, ce qui est similaire aux résultats obtenus pour certaines espèces ligneuses en Australie et Burkina Faso (Auld & O'Connell 1991; Zida *et al.* 2005). La température du feu a été mesurée dans plusieurs écosystèmes tropicaux. Dans les *Campos* au Brésil la température du feu fluctue de 47°C (50cm au-dessus de la surface de sol) à 537.5°C (à la surface de sol) (Fidelis *et al.* 2010). En Australie elle peut varier de 98-458°C dans les formations de savane (Morgan 1999) et jusqu'à 150°C dans les régions boisées (Bradstock & Auld 1995). La plupart des études adoptent des températures supérieures à 60°C comme mortelles pour des tissus végétaux (Whelan 1995). Pourtant l'exposition à la chaleur sèche entre 60°C et 100°C rend les graines de certaines espèces plus perméables et donc favorise leur germination (Baskin & Baskin 2000).

Bien que le bois de tapia soit une végétation pour laquelle le feu fait partie des perturbations (Kull 2000, 2002a), la germination d'aucune des espèces étudiées n'a été stimulée par la chaleur sèche. Ces espèces montrent divers niveaux de tolérance selon les différentes intensités de température testées et selon les durées d'exposition. *Carissa edulis* est la plus sensible à la chaleur. Cette espèce a résisté jusqu'à 60°C, quelque soit le temps d'exposition à la chaleur, sans diminuer la viabilité des graines. A partir de 80°C le pourcentage de germination est réduit à moins de 20%. Une exposition de 5 minutes à 120°C réduit légèrement le pourcentage de germination mais ne tue pas les graines. *Aphloia theiformis* est moins sensible à la chaleur sèche. A 40°C les pourcentages de germination restent proches du pourcentage de germination du témoin. Pourtant à 40°C pendant 90 minutes et à 80°C, quelque soit le temps d'exposition, la germination diminue de 10 à 30%. A 120°C les graines perdent leur viabilité. L'augmentation de la température réduit la germination et augmente le MGT. Cependant *Vaccinium secundiflorum* (Ericaceae) est la moins sensible à la chaleur sèche des quatre espèces étudiées. Pour cette espèce, des températures élevées (80°C et 120°C) ont un impact négatif moins fort sur la germination que des températures plus faibles (40°C et 60°C).

4.3. Survie des plantules au feu

Le feu influence négativement la survie des plantules des quatre espèces étudiées (*Abrahamia ibityensis*, *Aphloia theiformis*, *Carissa edulis* et *Uapaca bojeri*), d'autant plus que la quantité de combustible (total de biomasse sèche) est grande. Les deux densités différentes de biomasse considérées dans ce travail (0.25 kg/m² et 1 kg/m²) simulent respectivement les conditions d'un feu faible et d'un feu fort. Les valeurs de biomasse estimées dans d'autres formations correspondent au rang utilisé dans ce travail : 0.39 à 1.44 kg/m² dans les *Campos* au Brésil (Fidelis et al. 2010) ; et 0.25, 0.5 et 1 kg/m² pour simuler un feu respectivement faible, moyen et fort, dans les boisements d'Acacia à Uganda (Mucunguzi & Oryem-Origa 1996). La fréquence, la saison, le climat, la vitesse et la direction du vent, la pente et le combustible végétal déterminent les effets du feu (Trollope, Trollope, & Hartnett 2002; Cochrane & Ryan 2009). Le combustible végétal est dépendant de la mosaïque bois de tapia-savane qui produit une hétérogénéité dans le recouvrement de la végétation, donc du combustible en grande quantité. Il détermine l'énergie thermique totale disponible pendant le feu (Whelan 1995) et est considéré comme l'un des paramètres les plus importants influençant le comportement

de feu (Trollope *et al.* 2002). Dans les zones de savane herbacée, la densité de combustible varie en fonction de 1) la date du dernier feu, des sites brûlés plus récemment auront une quantité plus faible de biomasse cumulée (Whelan 1995); 2) les précipitations, car l'accumulation de combustible dans les régions de hautes précipitations est plus rapide que dans les régions de faibles précipitations (Archibald *et al.* 2010); et 3) le recouvrement des espèces ligneuses, car les peuplements d'arbres ou arbustes créent un microclimat défavorable pour les graminées qui sont alors réduites en densité (Hoffmann *et al.* 2012). Le bois de tapia peut être présenté comme un peuplement dense d'espèces ligneuses (forêt sclérophylle) jusqu'à des peuplements ouverts (forêt claire) avec un recouvrement de graminées plus fort que dans les peuplements fermés. Ainsi, en conditions *in-situ*, les plantules peuvent être exposées à divers types d'intensité de feu selon la quantité de biomasse sèche disponible.

Bien que ce travail montre des différences dans la quantité des mycorhizes entre les sols d'Ibity et de la pépinière, dans l'ensemble, le type de sol n'a pas eu beaucoup d'effet sur la survie des plantules. Ramanankierana *et al.* (2007) ont montré qu'*Uapaca bojeri* dépend fortement des deux types de mycorhizes (ECM et MVA) pour sa croissance et l'installation des plantules. Les auteurs de ce travail proposent que le statut symbiotique complexe d'*U. bojeri* puisse être géré pour optimiser son développement dans des zones dégradées. Plus récemment Baohanta *et al.* (2012) montrent l'existence de zones fertiles à forte activité microbienne dans les sols sous l'influence de *Xerochlamys bojeriana* et *Sarcolaena oblongifolia*, deux espèces de Sarcolaenaceae trouvées dans les bois de tapia. Cette activité, mesurée par une augmentation de la biomasse aérienne et du taux de mycorhization d'*U. bojeri* sur les sols pré-colonisés par *L. bojeriana* et *S. oblongifolia*, stimule le développement des espèces. La densité des spores et la longueur des hyphes sur le sol d'Ibity sont significativement plus faibles que sur le sol de la pépinière. Les champignons mycorhiziens sporulent quand les conditions sont non favorables (sol pauvres ou dégradés ou sans végétation), dans le cas contraire le nombre de spores diminue. Cela explique les différences entre les 2 types de sol. En effet, le sol de la pépinière a été pris sur des anciennes zones plantées avec *Pinus* sp. La présence de cette espèce exotique peut être la cause des différences de quantité et composition des mycorhizes. Les spores noires sont les plus abondantes sur les deux types de sol, cependant le sol d'Ibity, avec ou sans compost, a un pourcentage plus élevé de spores noires que le sol de la pépinière. Ce dernier a un pourcentage plus élevé de spores marron et

brunes qu'Ibity. Baohanta et al. (2012) ont montré que l'introduction d'espèces exotiques, telles que le *Pinus* sp. et l'*Eucalyptus* sp., produit des changements significatifs des caractéristiques biotiques et abiotiques du sol, ainsi le sol envahi réduit significativement la croissance précoce et l'ectomycorhization des plantules d'*U. bojeri*. Ces impacts négatifs sur les micro-organismes du sol peuvent être compensés en utilisant des espèces de mycorhizes autochtones, afin d'augmenter l'abondance, la diversité et la fonction des propagules de mycorhizes dans le sol (Kisa et al. 2007). La classification des morphotypes des spores par couleur sur le sol d'Ibity et de la pépinière ne permet pas de savoir s'il s'agit des mêmes espèces. Une étude plus détaillée est donc nécessaire pour vérifier le rôle des mycorhizes sur l'installation des espèces autochtones à Ibity afin ensuite de proposer l'utilisation du sol local pour potentiellement améliorer le fonctionnement de reboisement et la réintroduction d'espèces. Ceci a été vérifié pour des formations boisées en Afrique (Bâ et al. 2010) et dans le bois de tapia à Madagascar, où *X. bojeriana* diminue les effets négatifs des espèces exotiques en facilitant l'infection des ectomycorhizes et améliore la croissance d'*U. bojeri*.

Pour *A. theiformis* et *U. bojeri*, deux réponses opposées de la survie ont été observées selon le type de sol. Pour *A. theiformis*, la probabilité de survivre est moins forte sur le sol de la pépinière, tandis que pour *U. bojeri*, les plantules ont une probabilité plus forte de survivre sur ce sol que sur le sol d'Ibity. Ces résultats sont contraires aux recherches sur les interactions de mycorhizes de *U. bojeri* (Ramanankierana et al. 2007), car le résultat attendu était d'avoir une meilleure survie sur le sol d'Ibity (sol avec des mycorhizes locales et des conditions de sols non perturbés par la présence d'espèces exotiques). Pourtant, les effets négatifs du sol d'Ibity sur la survie pour cette espèce pourraient être expliqués par l'absence d'une plante facilitatrice, comme *Xerochlamis bojeriana* ou probablement une autre Sarcolenaceae, qui favorise la mycorhization comme cela a été proposé par Baohanta et al. (2012) Ainsi, l'utilisation du sol d'Ibity dans la pépinière pour le semis des espèces autochtones est importante mais n'est pas suffisante pour assurer la réussite de l'installation ou de la survie des plantules.

Dans l'ensemble, les quatre espèces étudiées survivent mieux au feu si les plantules sont âgées d'au moins 12 mois. La résistance des espèces au feu est déterminée par des caractéristiques morphologiques, principalement les propriétés de l'écorce (principalement

l'épaisseur), le profil du tronc et le taux de croissances des plantules (Gignoux *et al.* 1997). Le seuil de résistance d'une espèce est défini par la taille à laquelle un arbre devient résistant à la perte de biomasse causée par le passage d'un feu (Hoffmann *et al.* 2012). En se basant sur les estimations de l'augmentation de l'épaisseur de l'écorce, Hoffmann *et al.* (2012) estiment que la régénération par rejets de souche des espèces ligneuses de savane et des espèces de forêt devrait exiger respectivement 8 et 14 ans pour atteindre le seuil de résistance. Ainsi, selon l'étude de ces résultats, le seuil pour les plantules devrait exiger un peu plus de temps car leur croissance est plus lente. Une seule espèce, *A. theiformis*, résiste au brûlis à partir de 9 mois, ce qui peut être expliqué par le fait que cette espèce a une croissance plus rapide et une grande capacité à se régénérer par des rejets de souche. *U. bojeri* a été la plus sensible quand elle a été brûlée à 6 mois, faible résistance due à sa lente croissance (Alvarado, obs. personnelle). Dans l'ensemble, la différence de réponse des quatre espèces étudiées est liée au seuil de résistance spécifique à chaque espèce (Gignoux *et al.* 1997)

Les espèces étudiées sont dispersées entre octobre et décembre (chapitre 4), ce qui implique que la germination a lieu en pleine saison de pluies.

5. Conclusion

Toutes les espèces étudiées sont sensibles au feu. Bien que les individus adultes présentent certaines caractéristiques des espèces tolérantes au feu, les plantules n'ont pas montré cette même résistance. Par conséquent, la régénération naturelle du bois de tapia est fortement menacée et limitée, principalement dans le processus d'installation (germination) et le recrutement. En premier lieu, la germination des espèces est inhibée par la chaleur sèche et n'est pas stimulée par l'hydratation. En deuxième lieu, la résistance des plantules au brûlis est faible, particulièrement quand la densité de combustible est plus élevée.

Le protocole de réinsertion et de renforcement de ces espèces sur le massif doit : 1) assurer l'élimination manuelle de la biomasse dans les sites où les transplantations auront lieu afin de protéger les plantules de possibles feux, la construction de pare-feux étant souhaitée et 2) utiliser l'association des espèces ligneuses d'intérêt avec les espèces facilitatrices de la

mycorhization, ainsi, le semis des graines des espèces ligneuses avec celles de *Xerochlamys bojeriana* lors de la production des plantules en pépinière est nécessaire pour augmenter le taux de mycorhization et favoriser leur croissance. Pour un renforcement des populations, le meilleur protocole impliquerait donc la transplantation de plantules âgées de 12 mois en début de saison humide pour favoriser leur installation. Même dans le cas où leur installation est difficile et leur croissance réduite la première année, leur taille devrait donc être au moins celle de plantules de 12 mois au moment du passage d'un éventuel premier feu en fin de saison sèche. Finalement, une gestion du feu doit être mise en place pour assurer la protection de ce type de végétation qui est non seulement endémique, mais qui comprend aussi des espèces menacées ou d'importance économique pour la population locale.

Discussion générale



Vue générale du Massif d'Ibity et des bois de tapia. (Photos par Swanni T. Alvarado)

VI. Discussion générale

1. Les effets du feu sur le bois de tapia

L'objectif de cette thèse était de fournir des indications sur le régime de feux à Ibity et de comprendre les effets réels du feu sur le bois de tapia. Dans un premier temps, la synthèse des recherches faites sur le massif d'Ibity avant 2008 ayant servi de base à la création de la nouvelle aire protégée (**chapitre 1**) a permis de faire un bilan sur l'information existante, et ainsi, d'établir les questions à se poser et les sujets prioritaires à aborder pour comprendre le rôle du feu. Le bois de tapia a attiré l'attention des scientifiques (botanistes, écologues, géographes, etc.) car c'est un type de végétation endémique des hautes terres malgaches, dont la présence est limitée à quatre régions : Ibity, Itremon, Isalo, et Imamo ; de plus, cette végétation est fortement menacée par l'actuel régime de perturbations. L'importance de cette végétation est due : 1) au grand nombre d'espèces endémiques ou rares, comme par exemple les espèces appartenant aux deux familles endémiques de Madagascar (Sarcolaenaceae et Asteropeiaceae) (Lowry II *et al.* 1997), à la diversification des Aloès, et à une diversification des espèces herbacées des genres *Helichrysum*, *Senecio* et *Vernonia* (Birkinshaw *et al.* 2006; MBG 2012); 2) à son importance socioéconomique, car la population locale utilise les ressources naturelles en pratiquant la cueillette des champignons, des fruits comestibles, des plantes médicinales, en ramassant le bois de chauffage et en exploitant les vers à soie pour la production de la soie sauvage (Gade 1985; Kull *et al.* 2005); ces produits sont consommés ou vendus ou encore utilisés dans des pratiques ancestrales (Kull 2002a; Kull *et al.* 2005).

L'état actuel de la structure et la composition des bois de tapia sur Ibity n'était pas connu avant la réalisation de cette thèse. Afin de déterminer l'écosystème de référence pour la conservation et la restauration sur le massif d'Ibity et donc de déterminer le régime de feu approprié, nous avons comparé la structure et la composition de la végétation de bois de tapia entre Ibity et le massif d'Itremo (**chapitre 2**). Itremo a été choisi parmi les trois autres endroits de Madagascar où le bois de tapia est présent parce qu'Ibity et Itremo présentent des conditions écologiques et géomorphologiques similaires, mais des régimes de feux de brousse différents. La caractérisation de la fréquence des feux à Ibity s'est ensuite avérée indispensable pour pouvoir faire par la suite des analyses plus précises sur les effets du feu

(**chapitre 3**). A partir du bilan réalisé dans le chapitre 1 et des informations obtenues dans le chapitre 3 sur la fréquence des feux, trois processus ont été retenus afin de déterminer les effets du feu sur la dynamique de la végétation. La phénologie (**chapitre 4**), la germination et la résistance des espèces ligneuses dans le bois de tapia (**chapitre 5**) ont été étudiées.

L'ensemble des travaux de cette thèse confirme que le feu est une des principales menaces pour le bois de tapia, mais que le feu est également, dans une certaine mesure (Figure VI-1), nécessaire au maintien de sa diversité. En premier lieu, la comparaison d'Ibity et d'Itremo (**Chapitre 2**) montre que les différences d'occupation humaine autour de ces deux massifs influencent très fortement le niveau de pression anthropique, causant des différences au niveau des caractéristiques écologiques et de l'impact des perturbations sur la végétation, particulièrement à travers des différences de régime de feux (Chown *et al.* 2003). Dans ces massifs, la végétation du bois de tapia possède des différences de structure et de composition floristique. A Ibity, où la population locale est plus dense qu'à Itremo et où la fréquence des feux est donc probablement plus élevée, le bois de tapia est caractérisé par une richesse plus élevée en espèces ligneuses et herbacées, mais les arbres ont des hauteurs et du DHP plus faibles. Itremo, avec une pression moins forte de la population locale et donc une fréquence moins forte des feux, a une végétation herbacée caractérisée par une plus forte densité de Poaceae. Cette dominance des Poaceae fait diminuer la richesse spécifique des espèces ligneuses et aussi les régénérations de tapia (probablement par compétition).

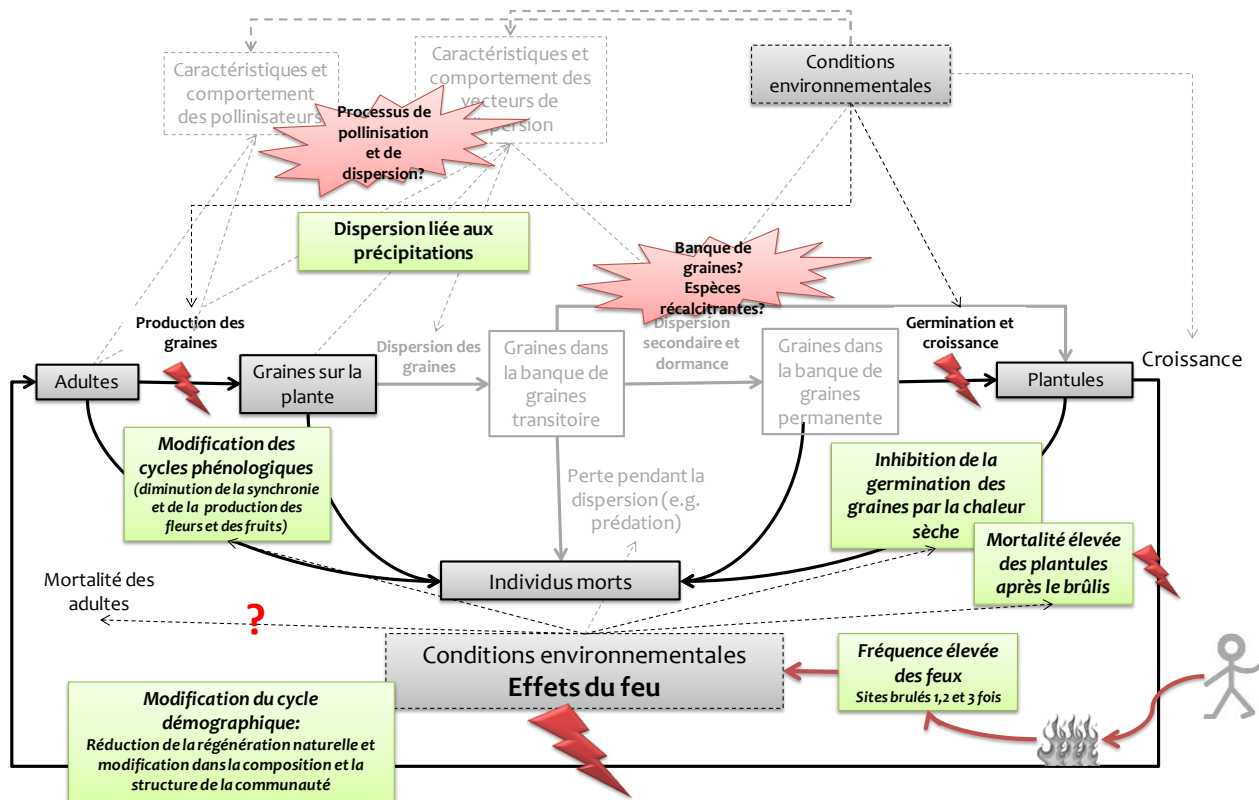


Figure VI-1: Synthèse des résultats obtenus. Les cadres verts résument les principales conclusions des études réalisées dans cette thèse. Les éclairs marquent les points où le cycle démographique est interrompu. Les étoiles rouges montrent les questions qui restent en suspens.

Le bois de tapia est le résultat de l'interaction des conditions édaphiques spécifiques, des activités humaines et du feu. Cette même dynamique a été observée dans un type particulier de savane boisée en Afrique appelée « miombo » (Trapnell 1959; Lawton 1978; Campbell 1996; Backéus et al. 2006). Le miombo peut être considéré comme l'homologue africain du bois de tapia, étant donné les similarités de physiologie et de composition floristique (au niveau des familles et de genres) (Lowry II et al. 1997; Kull et al. 2005), mais aussi étant donné les similarités de conditions climatiques et édaphiques, de régime de feux et de gestion humaine. Tant dans le bois de tapia, que dans le miombo, le feu est un des principaux problèmes pour la régénération naturelle. Les feux de forte intensité à la saison sèche promeuvent le développement de la strate herbacée au détriment de la strate arborée caractéristique de ces boisements (Trapnell 1959). Ainsi, leur structure verticale qui en résulte, est simple, avec une canopée définie par des espèces ligneuses tolérantes au feu et une strate herbacée (Lawton 1978; Chidumayo 1987). La faible proportion des individus ligneux de la strate inférieure de ces deux formations végétales homologues (miombo et bois de tapia) est due au passage des

feux de brousse qui éliminent les jeunes plantes (Chidumayo, 1989). Le feu a donc un effet négatif, observé dans le cas du bois de tapia d'Ibity principalement par le changement du nombre et du type d'espèces présentes, et une mortalité des plantules élevées.

Une analyse plus précise du feu, à partir du traitement des données issues des satellites MODIS ont abouti à la réalisation de cartes de synthèse des fréquences du feu dans une période de 10 ans (2000-2010). Dans le massif d'Ibity, la saison des feux coïncide avec la saison sèche. Les feux tardifs, dans la transition de la saison sèche à humide (septembre-novembre) sont plus abondants que les feux précoces. Ces feux sont les plus sévères car la biomasse accumulée à ce moment de l'année est complètement sèche et en quantité abondante et fournit donc un bon combustible lors d'un feu (Knapp *et al.* 2004; Govender *et al.* 2006). En comparaison, les feux précoces, se produisant dans la transition de la saison humide à sèche (avril-mai), sont moins sévères car la biomasse accumulée à ce moment de l'année n'est pas complètement sèche ni en quantité abondante (Knapp *et al.* 2004; Govender *et al.* 2006). Bien que le niveau de résolution des images utilisées ait été moyen, une délimitation de surfaces brûlées a été réalisée. Le suivi des surfaces brûlées est une source d'information majeure pour l'analyse de la relation feu – dynamique de végétation (Bucini & Lambin 2002; Rollins *et al.* 2004). En effet, ces informations peuvent être utilisées à deux niveaux. Premièrement, cette information est d'une grande utilité pour les gestionnaires de l'aire protégée d'Ibity : ils connaissent à présent avec précision les sites qui ont le plus de risques d'être brûlés, en fonction de la fréquence des feux donnée pour chaque site dans les dix dernières années (une, deux ou trois fois) ; de plus, même si ces informations sont moins fiables, ils ont également des indications sur la récurrence du feu sur chaque site, la période à laquelle le feu se déclare en majorité sur chaque site, etc. Toutes ces indications peuvent permettre aux gestionnaires de prendre des mesures anticipées pour la gestion de cette perturbation : i.e. prévention spécifique sur un lieu donné, à des périodes données, mise en place de pare-feux, etc. Deuxièmement, l'information délivrée par cette étude permet d'apporter des précisions site par site afin d'expliquer les données écologiques (e.g. richesse en espèces herbacées, phénologie, nombre de plantules ligneuses) avec des données de feu précises. Cela permet d'identifier un régime de feu adéquat pour la conservation de biodiversité.

Le cycle démographique dans le bois de tapia à Ibity est modifié par le feu (Figure VI-1). En premier lieu, la fréquence élevée du feu (sites brûlés 3 fois) réduit le nombre d'individus qui produisent des fleurs et des fruits, et l'intensité de chaque phénophase au niveau du paysage et des populations. Le feu, quelque soit sa fréquence, a un effet négatif sur la synchronie des espèces. Dans d'autres écosystèmes adaptés au feu, la floraison et la fructification sont habituellement stimulées (Silva *et al.* 1996; Pausas *et al.* 2004). Le feu peut augmenter la production des fruits, et la floraison et la fructification peuvent être avancées de quelques jours après le passage du feu (Paritsis *et al.* 2006). Pourtant, bien que le feu fasse partie de la dynamique du bois de tapia, les espèces ligneuses ne sont pas adaptées et leurs cycles phénologiques sont modifiés, ce qui réduit le potentiel de reproduction sexuée, favorise la reproduction végétative et à moyen et long terme et détermine la structure de la communauté (Stiles 1977; Herrera 1986; Zandee *et al.* 1992).

La germination et la survie des plantules ont également une réponse négative au passage du feu. En premier lieu, concernant la germination, les espèces étudiées ont une réponse différente des espèces typiques des écosystèmes adaptés au feu, dans lesquelles les faibles intensités du feu stimulent la germination et les fortes intensités augmentent la mortalité des graines (Keeley 1987; Moreno & Oechel 1991; Mucunguzi & Oryem-Origa 1996). Le feu stimule la germination de certaines espèces qui ont une dormance physique, en augmentant la perméabilité de la graine (Baskin & Baskin 2000); mais il est peu probable que ce type de dormance soit présent dans les graines des espèces testées. Le recrutement des plantules est influencé négativement par le feu. La survie des plantules des quatre espèces étudiées est plus faible quand la densité de combustible est élevée. Les conséquences d'un feu intense seraient donc néfastes pour la survie des plantules car l'énergie thermique totale disponible est très élevée à cause de la grande quantité de biomasse accumulée (Whelan 1995). Le feu a des effets négatifs pour les plantules de moins de 12 mois, lesquelles ont une probabilité plus faible de survie. Pourtant, les résultats du chapitre 2 montrent que si le feu ne passe pas assez fréquemment, les plantules des espèces ligneuses sont en compétition avec la strate herbacée. Donc la fréquence de feu adaptée pour la survie des plantules d'espèces ligneuses élevées en pépinière doit être supérieure à 12 mois (une fréquence annuelle élimine ces plantules). Mais comme les conditions de croissance des plantules sur le terrain ne sont pas aussi favorables que celles en pépinière (saison sèche de 5-7 mois), les plantules d'espèces ligneuses ayant naturellement germé dans le bois de tapia sont certainement plus longtemps

sensibles au passage du feu. Bien que ce travail ne montre pas un effet du type de sol sur la survie, il est nécessaire de tester l'association des espèces ligneuses avec les espèces facilitatrices de la mycorhization (Ramanankierana *et al.* 2007; Baohanta *et al.* 2012). Pour augmenter le taux de mycorhization, lors de la production des plantules en pépinière, les espèces ligneuses devraient probablement être semées avec *Xerochlamys bojeriana* afin d'en favoriser la croissance.

Les recherches menées dans cette thèse avaient comme but final de déterminer l'écosystème de référence pour la conservation et la restauration du massif d'Ibity et donc de déterminer le régime de feu le plus adapté. Pour maintenir un bois de tapia en bonne santé, il faut trouver un compromis entre la conservation de la richesse et de la structure. Un état intermédiaire entre l'état du bois de tapia à Itremo et Ibity permettrait d'avoir : 1) des plantules pour la régénération ; 2) une couverture de Poaceae mais d'une densité qui n'empêcherait pas l'installation des arbres ; 3) de grands arbres qui seraient vraisemblablement moins affectés par les feux, etc.

Une fréquence de 1 à 3 feux en 10 ans comme celle trouvée sur Ibity a, dans tous les cas, des effets négatifs sur la phénologie reproductive de la végétation. Une fréquence idéale de feu se situerait à des intervalles supérieurs de 3 ans. Pourtant l'exclusion du feu ou la diminution de la fréquence actuelle dans les savanes peut entraîner des passages de feux plus chauds et plus sévères dûs à l'accumulation du combustible et ces feux provoqueraient des dégâts plus forts sur la végétation ligneuse. Sur les savanes, des brûlis contrôlés seraient souhaitables sur des surfaces précises, qui pourraient être choisies à partir de la cartographie réalisée. Les sites qui ont le plus de risques d'être brûlés sont ceux qui ont accumulé le plus de biomasse et qui subiront des incendies plus chauds et plus sévères ; ceux-ci devraient être brûlés de manière contrôlée pour diminuer la biomasse et favoriser la présence des autres herbacées. Cependant, le bois de tapia devrait être exclu de ces surfaces brûlées, afin de permettre la régénération naturelle, de diminuer les taux de mortalité des plantules et d'augmenter la couverture des espèces ligneuses. Des pare-feux autour des fragments de tapia, zones les plus à risques, sont indispensables pour les protéger des brûlis accidentels.

2. Le future du bois de tapia : vers une forêt sclérophylle ou une savane boisée ?

Le bois de tapia est considéré comme un rémanent des anciennes forêts sclérophylles, plus diverses et plus étalées sur les hautes terres, dont la structure actuelle est le résultat i) du passage fréquent du feu, régime de feu mis en place par l'homme pour le pâturage et les cultures (Perrier de la Bâthie 1921; Humbert 1956; Koechlin *et al.* 1974; Gade 1996) et ii) de l'utilisation humaine et de sa gestion traditionnelle (Kull 2002a; Kull *et al.* 2005). Kull (2002a) affirme que l'utilisation de la forêt par la coupe sélective, le feu et la protection, l'ont transformée en un état stable. Actuellement cette formation végétale à une physionomie variable selon la densité des arbres qui peut varier d'une physionomie plus fermée et proche des forêts sclérophylles, comme il y en existe sur le parc national d'Isalo ou sur le massif d'Itremo, à une physionomie plus ouverte de type forêt claire ou savane boisée, comme sur Ibity. La forêt sclérophylle contient certaines espèces typiques des forêts subhumides sempervirentes des genres *Weinmannia* ou *Tambourissa* (Cornet & Guillaumet 1976). Pourtant, cette végétation est complètement modifiée par un nouveau régime de perturbation caractérisé par le passage annuel des feux de brousse. Le feu a transformé la plupart de ces forêts sclérophylles en formations herbacées secondaires (appelés communément savanes, prairies ou pseudo-steppes) à faible diversité et dominées par un nombre limité de Poaceae (Du Puy & Moat 1996; Lowry II *et al.* 1997). La présence des espèces de forêts sclérophylles dans le bois de tapia est limitée car ces espèces sont plus sensibles au feu. Le feu augmente la mortalité des individus adultes et élimine la régénération naturelle en tuant les plantules. L'étude sur la composition et la structure des bois de tapia à Ibity ont montré que les espèces dominantes possèdent les caractéristiques typiques des espèces tolérantes au feu (grosses écorces, régénération par des rejets de souche, etc.) et la présence des espèces de forêt sclérophylle est très réduite (Alvarado *et al.* accepted with minor corrections) et limitée aux forêts de galerie (observation personnelle).

Le transformation des forêts en savanes a également été observée dans le « miombo » (Trapnell 1959; Lawton 1978; Campbell 1996; Backéus *et al.* 2006). La dynamique de la végétation, les effets du régime de feu du bois de tapia, et l'équilibre actuel entre les espèces herbacées et ligneuses peuvent être comparés et expliqués selon les facteurs qui déterminent la coexistence arbres-herbes dans le miombo, et en général, dans

les savanes tropicales. Ces mécanismes et facteurs ont été amplement étudiés pour comprendre la dynamique de la végétation et l'écologie des savanes (Higgins *et al.* 2000; Bond, Midgley, & Woodward 2003; van Langevelde *et al.* 2003; Staver *et al.* 2009; Hoffmann *et al.* 2012). Le feu est un des facteurs les plus importants qui détermine la dynamique de la végétation, particulièrement la dynamique de la strate arborée, la distribution des biomes sur la planète (Bond *et al.* 2003), et aussi les effets de l'influence humaine sur les régimes de feu qui varient selon le type d'écosystème.

L'impact du feu dans la transformation de la forêt sclérophylle en bois de tapia, et l'influence de l'homme dans le changement du régime des feux, expliquent la transformation de cette végétation. Whitlock *et al.* (2010) ont montré l'influence anthropique sur un gradient de régimes de feu limité par le climat d'un côté et par le combustible de l'autre. Dans une forêt humide, la fréquence du feu est faible principalement à cause des hauts niveaux d'humidité du combustible: le feu est donc limité par le climat (Figure VI-2). Les forêts sèches/sclérophylles (avec des combustibles adéquats et des climats saisonniers) et les prairies/savanes (avec une couverture continue de combustible) sont plus sensibles aux influences humaines (Whitlock *et al.* 2010). La suppression du feu dans ces prairies/savanes engendre l'expansion des régions boisées. La suppression du feu dans des forêts sèches/sclérophylles change le régime qui passe de feux faibles, non fréquents et non sévères à des feux plus fréquents, plus grands et plus sévères, qui favorisent l'expansion des savanes (Figure VI-2). Ceci explique l'évolution du bois de tapia et sa transformation actuelle en savanes boisées comme cela est observé sur Ibity. La fréquence de la transition d'un état à l'autre dépend de la fréquence des événements de feu ; la transformation de savane en forêt a besoin d'une longue période sans feux, alors que la transition contraire, de forêt à savane est favorisée quand les feux sont suffisamment intenses pour causer la mortalité de la biomasse des arbres adultes (Hoffmann *et al.* 2012). Les feux répétés ouvrent la canopée des forêts sclérophylles, augmentent le recouvrement des herbacées qui sont plus inflammables, ce qui augmente l'inflammabilité des arbres et réduit la survie des plantules des espèces ligneuses que ne sont pas adaptées aux brûlis répétés.

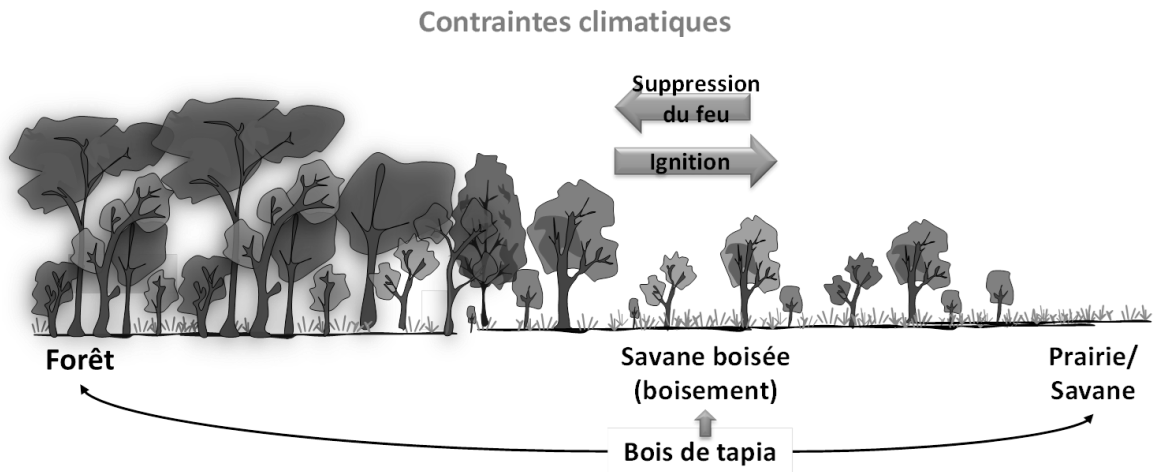


Figure VI-2 : Influence anthropique sur un gradient de régimes de feu limité par le climat d'un côté et par le combustible de l'autre (traduit et adapté d'après Whitlock et al. 2010).

Dans les savanes naturelles, le pâturage de la mégafaune a un rôle important comme un des facteurs biologiques qui contrôle la production de biomasse (Van Langevelde et al. 2003; Bond & Keeley 2005). A Madagascar, l'absence des grands herbivores augmente le risque d'incendie dans les savanes. Le feu est donc le seul facteur naturel qui contrôle l'accumulation de biomasse. Sur Ibity, cette accumulation n'est pas contrôlée, et comme cela est observée dans les savanes mésiques (précipitations >800mm), la biomasse herbacée atteint les niveaux pré-feu très rapidement après un feu (Govender et al. 2006). Ainsi, la fréquence de feu, due à cette augmentation rapide de la biomasse, peut augmenter dans ce type de formations.

VII. Conclusion et perspectives

1. Implications pour la conservation

Le massif d'Ibity est brûlé tous les ans. La quantité et la localisation des feux sont variables, ce qui a créé une mosaïque de végétation caractérisée par un grand pourcentage de recouvrement des savanes et un très faible pourcentage de recouvrement du bois de tapia. La nouvelle aire protégée d'Ibity inclut la plupart des fragments de bois de tapia. Etant donné que la superficie couverte par cette végétation dans l'aire protégée est très réduite (2%) il est nécessaire de prendre des mesures pour sa conservation.

Ce travail montre que, en général, le problème actuel du bois de tapia est l'interruption ou modification du cycle démographique à plusieurs niveaux, particulièrement sa limitation dans le recrutement. La réduction de la floraison et de la fructification par le feu réduit la quantité de propagules qui peuvent être potentiellement dispersées. De plus, les graines dispersées ont un pourcentage de germination faible, qui pour certaines espèces diminue avec le passage du feu. Dans l'étape suivante, le recrutement des espèces ligneuses est aussi limité par le feu. La mortalité des plantules après le passage d'un feu est élevée, en particulier quand la quantité de biomasse est élevée. Un feu de fin de saison sèche (ou la biomasse accumulée est très abondante) ou un feu dans un site qui n'a pas brûlé depuis un certain temps (accumulation de biomasse) est néfaste pour la survie des plantules. La résistance aux feux fréquents dans les savanes dépend de leur capacité à se régénérer par des rejets de souche. Ces modifications ont un impact dans la structure et la composition de la végétation.

2. Questions en suspens

La viabilité des graines après le feu ou après la saison des pluies n'a pas été mesurée. Pour cette raison, il est difficile de savoir si les graines présentent un type de dormance, ou si on peut confirmer que toutes les espèces sont récalcitrantes. Une étude sur la viabilité des graines et sur la banque de graines est nécessaire pour détecter d'autres types de stratégies que des espèces pourraient avoir mis en place pour résister au feu. Est-ce que la viabilité des graines diminue après le feu et est-elle inférieure à la viabilité des graines non brûlées? Est-ce que la banque de graines est composée d'espèces ligneuses ou d'espèces herbacées? Ces

questions sont très importantes pour déterminer les traits qui déterminent l'équilibre arbre-herbacée. D'autres facteurs qui n'ont pas été inclus dans ce travail tels les interactions entre les plantes, les pollinisateurs et les agents de dispersion affectent fortement la phénologie et la dispersion et deviennent ainsi des sujets prioritaires dans les futures recherches.

La cartographie des feux a permis d'avoir un premier aperçu de la fréquence de feux. Pourtant, la période évaluée (10 ans) ne donne pas les informations complètes pour définir le régime de feu. La fréquence de feux dans les 10 dernières années a été influencée par les événements politiques du pays, et cette variable assez récente peut modifier la trajectoire du régime de feu actuel. Cette cartographie constitue un apport pour la gestion de la nouvelle aire protégée car elle a permis de situer les surfaces brûlées et de mesurer ces surfaces. Ainsi, les premières mesures pour contrôler les impacts du feu peuvent être prises à partir des cartes annuelles. Cependant pour améliorer les cartes, une calibration avec des images d'une résolution plus élevée (30m, 250m) à une date est souhaitée. Egalement une validation de ces cartes à partir de l'analyse statistique basée sur les indices spectraux (e.g. BAI, BI, etc.) est nécessaire pour valider les résultats obtenus.

Ce travail s'est concentré sur les espèces ligneuses du bois de tapia. Pourtant les feux affectent également la végétation herbacée sous le bois de tapia et la végétation herbacée des savanes. Ainsi, une étude sur l'effet du feu dans les savanes est nécessaire afin de comprendre la dynamique de la végétation et l'écologie du feu, lequel maintien la végétation dans son état actuel. Ces recherches serviront à déterminer quelles sont les barrières de la végétation ligneuse pour coloniser les savanes. Les interactions comme la compétition, peuvent jouer un rôle clé dans cet équilibre apparent. Lors de cette thèse, des données sur la composition et la structure des savanes (11 sites x 10 quadrats/site) et de la strate herbacée sous le bois de tapia (8 sites x 10 quadrats/site), ainsi que la phénologie de ces espèces herbacées, ont été collectées. Ces données doivent être maintenant analysées pour compléter les résultats obtenus sur les espèces ligneuses.

D'autres techniques restent à explorer pour favoriser l'installation des espèces ligneuses. Une étude plus détaillée sur les mycorhizes reste à développer pour comprendre le rôle de ces symbioses dans la facilitation de l'installation et du recrutement. Egalement d'autres

techniques non exploitées restent à être étudiées. Des recherches sur le bouturage pourraient aider à résoudre le problème de l'installation des espèces dont les graines sont difficiles à faire germer.

VIII. Bibliographie

- Agrawal, A.K. (1990) Floristic composition and phenology of temperate grasslands of Western Himalaya as affected by scraping, fire and heavy grazing. *Plant Ecology*, **88**, 177–187.
- Alexander, H.D., Arthur, M.A., Loftis, D.L. & Green, S.R. (2008) Survival and growth of upland oak and co-occurring competitor seedlings following single and repeated prescribed fires. *Forest Ecology and Management*, **256**, 1021–1030.
- Alvarado, S.T., Buisson, E., Rabarison, H., Birkinshaw, C. & Lowry, P.P. (2012) Ibity Mountain, Madagascar: Background and perspectives for ecological restoration. *Ecological Restoration*, **30**, 12–15.
- Alvarado, S.T., Buisson, E., Rabarison, H., Rajeriarison, C., Birkinshaw, C. & Lowry II, P.P. (2013, accepted with minor corrections) Comparison of plant communities on two massifs in Madagascar (Ibity and Itremo) with contrasting conservation histories and current status. *Plant Ecology and Diversity*.
- Alvarado, S.T., Buisson, E., Rabarison, H., Rajeriarison, C., Birkinshaw, C. & Lowry II, P.P. (2010) Reintroduction and reinforcement of endangered woody species populations in Tapia woodlands, Mount Ibity, Madagascar: protocol and preliminary results. *SER-Europe Conference Proceedings* (<http://ser.semico.be/>, 4p.).
- Andersson, M., Michelsen, A., Jensen, M. & Kjeller, A. (2004) Tropical savannah woodland: effects of experimental fire on soil microorganisms and soil emissions of carbon dioxide. *Soil Biology and Biochemistry*, **36**, 849–858.
- Andrews, J.R. & Birkinshaw, C.R. (1998) A comparison between the daytime and night-time diet, activity and feeding height of the black lemur, *Eulemur macaco* (Primates: Lemnidae), in Lokobe forest, Madagascar. *Folia Primatologica*, **69**, 175–182.
- ANGAP. (2001) *Projet De Code Des Aires Protégées*, ANGAP (Association Nationale pour la Gestion des Aires Protégées). Ministère de l'Environnement, Antananarivo.
- Archibald, S., Nickless, A., Govender, N., Scholes, R.J. & Lehsten, V. (2010) Climate and the inter-annual variability of fire in southern Africa: a meta-analysis using long-term field data and satellite-derived burnt area data. *Global Ecology and Biogeography*, **19**, 794–809.
- Atlas numérique SAPM. (2011) Atlas numérique SAPM (Système des Aires Protégées de Madagascar). URL http://atlas.rebioma.net/index.php?option=com_frontpage&Itemid=1 [accessed 10 October 2011]
- Augspurger, C.K. (1983) Phenology, flowering synchrony, and fruit set of six neotropical shrubs. *Biotropica*, **15**, 257–267.
- Auld, T.D. & Denham, A.J. (2006) How much seed remains in the soil after a fire? *Plant Ecology*, **187**, 15–24.
- Auld, T.D. & O'Connell, M.A. (1991) Predicting patterns of post-fire germination in 35 eastern Australian Fabaceae. *Australian Journal of Ecology*, **16**, 53–70.
- Auld, T.D. & Ooi, M.K.J. (2008) Applying seed germination studies in fire management for biodiversity conservation in south-eastern Australia. *Web Ecology*, **8**, 47–54.
- Bâ, A.M., Diédhiou, A.G., Prin, Y., Galiana, A. & Duponnois, R. (2010) Management of ectomycorrhizal symbionts associated to useful exotic tree species to improve reforestation performances in tropical Africa. *Annals of Forest Science*, **67**, 301–301.
- Bâ, A.M., Duponnois, R., Moyersoen, B. & Diédhiou, A. (2012) Ectomycorrhizal symbiosis of tropical African trees. *Mycorrhiza*, **22**, 1–29.
- Backéus, I., Pettersson, B., Strömquist, L. & Ruffo, C. (2006) Tree communities and structural dynamics in miombo (*Brachystegia-Julbernardia*) woodland, Tanzania. *Forest Ecology and Management*, **230**, 171–178.
- Baeza, M.J., Raventós, J., Escarré, A. & Vallejo, V.R. (2006) Fire risk and vegetation structural dynamics in Mediterranean shrubland. *Plant Ecology*, **187**, 189–201.
- Baker, H.G. (1959) Reproductive methods as factors in speciation in flowering plants. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, **24**, 177–191.
- Bal, M.C. & Métaillé, J.P. (2005) Propositions méthodologiques pour l'étude des feux agro-sylvopastoraux en montagne pyrénéenne. Évaluation qualitative et quantitative des résidus d'incendies à partir des analyses pédoanthracologiques. *Anthropozoologica*, **40**, 81–93.
- Banda, T., Schwartz, M.W. & Caro, T. (2006) Effects of fire on germination of *Pterocarpus angolensis*. *Forest Ecology and Management*, **233**, 116–120.
- Baohanta, R., Thioulouse, J., Ramanankierana, H., Prin, Y., Rasolomampianina, R., Baudoin, E., Rakotoarimanga, N., Galiana, A., Randriambanona, H., Lebrun, M. & Duponnois, R. (2012) Restoring native forest ecosystems after exotic tree plantation in Madagascar: combination of the local ectotrophic species *Leptolena bojeriana* and

- Uapaca bojeri* mitigates the negative influence of the exotic species *Eucalyptus camaldulensis* and *Pinus patula*. *Biological Invasions*, **14**, 2407–2421.
- Bartlett, H.H. (1955) *Fire in relation to primitive agriculture and grazing in the tropics: Annotated Bibliography*. Vol. 2. University of Michigan. Department of Botany.
- Bartlett, H.H. (1956) Fire, primitive agriculture, and grazing in the tropics. *Man's Role in Changing the Face of the Earth*, **2**, 692–720.
- Baskin, C.C. & Baskin, J.M. (2000) *Seeds: ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination*. Elsevier.
- Basse, E. (1934) Les groupements végétaux du Sud-Ouest de Madagascar. *Annales des Sciences Naturelles, Botanique, série 10*, 93–225.
- Batalha, M.A. & Mantovani, W. (2000) Reproductive phenological patterns of cerrado plant species at the Pé-de-Gigante Reserve (Santa Rita do Passa Quatro, SP, Brazil): a comparison between the herbaceous and woody floras. *Revista Brasileira de Biologia*, **60**, 129–145.
- Beckage, B. & Stout, I.J. (2000) Effects of repeated burning on species richness in a Florida pine savanna: a test of the intermediate disturbance hypothesis. *Journal of Vegetation Science*, **11**, 113–122.
- Benke, C.S.C. & Morellato, L.P.C. (2002) Comparação de dois métodos de avaliação da fenologia de plantas, sua interpretação e representação. *Revista Brasileira de Botânica*, **25**, 269–275.
- Bertrand, A. (1998) Revue documentaire préalable à l'élaboration d'une politique et d'une stratégie de gestion des feux de végétation à Madagascar. In : *Feux et déforestation à Madagascar*. Revues bibliographiques, Bertrand and Sourdat (Eds) Cirad - ORSTOM - CITE éditeurs, Antananarivo.
- Birkinshaw, C., Andriamihajarivo, T.H., Rakotoarinivo, C.R., Randrianaina, L., Randrianarivelo, C., Rasamimanana, V.N., Rasolondraibe, B., Ravoahangy, A., Razafindraso, R. & Seing, S.T. (2006) *Le massif d'Ibity: Description, évaluation et stratégie de conservation*. Unpublished Report. Missouri Botanical Garden, Madagascar Program., Antananarivo, Madagascar.
- Birkinshaw, C., Andriamihajarivo, T.H., Randrianaina, L., Randrianarivelo, C., Rasolondraibe, B., Ravoahangy, A. & Razafindraso, R. (2004) *Evaluation Bioécologique Des Ressources Naturelles Et Pressions Anthropiques – Études Socio-économiques En Vue D'établir Une Proposition De Stratégie De Conservation Pour Le Massif d'Itremo*. Missouri Botanical Garden, Madagascar Program., Antananarivo, Madagascar.
- Bloesch, U. (1999) Fire as a tool in the management of a savanna/dry forest reserve in Madagascar. *Applied Vegetation Science*, **2**, 117–124.
- Bollen, A. (2003) *Fruit-frugivore interactions in a Malagasy Littoral Forest: a community-wide approach of seed dispersal*. PhD Thesis. Universiteit Antwerpen. Faculteit Wetenschappen. Departement Biologie, Antwerpen.
- Bollen, A. & Donati, G. (2005) Phenology of the littoral forest of Sainte Luce, Southeastern Madagascar. *Biotropica*, **37**, 32–43.
- Bond, W.J. & Keeley, J.E. (2005) Fire as a global “herbivore”: the ecology and evolution of flammable ecosystems. *Trends in Ecology & Evolution*, **20**, 387–394.
- Bond, W.J. & Midgley, J.J. (2001) Ecology of sprouting in woody plants: the persistence niche. *Trends in Ecology & Evolution*, **16**, 45–51.
- Bond, W.J., Midgley, G.F. & Woodward, F.I. (2003) What controls South African vegetation-climate or fire? *South African Journal of Botany*, **69**, 79–91.
- Bond, W.J. & Van Wilgen, B.W. (1996) *Fire and Plants*. Springer.
- Bond, W.J., Woodward, F.I. & Midgley, G.F. (2005) The global distribution of ecosystems in a world without fire. *New Phytologist*, **165**, 525–538.
- Borchert, R. (1999) Climatic periodicity, phenology and cambium activity in tropical dry forest trees. *Iawa Journal*, **20**, 239–248.
- Borrini-Feyerabend, G. (1996) *Collaborative Management of Protected Areas: Tailoring the Approach to the Context*. IUCN, Gland, Switzerland.
- Borrini-Feyerabend, G. & Dudley, N. (2005) *Les aires protégées à Madagascar: bâtir le système à partir de la base*. WCPA, CEESP, IUCN.
- Bosser, J. (1969) *Graminées de pâturages et des cultures à Madagascar*. ORSTOM, Paris.
- Bouxin, G. & Gautier, N. (1982) Methods of pattern analysis for limestone grasslands in Belgium. *Vegetatio*, **49**, 65–83.
- Bradstock, R.A. & Auld, T.D. (1995) Soil temperatures during experimental bushfires in relation to fire intensity: consequences for legume germination and fire management in south-eastern Australia. *Journal of Applied Ecology*, **32**, 76–84.
- Brockington, D., Igoe, J. & Schmidt-Soltau, K. (2006) Conservation, human rights, and poverty reduction. *Conservation Biology*, **20**, 250–252.
- Brown, N.A.C. (1993) Promotion of germination of fynbos seeds by plant-derived smoke. *New Phytologist*, **123**, 575–583.

- Bruner, A.G., Gullison, R.E., Rice, R.E. & Da Fonseca, G.A.B. (2001) Effectiveness of parks in protecting tropical biodiversity. *Science*, **291**, 125–128.
- Bucini, G. & Lambin, E.F. (2002) Fire impacts on vegetation in Central Africa: a remote-sensing-based statistical analysis. *Applied Geography*, **22**, 27–48.
- Burney, D.A. (1987a) Late Quaternary stratigraphic charcoal records from Madagascar. *Quaternary Research*, **28**, 274–280.
- Burney, D.A. (1987b) Late Holocene vegetational change in central Madagascar. *Quaternary Research*, **28**, 130–143.
- Burney, D.A. (1997) Theories and facts regarding Holocene environmental change before and after human colonization. In: *Natural change and human impact in Madagascar*, Washington: Smithsonian Press. pp. 75–89. S. M. Goodman and B. D. Patterson (eds.).
- Burney, D.A., Burney, L.P., Godfrey, L.R., Jungers, W.L., Goodman, S.M., Wright, H.T. & Jull, A.J. (2004) A chronology for late prehistoric Madagascar. *Journal of Human Evolution*, **47**, 25–63.
- Butchart, S.H.M., Walpole, M., Collen, B., Van Strien, A., Scharlemann, J.P.W., Almond, R.E.A., Baillie, J.E.M., Bomhard, B., Brown, C., Bruno, J., Carpenter, K.E., Carr, G.M., Chanson, J., Chenery, A.M., Csirke, J., Davidson, N.C., Dentener, F., Foster, M., Galli, A., Galloway, J.N., Genovesi, P., Gregory, R.D., Hockings, M., Kapos, V., Lamarque, J.-F., Leverington, F., Loh, J., McGeoch, M.A., McRae, L., Minasyan, A., Morcillo, M.H., Oldfield, T.E.E., Pauly, D., Quader, S., Revenga, C., Sauer, J.R., Skolnik, B., Spear, D., Stanwell-Smith, D., Stuart, S.N., Symes, A., Tierney, M., Tyrrell, T.D., Vie, J.-C. & Watson, R. (2010) Global biodiversity: indicators of recent declines. *Science*, **328**, 1164–1168.
- Campbell, B.M. (1996) *The Miombo in transition: woodlands and welfare in Africa*. Centre for International Forestry Research (CIFOR), Bogor, Indonesia.
- Carcaillet, C., Bergeron, Y., Richard, P.J.H., Frechette, B., Gauthier, S. & Prairie, Y.T. (2004) Change of fire frequency in the eastern Canadian boreal forests during the Holocene: does vegetation composition or climate trigger the fire regime? *Journal of Ecology*, **89**, 930–946.
- Caturla, R.N., Raventós, J., Guàrdia, R. & Vallejo, V.R. (2000) Early post-fire regeneration dynamics of *Brachypodium retusum* Pers.(Beauv.) in old fields of the Valencia region (eastern Spain). *Acta Oecologica*, **21**, 1–12.
- Certini, G. (2005) Effects of fire on properties of forest soils: a review. *Oecologia*, **143**, 1–10.
- Chaneton, E.J. & Facelli, J.M. (1991) Disturbance effects on plant community diversity: spatial scales and dominance hierarchies. *Vegetatio*, **93**, 143–155.
- Chidumayo, E.N. (1987) Species structure in Zambian miombo woodland. *Journal of Tropical Ecology*, **3**, 109–118.
- Chidumayo, E.N. (1988) A re-assessment of effects of fire on Miombo regeneration in the Zambian Copperbelt. *Journal of Tropical Ecology*, **4**, 361–372.
- Chidumayo, E.N. (1989) Early post-felling response of *Marquesia* woodland to burning in the Zambian Copperbelt. *Journal of Ecology*, **77**, 430–438.
- Chidumayo, E.N. (2002) Changes in Miombo woodland structure under different land tenure and use systems in central Zambia. *Journal of Biogeography*, **29**, 1619–1626.
- Chidumayo, E.N. & Frost, P. (1996) Population biology of miombo trees. In: *The Miombo in transition: woodlands and welfare in Africa*, Centre for International Forestry Research (CIFOR) pp. 59–71. Campbell B.M. (ed), Bogor, Indonesia.
- Choinski J.S., J. & Tuohy, J.M. (1991) Effect of water potential and temperature on the germination of four species of African savanna trees. *Annals of Botany*, **68**, 227–233.
- Chou, Y.F., Cox, R.D. & Wester, D.B. (2012) Smoke water and heat shock influence germination of shortgrass prairie species. *Rangeland Ecology & Management*, **65**, 260–267.
- Chown, S.L., Van Rensburg, B.J., Gaston, K.J., Rodrigues, A.S.L. & Van Jaarsveld, A.S. (2003) Energy, species richness, and human population size: conservation implications at a national scale. *Ecological Applications*, **13**, 1233–1241.
- Clark, J.S. (1988) Stratigraphic charcoal analysis on petrographic thin sections: application to fire history in northwestern Minnesota. *Quaternary Research*, **30**, 81–91.
- Clements, F.E. (1916) *Plant succession: an analysis of the development of vegetation*. Carnegie Institution of Washington.
- Cochrane, M.A. & Ryan, K.C. (2009) Fire and fire ecology: Concepts and principles. In: *Tropical fire ecology - climate change, land use, and ecosystem dynamics*, Springer Praxis Books. pp. 25–62. Springer Berlin Heidelberg.
- Collins, S.L. (1989) Experimental analysis of patch dynamics and community heterogeneity in tallgrass prairie. *Plant Ecology*, **85**, 57–66.
- Collins, S.L. (1992) Fire frequency and community heterogeneity in tallgrass prairie vegetation. *Ecology*, **73**, 2001–2006.
- Collins, S.L. & Barber, S.C. (1985) Effects of disturbance on diversity in mixed-grass prairie. *Plant Ecology*, **64**, 87–94.

- Collins, S.L. & Gibson, D.J. (1990) Effects of fire on community structure in tallgrass and mixed-grass prairie. In: *Fire in North American tallgrass prairies*, University of Oklahoma Press, Norman, Publishing Division of the University. pp. 81–98. Collins S. L. and Wallace L. L. (eds), Oklahoma, USA.
- Collins, S.L. & Glenn, S.M. (1997) Intermediate disturbance and its relationship to within-and between-patch dynamics. *New Zealand Journal of Ecology*, **21**, 103–110.
- Collins, S.L. & Smith, M.D. (2006) Scale-dependent interaction of fire and grazing on community heterogeneity in tallgrass prairie. *Ecology*, **87**, 2058–2067.
- Connell, J.H. (1983) On the prevalence and relative importance of interspecific competition: evidence from field experiments. *American Naturalist*, 661–696.
- Connell, J.H. & Slatyer, R.O. (1977) Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *American naturalist*, **111**, 1119–1144.
- Cornet, A. (1974) *Essai de cartographie bioclimatique à Madagascar*. ORSTOM, Paris.
- Cornet, A. & Guillaumet, J.L. (1976) Divisions floristiques et étages de végétation à Madagascar. *ORSTOM, Paris*, **6**, 35–40.
- Corvalan, C., Hales, S. & McMichael, A. (2005) *ecosystems and human well-being: health synthesis: a report of the Millennium Ecosystem Assessment*, World Health Organization. Island Press Washington, DC.
- Crawley, M.J. (2011) *Statistics: An introduction using R*. John Wiley & Sons Ltd.
- Crosti, R., Ladd, P.G., Dixon, K.W. & Piotto, B. (2006) Post-fire germination: The effect of smoke on seeds of selected species from the central Mediterranean basin. *Forest Ecology and Management*, **221**, 306–312.

- D**ayamba, S.D., Sawadogo, L., Tigabu, M., Savadogo, P., Zida, D., Tiveau, D. & Oden, P.C. (2010) Effects of aqueous smoke solutions and heat on seed germination of herbaceous species of the Sudanian savanna-woodland in Burkina Faso. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, **205**, 319–325.
- Dayamba, S.D., Tigabu, M., Sawadogo, L. & Oden, P.C. (2008) Seed germination of herbaceous and woody species of the Sudanian savanna-woodland in response to heat shock and smoke. *Forest Ecology and Management*, **256**, 462–470.
- DEF. (1996) *Inventaire écologique forestier national. Rapport, République de Madagascar*. Antananarivo.
- DeFries, R., Hansen, A., Newton, A.C. & Hansen, M.C. (2005) Increasing isolation of protected areas in tropical forests over the past twenty years. *Ecological Applications*, **15**, 19–26.
- De Medeiros, D.P.W., Lopes, A.V. & Zickel, C.S. (2007) Phenology of woody species in tropical coastal vegetation, northeastern Brazil. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, **202**, 513–520.
- Desanker, P.V., Frost, P.G.H., Justice, C.O. & Scholes, R.J. (1997) The Miombo Network: Framework for a terrestrial transect study of land-use and land-cover change in the miombo ecosystems of Central Africa. *IGBP GLOBAL CHANGE REPORT*.
- Dewar, R.E. (1984) Extinctions in Madagascar: The loss of the subfossil fauna. In: *Quaternary Extinctions: A Prehistoric Revolution*, University of Arizona Press pp. 574–593. Martin, P.S., Klein, R.G. (Eds.), Tucson.
- Dewar, R.E. & Burney, D.A. (1994) Recent research in the paleoecology of the highlands of Madagascar and its implications for prehistory. *Taloha*, **12**, 79–87.
- Dez, J. (1968) Un des problèmes du développement rural: la limitation des feux de végétation. *Tany Malagasy*, **4**, 97–124.
- Drobyshev, I., Goebel, P.C., Hix, D.M., Corace III, R.G. & Semko-Duncan, M.E. (2008) Interactions among forest composition, structure, fuel loadings and fire history: A case study of red pine-dominated forests of Seney National Wildlife Refuge, Upper Michigan. *Forest Ecology and Management*, **256**, 1723–1733.
- Ducousso, M., Ramanankierana, H., Duponnois, R., Rabévoitra, R., Randrihasipara, L., Vincelette, M., Dreyfus, B. & Prin, Y. (2008) Mycorrhizal status of native trees and shrubs from eastern Madagascar littoral forests with special emphasis on one new ectomycorrhizal endemic family, the Asteropeiaceae. *New Phytologist*, **178**, 233–238.
- Du Puy, D.J. & Moat, J. (1996) A refined classification of the primary vegetation of Madagascar based on the underlying geology: using GIS to map its distribution and to assess its conservation status. In: *Biogéographie de Madagascar*. ORSTOM, Paris, France, pp. 205–218.
- Du Puy, D.J. & Moat, J. (1998) Vegetation mapping and classification in Madagascar (using GIS): implications and recommendations for the conservation of biodiversity. In: *Chorology, taxonomy and ecology of the floras of Africa and Madagascar*, Royal Botanic Gardens, Kew. pp. 97–117. C.R. Huxley, J.M. Lock and D.F. Cutler (editors).

- E**hrlich, P.R. & Ehrlich, A.H. (1992) The value of biodiversity. *Ambio*. Stockholm, **21**, 219–226.

- Elzinga, J.A., Atlan, A., Biere, A., Gigord, L., Weis, A.E. & Bernasconi, G. (2007) Time after time: flowering phenology and biotic interactions. *Trends in Ecology & Evolution*, **22**, 432–439.
- Engle, D.M., Palmer, M.W., Crockett, J.S., Mitchell, R.L. & Stevens, R. (2000) Influence of late season fire on early successional vegetation of an Oklahoma prairie. *Journal of Vegetation Science*, **11**, 135–144.
- Enonzan, F.B. (2010) *Utilisation de la teledetection et des sig dans la gestion durable des aires protegees : cas des forets classees de Dogo-ketou au Benin*. Mémoire de fin de formation pour l'obtention du Diplôme d'Etudes Supérieures Spécialisées (DESS) en Production et Gestion de l'Information Géographique, Regional Centre For Training In Aerospace Surveys Under The Auspices Of The United Nations Economic Commission For Africa, Nigeria.

- Fatubarin, A. (1985) Observations on the phenology of the woody plants and grasses in a savanna ecosystem in Nigeria. *Tropical Ecology*, **26**, 32–42.
- Fidelis, A., Delgado-Cartay, M.D., Blanco, C.C., Müller, S.C., Pillar, V.D. & Pfadenhauer, J. (2010) Fire intensity and severity in Brazilian Campos grasslands. *Interciencia*, **35**, 739–745.
- Fleming, T.H., Williams, C.F., Bonaccorso, F.J. & Herbst, L.H. (1985) Phenology, seed dispersal, and colonization in *Muntingia calabura*, a neotropical pioneer tree. *American Journal of Botany*, **72**, 383–391.
- Fournier, L.A. (1974) Quantitative method for measuring phenological characteristics of trees. *Turrialba*, **24**, 422–423.
- Fox, J.W. (2012) The intermediate disturbance hypothesis should be abandoned. *Trends in Ecology & Evolution*, **28**, 86–92.
- Frankham, R., Ballou, J.D. & Briscoe, D.A. (2002) *Introduction to conservation genetics*. Cambridge University Press.
- Frankie, G.W., Baker, H.G. & Opler, P.A. (1974) Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology*, **62**, 881–919.
- Freitas, L. & Bolmgren, K. (2008) Synchrony is more than overlap: measuring phenological synchronization considering time length and intensity. *Revista Brasileira de Botânica*, **31**, 721–724.
- Frost, P. (1996) The ecology of miombo woodlands. In: *The Miombo in transition: woodlands and welfare in Africa*, Centre for International Forestry Research (CIFOR) pp. 11–57. Cambell B.M. (ed), Bogon, Indonesia.
- Fukushima, M., Kanzaki, M., Hara, M., Ohkubo, T., Preechapanya, P. & Choocharoen, C. (2008) Secondary forest succession after the cessation of swidden cultivation in the montane forest area in Northern Thailand. *Forest Ecology and Management*, **255**, 1994–2006.

- Gade, D.W. (1985) Savanna woodland, fire, protein and silk in highland Madagascar. *Journal of Ethnobiology*, **5**, 109–122.
- Gade, D.W. (1996) Deforestation and its effects in highland Madagascar. *Mountain Research and Development*, **16**, 101–116.
- Ganzhorn, J.U., Lowry, P.P., Schatz, G.E. & Sommer, S. (2001) The biodiversity of Madagascar: one of the world's hottest hotspots on its way out. *Oryx*, **35**, 346–348.
- Gashaw, M. & Michelsen, A. (2002) Influence of heat shock on seed germination of plants from regularly burnt savanna woodlands and grasslands in Ethiopia. *Plant Ecology*, **159**, 83–93.
- Giglio, L., Loboda, T., Roy, D.P., Quayle, B. & Justice, C.O. (2009) An active-fire based burned area mapping algorithm for the MODIS sensor. *Remote Sensing of Environment*, **113**, 408–420.
- Gignoux, J., Clobert, J. & Menaut, J.C. (1997) Alternative fire resistance strategies in savanna trees. *Oecologia*, **110**, 576–583.
- Gleason, H.A. (1926) The individualistic concept of the plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, **53**, 7–26.
- Glenn-Lewin, D.C., Peet, R.K. & Veblen, T.T. (1992) *Plant Succession: Theory and Prediction*. Springer.
- Goldsmith, F.B. (1991) The selection of protected areas. *The Scientific Management of Temperate Communities for Conservation*, Blackwell Scientific Publications p. 174. I. F. Spellerberg, F. B. Goldsmith and M. G. Morris (eds).
- González-Rabanal, F. & Casal, M. (1995) Effect of high temperatures and ash on germination of ten species from gorse shrubland. *Plant Ecology*, **116**, 123–131.
- Govender, N., Trollope, W.S.W. & Van Wilgen, B.W. (2006) The effect of fire season, fire frequency, rainfall and management on fire intensity in savanna vegetation in South Africa. *Journal of Applied Ecology*, **43**, 748–758.
- Grime, J.P. (1977) Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist*, **111**, 1169–1194.
- Grime, J.P. (1979) *Plant strategies and vegetation processes*. Wiley, New York.

- Groom, M.J., Meffe, G.K. & Carroll, C.R. (2006) *Principles of Conservation Biology*. Sinauer Associates Sunderland, Massachusetts, USA.
- Guevara, J.C., Stasi, C.R., Wuilloud, C.F. & Estevez, O.R. (1999) Effects of fire on rangeland vegetation in south-western Mendoza plains (Argentina): composition, frequency, biomass, productivity and carrying capacity. *Journal of Arid Environments*, **41**, 27–35.
- Guillaumet, J.L. & Koechlin, J. (1971) Contribution à la définition des types de végétation dans les régions tropicales (exemple de Madagascar). *Candollea*, **26**, 263–277.

- Haidinger, T.L. & Keeley, J.E. (1993) Role of high fire frequency in destruction of mixed chaparral. *Madrono*, **40**, 141–147.
- Hails, C., Loh, J. & Humphrey, S. (2008) WWF. *Living Planet Report 2008*, World Wildlife Fund WWF. Gland, Switzerland. October.
- Halpin, P.N. (1997) Global climate change and natural-area protection: management responses and research directions. *Ecological Applications*, **7**, 828–843.
- Hanssen, J.F., Thingstad, T.F. & Goksøyr, J. (1974) Evaluation of hyphal lengths and fungal biomass in soil by a membrane filter technique. *Oikos*, **25**, 102–107.
- Hartnett, D.C., Potgieter, A.F. & Wilson, G.W.T. (2004) Fire effects on mycorrhizal symbiosis and root system architecture in southern African savanna grasses. *African Journal of Ecology*, **42**, 328–337.
- Hemingway, C.A. (1996) Morphology and phenology of seeds and whole fruit eaten by Milne-Edwards' sifaka, *Propithecus diadema edwardsi*, in Ranomafana National Park, Madagascar. *International Journal of Primatology*, **17**, 637–659.
- Herrera, J. (1986) Flowering and fruiting phenology in the coastal shrublands of Doñana, south Spain. *Plant Ecology*, **68**, 91–98.
- Higgins, S.I., Bond, W.J., February, E.C., Bronn, A., Euston-Brown, D.I.W., Enslin, B., Govender, N., Rademan, L., O'Regan, S., Potgieter, A.L.F., Scheiter, S., Sowry, R., Trollope, L. & Trollope, W.S.W. (2007) Effects of four decades of fire manipulation on woody vegetation structure in savanna. *Ecology*, **88**, 1119–1125.
- Higgins, S.I., Bond, W.J. & Trollope, W.S.W. (2000) Fire, resprouting and variability: a recipe for grass–tree coexistence in savanna. *Journal of Ecology*, **88**, 213–229.
- Hirst, R.A., Pywell, R.F., Marrs, R.H. & Putwain, P.D. (2003) The resistance of a chalk grassland to disturbance. *Journal of Applied Ecology*, **40**, 368–379.
- Hockings, M. (2003) Systems for Assessing the Effectiveness of Management in Protected Areas. *BioScience*, **53**, 823–832.
- Hoffmann, W.A. (1999) Fire and population dynamics of woody plants in a neotropical savanna: matrix model projections. *Ecology*, **80**, 1354–1369.
- Hoffmann, W.A., Geiger, E.L., Gotsch, S.G., Rossatto, D.R., Silva, L.C.R., Lau, O.L., Haridasan, M. & Franco, A.C. (2012) Ecological thresholds at the savanna-forest boundary: how plant traits, resources and fire govern the distribution of tropical biomes. *Ecology Letters*, **15**, 759–768.
- Hoffmann, A.A., Parry, J.-E., Cuambe, C.C.D., Kwesha, D. & Zhakata, W. (2009) Climate change and wildland fires in Mozambique. In: *Tropical Fire Ecology: Climate Change, Land Use, and Ecosystem Dynamics*, Springer and Praxis Publishing pp. 227–259. Cochrane, Mark A.
- Högberg, P. (1982) Mycorrhizal associations in some woodland and forest trees and shrubs in Tanzania. *New Phytologist*, **92**, 407–415.
- Högberg, P. & Pearce, G.D. (1986) Mycorrhizas in Zambian trees in relation to host taxonomy, vegetation type and successional patterns. *Journal of Ecology*, **74**, 775–785.
- Holdgate, M.W. (1991) Conservation in a world context. *The scientific management of temperate communities for conservation*, Blackwell Scientific Publications p. 174. I. F. Spellerberg, F. B. Goldsmith and M. G. Morris (eds).
- Hong-Wa, C. (2009) Endemic families of Madagascar. XII. Resurrection and taxonomic revision of the genera *Mediusella* (Cavaco) Hutchinson and *Xerochlamys* Baker (Sarcolaenaceae). *Adansonia*, **31**, 311–339.
- Humbert, H. (1936) *Flore de Madagascar et des Comores*. Museum National d'Histoire Naturelle., Paris.
- Humbert, H. (1956) *Contributions a l'étude de la flore de Madagascar et des Comores*. Museum National d'Histoire Naturelle., Paris.
- Humbert, H. & Cours-Darne, G. (1965) Description des types de végétation. *Notice de la Carte de Madagascar*. H. Humbert & G. Cours Darne (eds.), 46–78.

Humphreys, F.R. & Craig, F.G. (1981) Effects of fire on soil chemical, structural and hydrological properties. *Fire and the Australian biota* Australian Academy of Science. pp. 177–200. A.M. Gill, R.H. Groves, I.R. Noble (Eds.), Canberra, Australia.

Hunter, M.L. & Gibbs, J.P. (2006) *Fundamentals of Conservation Biology*. John Wiley & Sons.

IUCN. (1994) *Guidelines for Protected Area Management Categories*. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK.

IUCN. (2012) The IUCN Red List of Threatened Species. URL Version 2012.1. <<http://www.iucnredlist.org>>. [accessed 19 June 2012]

IUCN & UNEP-WCMC. (2010) The World Database on Protected Areas (WDPA). URL www.protectedplanet.net [accessed 10 October 2011]

IUCN/UNEP/WWF. (1980) *The World Conservation Strategy*. IUCN, Gland.

Jacquin, A. (2010) *Dynamique De La Végétation Des Savanes En Lien Avec L'usage Des Feux à Madagascar. Analyse Par Série Temporelle D'images De Télédétection*. Thèse de Doctorat. Institut National Polytechnique de Toulouse, Toulouse.

Jacquin, A., Cheret, V., Sheeren, D. & Balent, G. (2011a) Détermination du régime des feux en milieu de savane à Madagascar à partir de séries temporelles d'images MODIS. *International Journal of Remote Sensing*, **32**, 9219–9242.

Jacquin, A., Cheret, V., Sheeren, D. & Balent, G. (2011b) Détermination du régime des feux en milieu de savane à Madagascar à partir de séries temporelles d'images MODIS. *International Journal of Remote Sensing*, **32**, 9219–9242.

Justice, C.O., Giglio, L., Korontzi, S., Owens, J., Morisette, J.T., Roy, D., Descloitres, J., Alleaume, S., Petitcolin, F. & Kaufman, Y. (2002) The MODIS fire products. *Remote Sensing of Environment*, **83**, 244–262.

Justiniano, M.J. & Fredericksen, T.S. (2000) Phenology of tree species in Bolivian dry forests. *Biotropica*, **32**, 276–281.

Keeley, J.E. (1987) Role of fire in seed germination of woody taxa in California chaparral. *Ecology*, **68**, 434–443.

Keeley, J.E. & Fotheringham, C.J. (1998) Smoke-induced seed germination in California chaparral. *Ecology*, **79**, 2320–2336.

Keeley, J.E. & Zedler, P.H. (1978) Reproduction of chaparral shrubs after fire: a comparison of sprouting and seeding strategies. *American Midland Naturalist*, **99**, 142–161.

Kikula, I.S. (1986) The influence of fire on the composition of miombo woodland of SW Tanzania. *Oikos*, **46**, 317–324.

Kim, C.G., Shin, K., Joo, K.Y., Lee, K.S., Shin, S.S. & Choung, Y. (2008) Effects of soil conservation measures in a partially vegetated area after forest fires. *Science of the Total Environment*, **399**, 158–164.

Kirkman, L.K., Mitchell, R.J., Helton, R.C. & Drew, M.B. (2001) Productivity and species richness across an environmental gradient in a fire-dependent ecosystem. *American Journal of Botany*, **88**, 2119–2128.

Kirkpatrick, J.B. (1999) *A continent transformed: human impact on the natural vegetation of Australia*, Oxford University Press. Melbourne.

Kisa, M., Sanon, A., Thioulouse, J., Assigbetse, K., Sylla, S., Spichiger, R., Dieng, L., Berthelin, J., Prin, Y., Galiana, A., Lepage, M. & Duponnois, R. (2007) Arbuscular mycorrhizal symbiosis can counterbalance the negative influence of the exotic tree species *Eucalyptus camaldulensis* on the structure and functioning of soil microbial communities in a sahelian soil. *FEMS microbiology ecology*, **62**, 32–44.

Knapp, E.E., Keeley, J.E., Ballenger, E.A. & Brennan, T.J. (2005) Fuel reduction and coarse woody debris dynamics with early season and late season prescribed fire in a Sierra Nevada mixed conifer forest. *Forest Ecology and Management*, **208**, 383–397.

Knapp, A.K., Smith, M.D., Collins, S.L., Zambatis, N., Peel, M., Emery, S., Wojdak, J., Horner-Devine, M.C., Biggs, H., Kruger, J. & Andelman, S.J. (2004) Generality in ecology: testing North American grassland rules in South African savannas. *Frontiers in Ecology and the Environment*, **2**, 483–491.

Koechlin, J., Guillaumet, J.L. & Morat, P. (1974) *Flore et végétation de Madagascar*, J. Cramer. Gantner Verlag, Vaduz, 687p.

Köppen, W. (1900) Versuch einer Klassifikation der Klimate, vorzugsweise nach ihren Beziehungen zur Pflanzenwelt. *Geographische Zeitschrift*, **6**, 593–611.

Köppen, W. (1948) Las zonas del clima. *Climatología. México: Fondo de Cultura Económica*, 145–227.

- Korhonen, J. (2007) Environmental planning vs. systems analysis: four prescriptive principles vs. four descriptive indicators. *Journal of Environmental Management*, **82**, 51–59.
- Kubo, T. & Iwasa, Y. (1996) Phenological pattern of tree regeneration in a model for forest species diversity. *Theoretical Population Biology*, **49**, 90–117.
- Kull, C.A. (1996) The evolution of conservation efforts in Madagascar. *International Environmental Affairs*, **8**, 50–86.
- Kull, C.A. (1998) Leimavo revisited: agrarian land-use change in the highlands of Madagascar. *The Professional Geographer*, **50**, 163–176.
- Kull, C.A. (2000) Deforestation, erosion, and fire: degradation myths in the environmental history of Madagascar. *Environment and History*, **6**, 423–450.
- Kull, C.A. (2002a) The “degraded” tapia woodlands of highland Madagascar: rural economy, fire ecology, and forest conservation. *Journal of Cultural Geography*, **19**, 95–128.
- Kull, C.A. (2002b) Madagascar aflame: landscape burning as peasant protest, resistance, or a resource management tool? *Political Geography*, **21**, 927–953.
- Kull, C.A. (2002c) Empowering pyromaniacs in Madagascar: Ideology and legitimacy in community-based natural resource management. *Development and Change*, **33**, 57–78.
- Kull, C.A. (2003) Fire and management of Highland Vegetation. In: *The natural history of Madagascar*, The University of Chicago Press Goodman, S.M. & Benstead, J.P. (Eds), Chicago and London.
- Kull, C.A. (2004) *Isle of Fire: The Political Ecology of Landscape Burning in Madagascar*. University Of Chicago Press.
- Kull, C.A., Ratsirarson, J. & Randriamboavonjy, G. (2005) Les forêts de tapia des Hautes Terres malgaches. *Terre Malgache*, **24**, 22–58.

- Laris, P. & Wardell, D.A. (2006) Good, bad or “necessary evil”? Reinterpreting the colonial burning experiments in the savanna landscapes of West Africa. *The Geographical Journal*, **172**, 271–290.
- Lawler, J.J., Aukema, J.E., Grant, J.B., Halpern, B.S., Kareiva, P., Nelson, C.R., Ohleth, K., Olden, J.D., Schlaepfer, M.A., Silliman, B.R. & Zaradic, P. (2006) Conservation science: a 20-year report card. *Frontiers in Ecology and the Environment*, **4**, 473–480.
- Lawton, R.M. (1978) A study of the dynamic ecology of Zambian vegetation. *Journal of Ecology*, **66**, 175–198.
- Lertzman, K., Gavin, D., Hallett, D., Brubaker, L., Lepofsky, D. & Mathewes, R. (2002) Long-term fire regime estimated from soil charcoal in coastal temperate rainforests. *Conservation Ecology*, **6**, 5.
- Lisanework, N. & Michelsen, A. (1993) Allelopathy in agroforestry systems: the effects of leaf extracts of *Cupressus lusitanica* and three *Eucalyptus* spp. on four Ethiopian crops. *Agroforestry systems*, **21**, 63–74.
- Lortie, C.J., Brooker, R.W., Choler, P., Kikvidze, Z., Michalet, R., Pugnaire, F.I. & Callaway, R.M. (2004) Rethinking plant community theory. *Oikos*, **107**, 433–438.
- Lowry, P.P., Haevermans, T., Labat, J.N., Schatz, G.E., Leroy, J.F. & Wolf, A.E. (2000) Endemic families of Madagascar. V. A synoptic revision of *Eremolaena*, *Pentachlaena*, and *Perrierodendron* (Sarcolaenaceae). *Adansonia*, **22**, 11–31.
- Lowry II, P.P., Schatz, G.E. & Phillipson, P.B. (1997) The classification of natural and anthropogenic vegetation in Madagascar. *Natural change and human impact in Madagascar*, Smithsonian Institution Press pp. 93–123. .M. Goodman and B.D. Patterson, Washington and London.
- Lozano, F.J., Suárez-Seoane, S. & De Luis, E. (2007) Assessment of several spectral indices derived from multi-temporal Landsat data for fire occurrence probability modelling. *Remote Sensing of Environment*, **107**, 533–544.

- Mackey, R.L. & Currie, D.J. (2001) The diversity-disturbance relationship: is it generally strong and peaked? *Ecology*, **82**, 3479–3492.
- MacPhee, R.D.E., Burney, D.A. & Wells, N.A. (1985) Early Holocene chronology and environment of Ampasambazimba, a Malagasy subfossil lemur site. *International Journal of Primatology*, **6**, 463–489.
- Madhow, A., S Andriatsarafara, Raveloharisoa, C., Razafindrakoto, L. & Razafindratandra, A. (1994) *Rapport sur l'état de l'environnement à Madagascar*, PNUD - Banque Mondiale. Office national de l'environnement.
- Malik, R.S. & Sharma, S.K. (1990) Moisture extraction and crop yield as a function of distance from a row of *Eucalyptus tereticornis*. *Agroforestry Systems*, **12**, 187–195.
- Margules, C.R. & Pressey, R.L. (2000) Systematic conservation planning. *Nature*, **405**, 243–253.
- Martin, R.E. & Sapsis, D.B. (1992) Fires as agents of biodiversity: pyrodiversity promotes biodiversity. *Proceedings of the Symposium on Biodiversity of Northwestern California*. *Wildland Resources Center Report* pp. 150–157.
- Matsumotot, K. & Burney, D.A. (1994) Late Holocene environments at Lake Mitsinjo, northwestern Madagascar. *The Holocene*, **4**, 16–24.

- MBG. (2012) Document de creation, Nouvelle Aire Protégée: Massif d'Ibity. Missouri Botanical Garden, Madagascar Program.
- Mbile, P., Vabi, M., Meboka, M., Okon, D., Arrey-Mbo, J., Nkongho, F. & Ebong, E. (2005) Linking management and livelihood in environmental conservation: case of the Korup National Park Cameroon. *Journal of Environmental Management*, **76**, 1–13.
- Mbow, C., Göita, K. & Bénié, G.B. (2004) Spectral indices and fire behavior simulation for fire risk assessment in savanna ecosystems. *Remote Sensing of Environment*, **91**, 1–13.
- McCook, L.J. (1994) Understanding ecological community succession: causal models and theories, a review. *Plant Ecology*, **110**, 115–147.
- McCoy, S., Jaffré, T., Rigault, F. & Ash, J.E. (2002) Fire and succession in the ultramafic maquis of New Caledonia. *Journal of Biogeography*, **26**, 579–594.
- McIntyre, S. & Hobbs, R. (1999) A framework for conceptualizing human effects on landscapes and its relevance to management and research models. *Conservation Biology*, **13**, 1282–1292.
- Meffe, G.K. & Carroll, C.R. (1997) Principles of conservation biology. *Sinauer Ass. Inc. Publ., Sunderland, Massachusetts, USA*.
- Menge, B.A. & Sutherland, J.P. (1987) Community regulation: variation in disturbance, competition, and predation in relation to environmental stress and recruitment. *The American Naturalist*, **130**, 730–757.
- Menges, E.S. & Dolan, R.W. (1998) Demographic viability of populations of *Silene regia* in midwestern prairies: relationships with fire management, genetic variation, geographic location, population size and isolation. *Journal of Ecology*, **86**, 63–78.
- Meyers, D.M. & Wright, P.C. (1993) Resource tracking: food availability and *Propithecus* seasonal reproduction. *Lemur social systems and their ecological basis*. New York: Plenum Press. p, 179–192.
- Michelsen, A., Lisanework, N., Friis, I. & Holst, N. (1996) Comparisons of understorey vegetation and soil fertility in plantations and adjacent natural forests in the Ethiopian highlands. *Journal of Applied Ecology*, **33**, 627–642.
- Millennium Ecosystem Assessment. (2005) *Ecosystems and Human Well-being: Biodiversity Synthesis*, World Resources Institute. Washington, DC.
- Ministère de l'Environnement et des Forêts. (2010) Arrêté interministériel n°52005/2010 du 20 décembre 2010 modifiant l'arrêté interministériel n°18633 portant mise en protection temporaire globale des sites visés par l'arrêté interministériel n°17914 du 18 octobre 2006 et levant la suspension des permis miniers et forestiers pour certains sites.
- Mistry, J. & Bizerril, M. (2011) Why it is important to understand the relationship between people, fire and protected areas. *Biodiversidade Brasileira*, **1**, 40–49.
- Mitchell, R.J., Auld, M.H.D., Le Duc, M.G. & Robert, M.H. (2000) Ecosystem stability and resilience: a review of their relevance for the conservation management of lowland heaths. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **3**, 142–160.
- Moat, J. & Smith, P. (2007) *Atlas of Madagascar vegetation /Atlas de la végétation de Madagascar (text in English and French)*, Kew Publishing. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Monasterio, M. & Sarmiento, G. (1976) Phenological strategies of plant species in the tropical savanna and the semi-deciduous forest of the Venezuelan Llanos. *Journal of Biogeography*, **3**, 325–355.
- Morellato, L.P.C. (2003) South America. *Phenology: an integrative environmental science* Tasks for Vegetation Science., Kluwer Academic Publishers pp. 75–92. M.D. Schwartz, Dordrecht, The Netherlands.
- Morellato, L.P.C., Camargo, M.G.G., D'Eça Neves, F.F., Luize, B.G., Mantovani, A. & Hudson, I.L. (2010) The influence of sampling method, sample size, and frequency of observations on plant phenological patterns and interpretation in tropical forest trees. *Phenological research*, 99–121.
- Morellato, L.P.C., Talora, D.C., Takahasi, A., Bencke, C.C., Romera, E.C. & Zipparro, V.B. (2000) Phenology of Atlantic rain forest trees: A comparative study. *Biotropica*, **32**, 811–823.
- Moreno, J.M. & Oechel, W.C. (1991) Fire intensity effects on germination of shrubs and herbs in southern California chaparral. *Ecology*, **72**, 1993–2004.
- Morgan, J.W. (1999) Defining grassland fire events and the response of perennial plants to annual fire in temperate grasslands of south-eastern Australia. *Plant Ecology*, **144**, 127–144.
- Moyersoen, B., Fitter, A.H. & Alexander, I.J. (2008) Spatial distribution of ectomycorrhizas and arbuscular mycorrhizas in Korup National Park rain forest, Cameroon, in relation to edaphic parameters. *New Phytologist*, **139**, 311–320.
- Mucunguzi, P. & Oryem-Origa, H. (1996) Effects of heat and fire on the germination of *Acacia sieberiana* D.C. and *Acacia gerrardii* Benth. in Uganda. *Journal of Tropical Ecology*, **12**, 1–10.
- Munhoz, C.B.R. & Felfili, J.M. (2007) Reproductive phenology of an herbaceous-subshrub layer of a Savannah (Campo Sujo) in the Cerrado Biosphere Reserve I, Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, **67**, 299–307.

- Munyanziza, E. & Msanga, H.P. (1996) Account of germination characteristics of the main commercial timber trees of the Miombo woodlands in Tanzania [*Julbernardia globiflora*]. *Proceedings of the IUFRO Symposium of the Project Group P Olesen, K. (ed.). Humlebaek (Denmark).*
- Mwamba, C.K. (1995) Effect of root-inhabiting fungi on root growth potential of *Uapaca kirkiana* (Muell. Arg.) seedlings. *Applied Soil Ecology*, **2**, 217–226.

- N**agendra, H. (2008) Do parks work? Impact of protected areas on land cover clearing. *AMBIO: A Journal of the Human Environment*, **37**, 330–337.
- Nathan, R. & Muller-Landau, H.C. (2000) Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology & Evolution*, **15**, 278–285.
- Naughton-Treves, L., Holland, M.B. & Brandon, K. (2005) The role of protected areas in conserving biodiversity and sustaining local livelihoods. *Annual Review of Environment and Resources*, **30**, 219–252.
- Naveh, Z. (1975) The evolutionary significance of fire in the Mediterranean region. *Plant Ecology*, **29**, 199–208.
- Nellemann, C. & Corcoran, E. (2010) *Dead planet, living planet: biodiversity and ecosystem restoration for sustainable development. A Rapid Response Assessment*, United Nations Environment Programme, GRID-Arendal. www.grida.no.
- Nepstad, D., Schwartzman, S., Bamberger, B., Santilli, M., Ray, D., Schlesinger, P., Lefebvre, P., Alencar, A., Prinz, E., Fiske, G. & Rolla, A. (2006) Inhibition of Amazon deforestation and fire by parks and indigenous lands. *Conservation Biology*, **20**, 65–73.
- Newman, E.I. (1966) A method of estimating the total length of root in a sample. *Journal of Applied Ecology*, **3**, 139–145.
- Ngulube, M.R., Hall, J.B. & Maghembe, J.A. (1995) Ecology of a miombo fruit tree: *Uapaca kirkiana* (Euphorbiaceae). *Forest Ecology and Management*, **77**, 107–117.
- Ngulube, M.R., Hall, J.B. & Maghembe, J.A. (1998) Reproductive ecology of *Uapaca kirkiana* (Euphorbiaceae) in Malawi, southern Africa. *Journal of Tropical Ecology*, **14**, 743–760.
- Niiyama, K. (1990) The role of seed dispersal and seedling traits in colonization and coexistence of *Salix* species in a seasonally flooded habitat. *Ecological Research*, **5**, 317–331.

- O**liveira, P.E. & Silva, J.C.S. (1993) Reproductive biology of two species of *Kielmeyera* (Guttiferae) in the cerrados of Central Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, **9**, 67–79.
- Oliveira, L.M.Q. & Valio, I.F.M. (1992) Effects of moisture content on germination of seeds of *Hancornia speciosa* Gom.(Apocynaceae). *Annals of Botany*, **69**, 1–5.
- Overdorff, D.J. (1992) Differential patterns in flower feeding by *Eulemur fulvus rufus* and *Eulemur rubriventer* in Madagascar. *American Journal of Primatology*, **28**, 191–203.
- Oviedo, G. & Brown, J. (1999) Building alliances with indigenous peoples to establish and manage protected area. *Partnerships for protection: new strategies for planning and management for protected areas*, World Wide Fund for Nature, International Union for Conservation of Nature and Natural Resources S. Stolton and N. Dudley (eds), London UK.

- P**akeman, R.J. & Marrs, R.H. (1992) The conservation value of bracken *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn-dominated communities in the UK, and an assessment of the ecological impact of bracken expansion or its removal. *Biological Conservation*, **62**, 101–114.
- Pakeman, R.J., Marrs, R.H. & Jacob, P.J. (1994) A model of bracken (*Pteridium aquilinum*) growth and the effects of control strategies and changing climate. *Journal of Applied Ecology*, **31**, 145–154.
- Paritsis, J., Raffaele, E. & Veblen, T.T. (2006) Vegetation disturbance by fire affects plant reproductive phenology in a shrubland community in northwestern Patagonia, Argentina. *New Zealand Journal of Ecology*, **30**, 387–395.
- Pausas, J.G., Bradstock, R.A., Keith, D.A. & Keeley, J.E. (2004) Plant functional traits in relation to fire in crown-fire ecosystems. *Ecology*, **85**, 1085–1100.
- Pausas, J.G., Carbó, E., Neus Caturla, R., Gil, J.M. & Vallejo, R. (1999) Post-fire regeneration patterns in the eastern Iberian Peninsula. *Acta Oecologica*, **20**, 499–508.
- Peel, M.C., Finlayson, B.L. & McMahon, T.A. (2007) Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. *Hydrology and Earth System Sciences Discussions*, **4**, 1633–1644.
- Perrier de la Bâthie, H. (1921) La végétation malgache. *Annals du Musée Colonial de Marseille (Série 3)*, **9**, 1–266.

- Pfab, M.F. & Witkowski, E.T.F. (1999) Fire survival of the critically endangered succulent, *Euphorbia clivicola* R.A. Dyer – fire-avoider or fire-tolerant? *African Journal of Ecology*, **37**, 249–257.
- Phillipson, P.B., Schatz, G.E., Lowry II, P.P. & Labat, J.N. (2006) A catalogue of the vascular plants of Madagascar. *Taxonomy and Ecology of African Plants: their Conservation and Sustainable Use. Proceedings 17th AETFAT Congress, Addis Ababa, Ethiopia*. Royal Botanic Gardens, Kew pp. 613–627.
- Pickett, S.T.A., Collins, S.L. & Armesto, J.J. (1987) Models, mechanisms and pathways of succession. *The Botanical Review*, **53**, 335–371.
- Pickett, S.T.A. & Kolasa, J. (1989) Structure of theory in vegetation science. *Vegetatio*, **83**, 7–15.
- Pickett, S.T.A., Kolasa, J., Armesto, J.J. & Collins, S.L. (1989) The ecological concept of disturbance and its expression at various hierarchical levels. *Oikos*, **54**, 129–136.
- Picot, M., Jenkins, R.K.B., Ramilijaona, O., Racey, P.A. & Carrière, S.M. (2007) The feeding ecology of *Eidolon dupreanum* (Pteropodidae) in eastern Madagascar. *African Journal of Ecology*, **45**, 645–650.
- Pinheiro, J.C. & Bates, D.M. (2000) *Mixed-Effects Models in S and S-Plus*. Springer.
- PNUE-WCMC. (2011) *Liste Des Espèces CITES (CD-ROM)*. Secrétariat CITES, Genève (Suisse) et PNUE-WCMC, Cambridge.
- Portlock, C.C., Shea, S.R., Majer, J.D. & Bell, D.T. (1990) Stimulation of germination of *Acacia pulchella*: laboratory basis for forest management options. *Journal of Applied Ecology*, **27**, 319–324.
- Pressey, R.L., Humphries, C.J., Margules, C.R., Vane-Wright, R.I. & Williams, P.H. (1993) Beyond opportunism: Key principles for systematic reserve selection. *Trends in Ecology & Evolution*, **8**, 124–128.
- Primack, R.B. & Ralls, K. (1995) *A Primer of Conservation Biology*. Sinauer Associates Sunderland, MA, Sunderland, MA U.S.A.

- R**ajeriarison, C. & Faramalala, M. (1999) *Nomenclature Des Formations Végétales De Madagascar*. Association nationale pour la gestion des aires protégées (ANGAP), Antananarivo, Madagascar.
- Rakotoarimanana, V. & Grouzis, M. (2006) Influence du feu et du pâturage sur la richesse et la diversité floristiques d'une savane à heteropogon contortus du sud-ouest de Madagascar (région de Sakaraha). *Candollea*, **61**, 167–188.
- Rakotoarisetra, F.N. (1997) Monographie d'*Uapaca densifolia* dans la Forêt d'Ambohitantely. Ecole Supérieure des Sciences Agronomiques (ESSA), Département des Eaux et Forêts, Antananarivo, Madagascar.
- Rakotoarivelo, L.A. (1993) Analyses sylvicole d'une forêt sclerophylle de moyenne altitude a *Uapaca bojeri* (tapia) de la region d'Arivonimamo. Mémoire de fin d'études. Université d'Antananarivo. Ecole Supérieure des Sciences Agronomiques (ESSA), Département des Eaux et Forêts, Antananarivo, Madagascar.
- Ramahefamanana, N.M. (2012) *Evolution Spatio-temporelle Des Feux De Brousse Et Dynamique De Végétation De Kiboy (Massif d'Ibity)*. Mémoire de DEA. Université d'Antananarivo. Faculté des Sciences. Département de Biologie et Ecologie Végétales, Antananarivo, Madagascar.
- Ramanankierana, N., Ducouso, M., Rakotoarimanga, N., Prin, Y., Thioulouse, J., Randrianjohany, E., Ramaroson, L., Kisa, M., Galiana, A. & Duponnois, R. (2007) Arbuscular mycorrhizas and ectomycorrhizas of *Uapaca bojeri* L.(Euphorbiaceae): sporophore diversity, patterns of root colonization, and effects on seedling growth and soil microbial catabolic diversity. *Mycorrhiza*, **17**, 195–208.
- Randriambelo, T.N.H. (1998) Détection satellitaire des feux de végétation et des zones de convection en zone tropicale: application a l'étude climatologique de l'ozone troposphérique. Université de La Réunion, La Réunion, France.
- Randrianandianina, B.N., Andriamahaly, L.R., Harisoa, F.M. & Nicoll, M.E. (2003) The role of the protected areas in the management of the island's biodiversity. In: *The Natural History of Madagascar*, University of Chi-cago Press pp. 1423–1432. S.M. Goodman and J.P. Benstead (eds), Chicago.
- Randrianarivelo, C.S. (2003) Essai d'aménagement agro-pastoral de la zone riveraine ouest du site de patrimoine mondial du Tsingy de Bemaraha. Thèse de doctorat de troisième cycle Université d'Antananarivo. Faculté des Sciences. Département de Biologie et Ecologie Végétales, Antananarivo, Madagascar.
- Randrianasolo, A. & Miller, J.S. (1999) Taxonomic revision of the genus *Sarcolaena* (Sarcolaenaceae). *Annals of the Missouri Botanical Garden*, **86**, 702–722.
- Randrianavosoa, H., Andrianoelina, O. & Ramamonjisoa, L. (2011) Tolérance à la dessiccation des graines d'*Uapaca bojeri*, Euphorbiaceae. *International Journal of Biological and Chemical Sciences*, **5**.
- Randriatafika, F., Rabenantoandro, J. & Rajoharison, R.A. (2007) Analyses of seed germination of littoral forest native species in southeastern Madagascar. *Biodiversity, Ecology and Conservation of Littoral Forest Ecosystems in Southeastern Madagascar, Tolagnaro (Fort Dauphin)*, Smithsonian Institution pp. 119–125. JU Ganzhorn, SM Goodman and M. Vincelette (eds.), Washington, D.C.

- Randriatsivery, F.M. (2005) Evaluation des impacts du feu sur la végétation des savanes du Massif d'Ibity. Mémoire de DEA. Université d'Antananarivo. Faculté des Sciences. Département de Biologie et Ecologie Végétales, Antananarivo, Madagascar.
- Ranta, P., Blom, T., Niemela, J., Joensuu, E. & Siitonen, M. (1998) The fragmented Atlantic rain forest of Brazil: size, shape and distribution of forest fragments. *Biodiversity and Conservation*, **7**, 385–403.
- Rasoafaranaivo, M.H. (2005) Evaluation des impacts du feu sur la biologie de quelques espèces végétales du Massif d'Ibity (Antsirabe). Mémoire de DEA. Université d'Antananarivo. Faculté des Sciences. Département de Biologie et Ecologie Végétales, Antananarivo, Madagascar.
- Rathcke, B. & Lacey, E.P. (1985) Phenological patterns of terrestrial plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **16**, 179–214.
- Ratsirarson, J. & Goodman, S.M. (2000) *Monographie de la forêt d'Ambohitantely*, Centre d'Information et de Documentation Scientifique et Technique. Antananarivo, Madagascar.
- Read, D.J., Duckett, J.G., Francis, R., Ligrone, R. & Russell, A. (2000) Symbiotic fungal associations in "lower"land plants. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, **355**, 815–831.
- Reich, P.B. & Borchert, R. (1984) Water stress and tree phenology in a tropical dry forest in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology*, **72**, 61–74.
- Rigamonti, M.M. (1993) Home range and diet in red ruffed lemurs (*Varecia variegata rubra*) on the Masoala Peninsula, Madagascar. *Lemur social systems and their ecological basis*, Plenum Press pp. 25–39. P. M. Kappeler & J. U. Ganzhorn (eds.), New York, USA.
- Robèrt, K.H., Schmidt-Bleek, B., Aloisi de Larderel, J., Basile, G., Jansen, J.L., Kuehr, R., Price Thomas, P., Suzuki, M., Hawken, P. & Wackernagel, M. (2002) Strategic sustainable development - selection, design and synergies of applied tools. *Journal of Cleaner Production*, **10**, 197–214.
- Rollins, M.G., Keane, R.E. & Parsons, R.A. (2004) Mapping fuels and fire regimes using remote sensing, ecosystem simulation, and gradient modeling. *Ecological Applications*, **14**, 75–95.
- Roy, D.P., Jin, Y., Lewis, P.E. & Justice, C.O. (2005) Prototyping a global algorithm for systematic fire-affected area mapping using MODIS time series data. *Remote Sensing of Environment*, **97**, 137–162.
- Rubim, P., Nascimento, H.E.M. & Morellato, L.P.C. (2010) Interannual variation in the phenology of a tree community in a semideciduous seasonal forest in southeast Brazil. *Acta Botanica Brasiliica*, **24**, 756–762.
- San Martin-Gajardo, I. & Morellato, L.P.C. (2003) Fenología de Rubiaceae do sub-bosque em floresta Atlântica no sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica*, **26**, 299–309.
- Sanderson, E.W., Jaiteh, M., Levy, M.A., Redford, K.H., Wannebo, A.V. & Woolmer, G. (2002) The human footprint and the last of the wild. *BioScience*, **52**, 891–904.
- Sarmiento, G. (1983) The savannas of tropical America. *Ecosystems of the World*, Elsevier pp. 245–288. Bourlière F. (ed.), Amsterdam.
- Sarmiento, G. & Monasterio, M. (1983) Life forms and phenology. *Ecosystems of the World*, Elsevier pp. 79–108. Bourlière F. (ed.), Amsterdam.
- Schaffhauser, A., Curt, T., Véla, E. & Taton, T. (2012) Fire recurrence effects on the abundance of plants grouped by traits in *Quercus suber* L. woodlands and maquis. *Forest Ecology and Management*, **282**, 157–166.
- Schatz, G. (2003) Les massifs d'Ibity et d'Itrémo. *Ravintsara*, **1**, 18–19.
- Schatz, G.E., Lowry II, P.P. & Wolf, A.E. (2000) Endemic families of Madagascar. VI. A synoptic revision of Rhodolaena (Sarcolaenaceae). *Adansonia*, **22**, 239–252.
- Seghieri, J., Floret, C. & Pontanier, R. (1995) Plant phenology in relation to water availability: herbaceous and woody species in the savannas of northern Cameroon. *Journal of Tropical Ecology*, **11**, 237–254.
- Setterfield, S.A. (1997) The impact of experimental fire regimes on seed production in two tropical eucalypt species in northern Australia. *Australian Journal of Ecology*, **22**, 279–287.
- Setterfield, S. & Williams, R.J. (1996) Patterns of flowering and seed production in *Eucalyptus miniata* and *E. tetradonta* in a tropical savanna woodland, northern Australia. *Australian Journal of Botany*, **44**, 107–122.
- Shea, K., Roxburgh, S.H. & Rauscher, E.S.J. (2004) Moving from pattern to process: coexistence mechanisms under intermediate disturbance regimes. *Ecology Letters*, **7**, 491–508.
- Sieverding, E., Friedrichsen, J. & Suden, W. (1991) *Vesicular-arbuscular mycorrhiza management in tropical agrosystems*. TZ-Verlagsgesellschaft, Rossdorf, Germany.
- Silberbauer-Gottsberger, I. (2001) A hectare of Cerrado. II. Flowering and fruiting of thick-stemmed woody species. *Phyton-Annales Rei Botanicae*, **41**, 129–158.

- Silva, D.M.S., Hay, J.D., Morais, H.C., Miranda, H.S., Saito, C.H. & Dias, B.F.S. (1996) Sucesso Reprodutivo de *Byrsonima crassa* (Malpighiaceae) após uma queimada em um cerrado de Brasília-DF. *Impactos de queimadas em áreas de cerrado e restinga*, Universidade de Brasília pp. 122–127. H.S. Miranda; C.H. Saito & B.F.S. Dias (eds.), Brasília.
- Silva, Ú.S.R. da & Matos, D.M. da S. (2006) The invasion of *Pteridium aquilinum* and the impoverishment of the seed bank in fire prone areas of Brazilian Atlantic Forest. *Biodiversity and Conservation*, **15**, 3035–3043.
- Smith-Ramírez, C. & Armesto, J.J. (1994) Flowering and fruiting patterns in the temperate rainforest of Chiloe, Chile – ecologies and climatic constraints. *Journal of Ecology*, **82**, 353–365.
- Smythe, N. (1970) Relationships between fruiting seasons and seed dispersal methods in a neotropical forest. *The American Naturalist*, **104**, 25–35.
- Snow, D.W. (1965) A possible selective factor in the evolution of fruiting seasons in tropical forest. *Oikos*, **15**, 274–281.
- Sorg, J.P. & Rohner, U. (1996) Climate and tree phenology of the dry deciduous forest of the Kirindy Forest. *Primate report*, **46**, 57–80.
- Soulé, M.E. (1985) What is conservation biology? *BioScience*, **35**, 727–734.
- Soulé, M.E. (1991) Conservation: tactics for a constant crisis. *Science*, **253**, 744–750.
- Sousa, W.P. (1984) The role of disturbance in natural communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **15**, 353–391.
- Sousa, W.P. (2001) Natural disturbance and the dynamics of marine benthic communities. *Marine community ecology*, Sinauer Associates pp. 85–130. Bertness M.D., Gaines S.D., Hay M.E. (Eds.), Sunderland.
- Staver, A.C., Bond, W.J., Stock, W.D., Van Rensburg, S.J. & Waldram, M.S. (2009) Browsing and fire interact to suppress tree density in an African savanna. *Ecological Applications*, **19**, 1909–1919.
- Stiles, F.G. (1977) Coadapted competitors: the flowering seasons of hummingbird-pollinated plants in a tropical forest. *Science*, **198**, 1177–1178.
- Svensson, J.R. (2010) *Ecological Disturbances: The Good, the Bad and the Ugly*. Sweden.
- Syphard, A.D., Franklin, J. & Keeley, J.E. (2006) Simulating the effects of frequent fire on southern California coastal shrublands. *Ecological Applications*, **16**, 1744–1756.

- Tarrega, R., Calvo, L. & Trabaud, L. (1992) Effect of high temperatures on seed germination of two woody Leguminosae. *Plant Ecology*, **102**, 139–147.
- Thoen, D. & Bâ, A.M. (1989) Ectomycorrhizas and putative ectomycorrhizal fungi of *Azelia africana* Sm. and *Uapaca guineensis* Mull. Arg. in southern Senegal. *New Phytologist*, **113**, 549–559.
- Tilman, D. (1997) Community invasibility, recruitment limitation, and grassland biodiversity. *Ecology*, **78**, 81–92.
- Trabaud, L. (1991) Fire regimes and phytomass growth dynamics in a *Quercus coccifera* garrigue. *Journal of Vegetation Science*, **2**, 307–314.
- Trabaud, L. & Lepart, J. (1980) Diversity and stability in garrigue ecosystems after fire. *Plant Ecology*, **43**, 49–57.
- Trapnell, C.G. (1959) Ecological results of woodland and burning experiments in northern Rhodesia. *Journal of Ecology*, **47**, 129–168.
- Trollope, W.S.W., Trollope, L.A. & Hartnett, D.C. (2002) Fire behaviour a key factor in the fire ecology of African grasslands and savannas. *Forest Fire Research & Wildland Fire Safety, Viegas (ed) Mill Press*.
- Tugel, A.J., Herrick, J.E., Brown, J.R., Mausbach, M.J., Puckett, W. & Hipple, K. (2005) Soil change, soil survey, and natural resources decision making. *Soil Science Society of America Journal*, **69**, 738–747.
- Turner, M.G., Baker, W.L., Peterson, C.J. & Peet, R.K. (1998) Factors influencing succession: lessons from large, infrequent natural disturbances. *Ecosystems*, **1**, 511–523.
- Turpie, J.K. (2003) The existence value of biodiversity in South Africa: how interest, experience, knowledge, income and perceived level of threat influence local willingness to pay. *Ecological Economics*, **46**, 199–216.
- Tuxill, J.D. & Nabhan, G.P. (2001) *People, Plants, and Protected Areas: A Guide to in Situ Management*, World Wide Fund for Nature, Royal Botanic Gardens, Kew. Earthscan Publication Ltd, London UK.

UNEP-WCMC. (2010) 2010 BIP Indicator: Coverage of Protected Areas. URL <http://www.wdpa.org/Statistics.aspx> [accessed 21 September 2010]

Vågen, T.-G. (2006) Remote sensing of complex land use change trajectories - a case study from the highlands of Madagascar. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **115**, 219–228.

- Van der Heijden, M.G., Boller, T., Wiemken, A. & Sanders, I.R. (1998) Different arbuscular mycorrhizal fungal species are potential determinants of plant community structure. *Ecology*, **79**, 2082–2091.
- Van der Moezel, P.G., Loneragan, W.A. & Bell, D.T. (1987) Northern sandplain kwongan: regeneration following fire, juvenile period and flowering phenology. *Journal of the Royal Society of Western Australia*, **69**, 123–132.
- Van Langevelde, F., Van De Vijver, C.A.D.M., Kumar, L., Van De Koppel, J., De Ridder, N., Van Andel, J., Skidmore, A.K., Hearne, J.W., Stroosnijder, L., W. J. Bond, Prins, H.H.T. & Rietkerk. (2003) Effects of fire and herbivory on the stability of savanna ecosystems. *Ecology*, **84**, 337–350.
- Van Schaik, C.P., Terborgh, J.W. & Wright, S.J. (1993) The phenology of tropical forests: adaptive significance and consequences for primary consumers. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **24**, 353–377.
- Virah-Sawmy, M. (2009) Ecosystem management in Madagascar during global change. *Conservation Letters*, **2**, 163–170.

- W**alker, C. (1983) Taxonomic concepts in the Endogonaceae: spore wall characteristics in species descriptions. *Mycotaxon*, **18**, 443–455.
- Wallace, R.B. & Painter, R.L.E. (2002) Phenological patterns in a southern Amazonian tropical forest: implications for sustainable management. *Forest Ecology and Management*, **160**, 19–33.
- Warembourg, F.R. & Estelrich, H.D. (2001) Plant phenology and soil fertility effects on below-ground carbon allocation for an annual (*Bromus madritensis*) and a perennial (*Bromus erectus*) grass species. *Soil Biology and Biochemistry*, **33**, 1291–1303.
- Waser, N.M. (1978) Competition for hummingbird pollination and sequential flowering in two Colorado wildflowers. *Ecology*, **59**, 934–944.
- Weiser, V.L. & Godoy, S.A. (2001) Floristic composition in a hectare of cerrado stricto sensu hectare in the ARIE-Cerrado Pé-de-Gigante, Santa Rita do Passa Quatro, SP. *Acta Botanica Brasílica*, **15**, 201–212.
- West, P., Igoe, J. & Brockington, D. (2006) Parks and peoples: the social impact of protected areas. *Annual Review of Anthropology*, **35**, 251–277.
- Westman, W.E. (1986) Resilience: concepts and measures. *Resilience in Mediterranean Type Ecosystems*, Dr. W. Junk Publishers pp. 5–19. Dell, B., Hopkins, A.J.M., Lamont, B. (Eds.), Dordrecht, Netherlands.
- Whelan, R.J. (1995) *The Ecology of Fire*. Cambridge University Press.
- White, F. (1983) *The Vegetation of Africa: A Descriptive Memoir to Accompany the UNESCO/AETFAT/UNSO Vegetation Map of Africa*, UNESCO. Paris.
- White, A.S., Cook, J.E. & Vose, J.M. (1991) Effects of fire and stand structure on grass phenology in a ponderosa pine forest. *American Midland Naturalist*, **126**, 269–278.
- White, P.S. & Jentsch, A. (2001) The search for generality in studies of disturbance and ecosystem dynamics. *Progress in botany*, **62**, 399–450.
- White, P.S. & Pickett, S.T.A. (1985) Natural disturbance and patch dynamics: an introduction. *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*, Academic Press White P.S. & Pickett S.T.A. editors., New York, USA.
- Whitlock, C., Higuera, P.E., McWethy, D.B. & Briles, C.E. (2010) Paleoecological perspectives on fire ecology: revisiting the fire-regime concept. *Open Ecology Journal*, **3**, 6–23.
- Wilkie, D.S., Morelli, G.A., Demmer, J., Starkey, M., Telfer, P. & Steil, M. (2006) Parks and people: Assessing the human welfare effects of establishing protected areas for biodiversity conservation. *Conservation Biology*, **20**, 247–249.
- Williams, R.J. (1997) Fire and floral phenology in a humid tropical savanna at Kapalga, Kakadu National Park, northern Australia. *Bushfire '97: Proceedings Australian Bushfire Conference 8-10 July 1997, Plaza Hotel, Darwin, Northern Territory, Australia* pp. 54–59.
- Wilson, T.B. & Witkowski, E.T.F. (1998) Water requirements for germination and early seedling establishment in four African savanna woody plant species. *Journal of Arid Environments*, **38**, 541–550.
- Wright, S.J. & Calderón, O. (2006) Seasonal, El Niño and longer term changes in flower and seed production in a moist tropical forest. *Ecology Letters*, **9**, 35–44.
- Wroblewski, D.W. & Kauffman, J.B. (2003) Initial effects of prescribed fire on morphology, abundance, and phenology of forbs in big sagebrush communities in southeastern Oregon. *Restoration Ecology*, **11**, 82–90.

- Y**amashita, N. (2002) Diets of two lemur species in different microhabitats in Beza Mahafaly Special Reserve, Madagascar. *International Journal of Primatology*, **23**, 1025–1051.

- Zandee, M., Baas, P. & Zandee, M. (1992) Wood structure of the Rosaceae in relation to ecology, habit and phenology. *Iawa Bulletin*, **13**, 307–349.
- Zida, D., Tigabu, M., Sawadogo, L. & Oden, P.C. (2005) Germination requirements of seeds of four woody species from the Sudanian savanna in Burkina Faso, West Africa. *Seed Science and Technology*, **33**, 581–593.
- Zolho, R. (2005) *Effect of Fire Frequency on the Regeneration of Miombo Woodland in Nhambita, Mozambique*. University of Edinburgh, Edinburgh Scotland, UK.

IX. Annexes

1. Annexe 1 : Publications et communications scientifiques

Chapitre 1

Article 1 et 2

Alvarado S.T., Buisson E., Rabarison H., Birkinshaw C. & Lowry II P.P. 2012. Ibity Mountain: background and perspectives for its ecological restoration. *Ecological Restoration*. 30, 12-15.

Alvarado S.T., Buisson E., Rabarison H., Rajeriarison C., Birkinshaw C. & Lowry II P.P. Management plans: keystones for the creation of new protected areas, the case of Ibity Massif, Madagascar (titre sujet à modifications). *En cours de finalisation*. Journal envisagé: *Journal of Environmental Management*

Chapitre 2

Article 3

Alvarado S.T., Buisson E., Rabarison H., Rajeriarison C., Birkinshaw C. & Lowry II P.P. Comparison of plant communities on two massifs in Madagascar (Ibity and Itremo) with contrasted conservation history and status. *Accepté avec corrections mineures*. *Plant Ecology and Diversity*.

Communications scientifiques

Alvarado S.T., Buisson E., Rabarison H., Rajeriarison C., Birkinshaw C. & Lowry II P.P. Impact du feu sur les communautés végétales de deux montagnes quartziques à Madagascar. 7ème Colloque d'Ecologie des Communautés Végétales-ECOVEG 7. Du 30 mars au 1er avril 2011. Lausanne, Suisse. Communication orale

Alvarado S.T., Buisson E., Rabarison H., Rajeriarison C., Birkinshaw C. & Lowry II P.P. Effets de feu de brousse sur la biodiversité végétale des futures aires protégées d'Ibity et d'Itremo (Madagascar) et ses implications dans leur gestion et conservation. Colloque National d'Ecologie Scientifique. Les 2-3-4 septembre 2010. Montpellier. France. Communication poster

Alvarado S.T., Buisson E., Rabarison H., Rajeriarison C., Birkinshaw C. & Lowry II P.P. Effects of global change on the vegetation management plan of the Ibity and Itremo future protected areas, Madagascar. 53th Annual Symposium of the International Association for Vegetation Science IAVS. Du 18 au 23 avril 2010. Ensenada, Baja California, Mexique. Communication orale

Chapitre 3

Communications scientifiques

Ramahefamanana N., Alvarado S.T., Buisson E., Rajeriarison C., Birkinshaw C., Lowry II P.P. & Rabarison H. Fire evolution and vegetation dynamics of savannas on Ibity Massif (Madagascar) using

analysis and interpretation of satellite imagery. 49th Annual meeting of the Association for Tropical Biology & Conservation ATBC. Du 19 au 22 juin 2012. Bonito, Brazil. Communication poster

Alvarado S.T., Ramahefamanana N., Buisson E., Rabarison H., Rajeriarison C., Birkinshaw C. & Lowry II P.P. Spatio-temporal analysis of bush fires on Ibity mountain (Madagascar): implications for developing a management plan. 54th Annual Symposium of the International Association for Vegetation Science IAVS. Du 20 au 24 juin 2011. Lyon, France. Communication poster

Chapitre 4

Communications scientifiques

Alvarado S.T., Buisson E., Rabarison H., Rajeriarison C., Birkinshaw C. & Lowry II P.P. Phenology of herbaceous species in savana and tapia (*Uapaca bojeri*) woodland on Ibity mountain (Madagascar). 49th Annual meeting of the Association for Tropical Biology & Conservation ATBC. Du 19 au 22 juin 2012. Bonito, Brazil. Communication orale

Alvarado S.T., Buisson E., Rabarison H., Rajeriarison C., Birkinshaw C. & Lowry II P.P. Variation of plant phenology among fire regimes on Ibity mountain (Madagascar). 54th Annual Symposium of the International Association for Vegetation Science IAVS. Du 20 au 24 juin 2011. Lyon, France. Communication orale

Chapitre 5

Article 4

Alvarado S.T., Buisson E., Rabarison H., Rajeriarison C., Birkinshaw C. & Lowry II P.P. 2010. Reintroduction and reinforcement of endangered woody species populations in Tapia woodlands, Mount Ibity, Madagascar: protocol and preliminary results. SER-Europe Conference Proceedings (<http://ser.semico.be/>, 4p.).

Communications scientifiques

Alvarado S.T., Buisson E., Rabarison H., Rajeriarison C., Birkinshaw C. & Lowry II P.P. Restoration of declining populations of threatened woody species: does the age of seedlings influence survival and recruitment?. 8th European Conference on Ecological Restoration ECER. Du 9 au 14 septembre 2012. Ceské Budejovice (Budweis), République Tchèque. Communication orale

Alvarado S.T., Buisson E., Rabarison H., Rajeriarison C., Birkinshaw C. & Lowry II P.P. Résilience des plantules de Tapia (*Uapaca bojeri*) et de quelques espèces ligneuse associées face au feu, en vue de leur réintroduction et du renforcement des populations menacées dans le massif d'Ibity, Madagascar. Colloque National d'Ecologie Scientifique. Du 2 au 4 septembre 2010. Montpellier. France. Communication poster

Alvarado S.T., Buisson E., Rabarison H., Rajeriarison C., Birkinshaw C. & Lowry II P.P. Reintroduction and reinforcement of endangered woody species populations in Tapia woodland, Mount Ibity, Madagascar. 7th SER European Conference on Ecological Restoration. Du 23 au 27 août 2010. Avignon, France. Communication poster

2. Annexe 2 : Calendrier de terrain 2008-2012

Récapitulatif du nombre de mission et de journées de terrain pour la période 2008-2012

Année	Date	Mission
2008-2009	28 novembre-3 septembre	Séjour n°1 à Madagascar
	2-13 décembre	Mission de prospection, rencontre des chefs des villages. Accompagnement d'une mission du MBG lors de la réalisation des enquêtes auprès de la population locale sur l'utilisation des ressources dans le massif d'Ibity
	7-8 février	Mission de prospection, visite accompagnée de Mamisoa Andrianjafy, responsable du site d'Ibity.
	3-11 mars	Prospection des sites de savanes et de bois de Tapia de l'Ibity
	13-22 juin	Relevés de végétation : Structure et composition des bois de tapia et des savanes. Versant-ouest du Massif d'Ibity (Maeva-Ihasy, Voipisaka, Kiboy).
	13-19 juillet	Relevés de végétation : Structure et composition des bois de tapia et des savanes. Versant-Est du Massif (Manandona-Faliandro).
	3-12 août	Relevés de végétation : Structure et composition du bois de tapia sur le massif d'Itremo. Mission financée par la bourse de terrain de la SFE.
2009-2010	5 février-16 août	Séjour n°2 à Madagascar
	13-24 février	Mise en place du protocole de phénologie
	15-19 mars	Mise en place du protocole de résilience des plantules au feu- Semis des graines
	31 mars-9 avril	Relevés du protocole de phénologie
		Suivi du protocole de résilience des plantules au feu
	26-28 mai	Suivi du protocole de résilience des plantules au feu
	7-16 juin	Relevés du protocole de phénologie
		Suivi du protocole de résilience des plantules au feu
	31-juillet-9 août	Relevés du protocole de phénologie
Suivi du protocole de résilience des plantules au feu		
Novembre	Relevés du protocole de phénologie réalisés par une étudiante bénévole de l'Université d'Antananarivo (Kalalisy Razafi)	

Année	Date	Mission
2009-2010	Décembre	Relevés du protocole de phénologie réalisés par une étudiante bénévole de l'Université d'Antananarivo (Kalalisy Razafi)
2010-2011	24 janvier-25 août	Séjour à Madagascar
	26 janvier	Visite à la pépinière avec Dr. Elise Buisson
		Suivi du protocole de résilience des plantules au feu
	14-21 février	Relevés du protocole de phénologie
	14-20 avril	Relevés du protocole de phénologie
	10-12 mai	Suivi du protocole de résilience des plantules au feu - Brûlis contrôle des plantules de 12 mois
	31 mai-6 juin	Relevés du protocole de phénologie
	1-9 août	Relevés du protocole de phénologie Suivi du protocole de résilience des plantules au feu - Brûlis contrôle des plantules de 6 et 16 mois
	Octobre	Relevés du protocole de phénologie réalisé par une étudiante stagiaire en DEA de l'Université d'Antananarivo (Narindra Ramahefamanana) Suivi du protocole de résilience des plantules au feu - Brûlis contrôle des plantules de 9 mois
	Décembre	Relevés du protocole de phénologie réalisés par une étudiante stagiaire en DEA de l'Université d'Antananarivo (Narindra Ramahefamanana)
2011-2012	3 février-15 mai	Séjour n°3 à Madagascar
	8-10 février	Suivi du protocole de résilience des plantules au feu - Brûlis contrôle des plantules 12 et 23 mois
	7-10 mars	Visite au massif d'Ibity avec Dr. Elise Buisson et Soizig Le Stradic. Présentation du massif, les sites étudiés pendant les 3 ans de recherche, présentation du projet de la pépinière. Suivi du protocole de résilience des plantules au feu - Mesure des plantules brûlées.
	7-9 mai	Suivi du protocole de résilience des plantules au feu - Mesure des plantules brûlées.

3. **Annexe 3** : Fauna inventory of Ibity massif (Chapitre 1) (Birkinshaw et al. 2006)

MAMMALS

Lipotyphla	<i>Microgale pusilla</i>	Rodentia
<i>Hemicentetes nigriceps</i>	<i>Microgale taiva</i>	<i>Rattus rattus</i>
<i>Microgale cowani</i>	<i>Setifer setosus</i>	Chiroptera
<i>Microgale dobsoni</i>	<i>Tenrec ecaudatus</i>	<i>Pteropus rufus</i>
<i>Microgale longicaudata</i>	<i>Suncus murinus</i>	<i>Myotis goudoti</i>
		<i>Eidolon dupreanum</i>

BIRDS

Ciconiiformes	Columbiformes	Passeriformes (cont.)
<i>Egretta alba</i>	<i>Streptopelia picturata</i>	<i>Coracina cinerea</i>
<i>Egretta dimorpha</i>	Cuculiformes	<i>Hypsipetes madagascariensis</i>
<i>Bubulcus ibis</i>	<i>Cuculus rochii</i>	<i>Copsychus albospecularis</i>
Falconiformes	<i>Centropus toulou</i>	<i>Saxicola torquata</i>
<i>Milvus aegyptius</i>	Strigiformes	<i>Monticola sharpei</i>
<i>Polyboides radiatus</i>	<i>Otus rutilus</i>	<i>Cisticola cherina</i>
<i>Circus maillardi</i>	Caprimulgiformes	<i>Nesillas typica</i>
<i>Buteo brachypterus</i>	<i>Caprimulgus madagascariensis</i>	<i>Neomixis tenella</i>
<i>Falco newtoni</i>	Coraciiformes	<i>Neomixis viridis</i>
<i>Falco peregrinus</i>	<i>Alcedo vintsioides</i>	<i>Nectarinia notata</i>
Galliformes	<i>Merops sipercilliosus</i>	<i>Nectarinia souimanga</i>
<i>Margaroperdix madagascariensis</i>	<i>Leptosomus discolor</i>	<i>Zosterops maderaspatana</i>
<i>Numida meleagris</i>	<i>Upupa epops</i>	<i>Foudia madagascariensis</i>
Gruiformes	Passeriformes	<i>Lonchura nana</i>
<i>Turnix nigricollis</i>	<i>Mirafra hova</i>	<i>Acridotheres tristis</i>
<i>Dryolimnas cuvieri</i>	<i>Phedina borbonica</i>	<i>Corvus albus</i>
<i>Sarothrura insularis</i>	<i>Motacilla flaviventris</i>	

REPTILIA

SQUAMATA- SAURIA

Scincidae

Mabuya madagascariensis
M. boettgeri
M. aureopunctata
M. gravenhorsti
M. elegans
Amphiglossus igneocaudatus

Gerrhosauridae

*Zonosaurus ornatus**

Gekkonidae

Lygodactylus madagascariensis
L. arnoulti
Paroedura bastardi
*Phelsuma barbouri**

Chamaeleonidae

Calumma hilleniusi
*Furcifer lateralis**
*Furcifer cf willsii**
*Furcifer sp**
*Furcifer minor**
*Calumma cf brevicornis **

Iguanidae

*Oplurus quadrimaculatus**

OPHIDIA

Colubridae

Dromicodryas bernieri
Mimophis mahafalensis

AMPHIBIA

Ranidae

Rhacophorinae

Boophis cf goudoti
Boophis goudoti
Boophis reticulatus
Boophis williamsi (CR)

Mantellinae

Mantidactylus betsileanus
Mantidactylus cf biporus
Mantidactylus curtus
Mantidactylus elegans
Mantidactylus grandidieri

Raninae

Ptychadena mascareniensis

4. Annexe 4 : Liste des espèces de plantes (Chapitre 2)

Liste d'espèces présentes dans le massif d'Ibity et d'Itremo (G = sur sol granitique ; Q = sur sol quartzitique).

Famille	Genre	Espèce	Itremo			Ibity		
			G	Q	Total Itremo	G	Q	Total Ibity
Acanthaceae	Ruellia	Ruellia sp.					1	1
Anacardiaceae	Abrahamia	<i>Abrahamia buxifolia</i> (H. Perrier) Randrian. & Lowry		1	1			
Anacardiaceae	Abrahamia	<i>Abrahamia ibityensis</i> (H. Perrier) Randrian. & Lowry					1	1
Anacardiaceae	Rhus	<i>Rhus tarantana</i> (Baker) H. Perrier				1	1	1
Aphloioaceae	Aphloia	<i>Aphloia theiformis</i> (Vahl) Benn.	1	1	1	1	1	1
Apocynaceae	Carissa	<i>Carissa edulis</i> (Forssk.) Vahl		1	1		1	1
Apocynaceae	Catharanthus	<i>Catharanthus lanceus</i> (Bojer ex A. DC.) Pichon		1	1			
Apocynaceae	Cynanchum	<i>Cynanchum</i> sp.					1	1
Apocynaceae	Pachypodium	<i>Pachypodium brevicaulis</i> Baker					1	1
Apocynaceae	Pachypodium	<i>Pachypodium densiflorum</i> Baker		1	1			
Apocynaceae	Pentopetia	<i>Pentopetia lutea</i> Klack. & Civeyrel					1	1
Apocynaceae	Secamone	<i>Secamone buxifolia</i> Decne.					1	1
Apocynaceae	Secamone	<i>Secamone geayi</i> Costantin & Gallaud				1		1
Araliaceae	Schefflera	<i>Schefflera bojeri</i> (Seem.) R. Vig.		1	1	1	1	1
Asparagaceae	Asparagus	<i>Asparagus</i> sp.				1	1	1
Asparagaceae	Dracaena	<i>Dracaena reflexa</i> Lam.					1	1
Asteraceae	Bidens	<i>Bidens pilosa</i> L.	1		1			
Asteraceae	Distephanus	<i>Distephanus eriophyllus</i> (Drake) H. Rob. & B. Kahn		1	1	1	1	1
Asteraceae	Distephanus	<i>Distephanus glutinosus</i> (DC.) H. Rob. & B. Kahn		1	1	1	1	1
Asteraceae	Distephanus	<i>Distephanus polygalifolius</i> (Less.) H. Rob. & B. Kahn		1	1	1	1	1
Asteraceae	Emilia	<i>Emilia citrina</i> DC.	1		1			
Asteraceae	Emilia	<i>Emilia graminea</i> DC.				1	1	1
Asteraceae	Epallage	<i>Epallage dentata</i> DC.					1	1
Asteraceae	Erigeron	<i>Erigeron naudinii</i> (Bonnet) Humbert	1		1			
Asteraceae	Helichrysum	<i>Helichrysum chermesonii</i> Humbert		1	1	1	1	1
Asteraceae	Helichrysum	<i>Helichrysum cordifolium</i> DC.	1		1	1	1	1
Asteraceae	Helichrysum	<i>Helichrysum gymnocephalum</i> (DC.) Humbert	1	1	1	1	1	1
Asteraceae	Helichrysum	<i>Helichrysum hirtum</i> Humbert	1	1	1	1	1	1
Asteraceae	Hubertia	<i>Hubertia adenodonta</i> (DC.) C. Jeffrey	1	1	1	1	1	1
Asteraceae	Hubertia	<i>Hubertia faujasioides</i> (Baker) C. Jeffrey					1	1
Asteraceae	Laggera	<i>Laggera alata</i> (D. Don) Sch. Bip. ex Oliv.		1	1	1		1
Asteraceae	Senecio	<i>Senecio adscendens</i> Bojer ex DC.	1	1	1			
Asteraceae	Senecio	<i>Senecio hildebrandtii</i> Baker					1	1
Asteraceae	Senecio	<i>Senecio leandrii</i> Humbert					1	1
Asteraceae	Senecio	<i>Senecio</i> sp.	1		1		1	1
Asteraceae	Stenocline	<i>Stenocline ericoides</i> DC.				1	1	1
Asteraceae	Taraxacum	<i>Taraxacum</i> sp.					1	1
Asteraceae	Vernonia	<i>Vernonia ibityensis</i> Humbert				1	1	1

Famille	Genre	Espèce	Itremo			Ibity		
			G	Q	Total Itremo	G	Q	Total Ibity
Asteraceae		Asterace Indet 1.				1	1	1
Asteraceae		Asterace Indet 2.	1		1			
Asteraceae		Asterace Indet 3.	1	1	1			
Asteraceae		Asterace Indet 4.	1	1	1			
Asteraceae		Asterace Indet 5.	1	1	1			
Asteraceae		Asterace Indet 6.				1		1
Asteraceae		Asterace Indet 7.		1	1			
Asteraceae		Asterace Indet 8.	1		1			
Asteraceae		Asterace Indet 9.					1	1
Asteropeiaceae	Asteropeia	<i>Asteropeia densiflora</i> Baker		1	1	1	1	1
Asteropeiaceae	Asteropeia	<i>Asteropeia labatii</i> G.E. Shatz, Lowry & A.E. Wolf		1	1			
Burseraceae	Balsamea	<i>Balsamea</i> sp.					1	1
Caryophyllaceae	Polycarpaea	<i>Polycarpaea corymbosa</i> (L.) Lam.		1	1			
Celastraceae	Mystroxyton	<i>Mystroxyton aethiopicum</i> (Thunb.) Loes.		1	1			
Commelinaceae	Commelina	<i>Commelina madagascarica</i> C.B. Clarke					1	1
Commelinaceae	Commelina	<i>Commelina diffusa</i> Burm. f.					1	1
Crassulaceae	Kalanchoe	<i>Kalanchoe tetraphylla</i> H. Perrier					1	1
Cunoniaceae	Weinmannia	<i>Weinmannia stenostachya</i> Baker					1	1
Cyperaceae	Bulbostylis	<i>Bulbostylis trichobasis</i> (Baker) C.B. Clarke	1	1	1	1	1	1
Cyperaceae	Bulbostylis	<i>Bulbostylis viguieri</i> Cherm.				1	1	1
Cyperaceae	Costularia	<i>Costularia laxa</i> Cherm.	1	1	1	1		1
Cyperaceae	Cyperus	<i>Cyperus amabilis</i> Vahl				1		1
Cyperaceae	Cyperus	<i>Cyperus margaritaceus</i> Vahl				1	1	1
Cyperaceae	Pycnus	<i>Pycnus antsirabensis</i> Cherm.		1	1			
Cyperaceae	Mariscus	<i>Mariscus sieberianus</i> Nees ex C.B. Clarke					1	1
Cyperaceae	Pycnus	<i>Pycnus longivaginans</i> (Kük.) Cherm.				1		1
Cyperaceae		Cyperace indet.		1	1			
Davalliaceae	Nephrolepis	<i>Nephrolepis</i> sp.				1	1	1
Dennstaedtiaceae	Pteridium	<i>Pteridium aquilinum</i> (L.) Kuhn	1	1	1	1	1	1
Dioscoreaceae	Dioscorea	<i>Dioscorea hexagona</i> Baker				1	1	1
Ericaceae	Agarista	<i>Agarista</i> sp.	1	1	1			
Ericaceae	Erica	<i>Erica andringitrensis</i> (H. Perrier) Dorr & E.G.H. Oliv.				1	1	1
Ericaceae	Erica	<i>Erica baroniana</i> Dorr & E.G.H. Oliv.				1	1	1
Ericaceae	Erica	<i>Erica boutonii</i> Dorr & E.G.H. Oliv.		1	1	1	1	1
Ericaceae	Erica	<i>Erica cryptoclada</i> (Baker) Dorr & E.G.H. Oliv.				1	1	1
Ericaceae	Vaccinium	<i>Vaccinium emirense</i> Hook.				1	1	1
Ericaceae	Vaccinium	<i>Vaccinium secundifolium</i> Hook.	1	1	1	1	1	1
Erythroxyllum	Erythroxyllum	<i>Erythroxyllum buxifolium</i> Lam.	1		1			
Erythroxyllum	Erythroxyllum	<i>Erythroxyllum nitidum</i> Spreng.				1	1	1
Fabaceae	Crotalaria	<i>Crotalaria diosmifolia</i> Benth.					1	1
Fabaceae	Desmodium	<i>Desmodium barbatum</i> var. <i>dimorfum</i> (Welw. ex Baker) B.G. Schub.	1	1	1	1	1	1
Fabaceae	Desmodium	<i>Desmodium</i> sp.				1	1	1

Famille	Genre	Espèce	Itremo			Ibity		
			G	Q	Total Itremo	G	Q	Total Ibity
Fabaceae	Indigofera	<i>Indigofera lyallii</i> Baker	1		1	1	1	1
Fabaceae	Indigofera	<i>Indigofera pedunculata</i> Hilsenberg & Bojer ex Baker	1		1		1	1
Fabaceae	Indigofera	<i>Indigofera stenosepala</i> Baker				1	1	1
Fabaceae	Kotschya	<i>Kotschya africana</i> Endl.				1	1	1
Fabaceae	Mimosa	<i>Mimosa</i> sp3.	1		1			
Fabaceae	Pyranthus	<i>Pyranthus ambatoana</i> (Baill) Du Puy & Labat.		1	1			
Fabaceae	Thephrosia	<i>Thephrosia</i> sp.		1	1			
Gentianaceae	Exacum	<i>Exacum</i> sp					1	1
Gentianaceae	Tachiadenus	<i>Tachiadenus longiflorus</i> Griseb.					1	1
Lamiaceae	Stachys	<i>Stachys filifolia</i> Hedge	1		1	1	1	1
Lamiaceae	Stachys	<i>Stachys lyallii</i> Benth.					1	1
Lamiaceae	Tetradenia	<i>Tetradenia goudotii</i> Briq.					1	1
Lauraceae	Cassytha	<i>Cassytha filiformis</i> L.		1	1			
Malpighiaceae	Philgamia	<i>Philgamia glabrifolia</i> Arènes					1	1
Malvaceae	Hibiscus	<i>Hibiscus oxaliflorus</i> Bojer ex Baker	1		1			
Melastomataceae		Melastomataceae indet.					1	1
Monimiaceae	Tambourissa	<i>Tambourissa purpurea</i> (Tul.) A. DC.					1	1
Myrtaceae	Eucalyptus	<i>Eucalyptus robusta</i> Sm.				1		1
Myrtaceae	Syzygium	<i>Syzygium parkerii</i> (Baker) Labat & G.E. Schatz				1	1	1
Orchidaceae	Angraecum	<i>Angraecum</i> sp.		1	1			
Orchidaceae		Orchidee sp1				1		1
Orobanchaceae	Radamaea	<i>Radamaea montana</i> Benth.				1	1	1
Oxalidaceae	Biophytum	<i>Biophytum sensitivum</i> (L.) DC.	1		1			
Passifloraceae	Paropsia	<i>Paropsia</i> sp.					1	1
Phyllanthaceae	Phyllanthus	<i>Phyllanthus vakinankaratrae</i> Leandri				1		1
Phyllanthaceae	Uapaca	<i>Uapaca bojeri</i> Baill.	1	1	1	1	1	1
Pinaceae	Pinus	<i>Pinus kesiya</i> Royle ex Gordon	1	1	1	1	1	1
Poaceae	Andropogon	<i>Andropogon imerinensis</i> Bosser				1	1	1
Poaceae	Andropogon	<i>Andropogon</i> sp1.		1	1			
Poaceae	Andropogon	<i>Andropogon</i> sp2.	1		1	1	1	1
Poaceae	Aristida	<i>Aristida rufescens</i> Steud.				1	1	1
Poaceae	Aristida	<i>Aristida similis</i> Steud.	1	1	1	1		1
Poaceae	Ctenium	<i>Ctenium concinnum</i> Nees	1	1	1	1	1	1
Poaceae	Cynodon	<i>Cynodon dactylon</i> (L.) Pers.					1	1
Poaceae	Digitaria	<i>Digitaria atrofusca</i> (Hack.) A. Camus	1	1	1			
Poaceae	Digitaria	<i>Digitaria ciliaris</i> (Retz.) Koeler					1	1
Poaceae	Elionurus	<i>Elionurus tristis</i> Hack.	1		1			
Poaceae	Eragrostis	<i>Eragrostis tenuifolia</i> (A. Rich.) Hochst. ex Steud.					1	1
Poaceae	Hyparrhenia	<i>Hyparrhenia newtonii</i> (Hack.) Stapf	1	1	1			
Poaceae	Imperata	<i>Imperata cylindrica</i> (L.) Raeusch.		1	1			
Poaceae	Loudetia	<i>Loudetia simplex</i> (Nees) C.E. Hubb.	1	1	1	1	1	1
Poaceae	Melinus	<i>Melinus</i> sp1.	1		1			
Poaceae	Melinus	<i>Melinus</i> sp2.		1	1		1	1

Famille	Genre	Espèce	Itremo			Ibity		
			G	Q	Total Itremo	G	Q	Total Ibity
Poaceae	Microchloa	<i>Microchloa kunthii</i> Desv.		1	1			
Poaceae	Panicum	<i>Panicum amboisitrense</i> A. Camus		1	1	1	1	1
Poaceae	Panicum	<i>Panicum cupressifolium</i> A. Camus					1	1
Poaceae	Panicum	<i>Panicum parvifolium</i> Lam.					1	1
Poaceae	Panicum	<i>Panicum</i> sp.		1	1			
Poaceae	Pogonarthria	<i>Pogonarthria squarrosa</i> (Roem. & Schult.) Pilg.		1	1			
Poaceae	Rhynchelytrum	<i>Rhynchelytrum repens</i> Willd.) C.E. Hubb.					1	1
Poaceae	Schizachyrium	<i>Schizachyrium brevifolium</i> (Sw.) Nees ex Büse	1	1	1	1	1	1
Poaceae	Trachypogon	<i>Trachypogon</i> sp.	1	1	1			
Poaceae		Poaceae sp1.	1		1			
Poaceae		Poaceae sp2.		1	1			
Primulaceae	Maesa	<i>Maesa lanceolata</i> G. Don				1		1
Proteaceae	Faurea	<i>Faurea forficuliflora</i> Baker					1	1
Pteridaceae	Pellaea	<i>Pellaea viridis</i> (Forssk.) Prantl	1	1	1	1	1	1
Rubiaceae	Anthospermum	<i>Anthospermum perrieri</i> Homolle ex Puff		1	1		1	1
Rubiaceae	Coptosperma	<i>Coptosperma supra-axillare</i> (Hemsl.) Degreef					1	1
Rubiaceae	Mitrasacmopsis	<i>Mitrasacmopsis quadrivalvis</i> Jovet					1	1
Rubiaceae	Oldenlandia	<i>Oldenlandia herbacea</i> (L.) Roxb.	1	1	1	1	1	1
Rubiaceae	Oldenlandia	<i>Oldenlandia</i> sp.		1	1			
Rubiaceae	Otiophora	<i>Otiophora scabra</i> Zucc.				1	1	1
Rubiaceae	Pentania	<i>Pentania veronicoides</i> (Baker) K. Schum.					1	1
Rubiaceae	Psychotria	<i>Psychotria parkeri</i> Baker					1	1
Rubiaceae	Spermacoce	<i>Spermacoce stricta</i> L. f.					1	1
Rubiaceae	Tricalysia	<i>Tricalysia cryptocalyx</i> Baker					1	1
Sarcolaenaceae	Leptolaena	<i>Leptolaena pauciflora</i> Baker		1	1			
Sarcolaenaceae	Leptolaena	<i>Leptolaena</i> sp.				1		1
Sarcolaenaceae	Pentachlaena	<i>Pentachlaena latifolia</i> H. Perrier					1	1
Sarcolaenaceae	Sarcolaena	<i>Sarcolaena oblongifolia</i> F. Gérard	1	1	1	1	1	1
Sarcolaenaceae	Schizolaena	<i>Schizolaena microphylla</i> H. Perrier	1	1	1			
Sarcolaenaceae	Xerochlamys	<i>Xerochlamys bojeriana</i> (Baill.) F. Gérard		1	1	1	1	1
Sarcolaenaceae	Xerochlamys	<i>Xerochlamys diospyroidea</i> (Baill.) F. Gérard	1	1	1			
Sarcolaenaceae	Xerochlamys	<i>Xerochlamis villosa</i> (F. Gerard) G.E. Schatz & Lowry	1		1			
Solanaceae		Solanaceae sp1.					1	1
Stilbaceae	Halleria	<i>Halleria tetragona</i> Baker					1	1
Velloziaceae	Xerophyta	<i>Xerophyta</i> sp.				1	1	1
Xanthorrhoeaceae	Aloe	<i>Aloe capitata</i> var <i>quartziticola</i> H. Perrier		1	1	1	1	1
Xanthorrhoeaceae	Aloe	<i>Aloe</i> sp.		1	1			
Xanthorrhoeaceae	Dianella	<i>Dianella ensifolia</i> (L.) DC.	1	1	1	1	1	1
		Indet 1				1		1
		Indet 2				1		1
		Indet 3					1	1
		Indet 4					1	1
Total général			48	65	84	69	106	120

5. **Annexe 5** : Alvarado S.T., Buisson E., Rabarison H., Birkinshaw C. & Lowry II P.P. 2012. Ibity Moutain: background and perspectives for its ecological restoration. *Ecological Restoration*. 30, 12-150

outbreaks may further determine which recruited species reach the forest canopy. We conclude that selecting a low-investment seedbed preparation to recruit target species from seed rain must be done with both the knowledge of target species seedbed preferences and acknowledgement that initial treatments may not allow recruited species to persist to maturity. Additional treatments may need to be undertaken to shape selective forces that enhance the likelihood that target species will persist to maturity and continue to drive forest vegetation communities.

Acknowledgements

We thank Joshua and Heather Tallis, Lauren Urgenson, Marvin Murray, Mathew Justice, Daniela Shebitz, and Ivona Cervenkova for assistance with project installation, Kelly Sutton, Jerry Krajna and Daniel Owen for data collection support and Brooke Maslo for editorial assistance. We are especially grateful to Regina Rochefort for her guidance and assistance throughout this project. We gratefully acknowledge the North Cascades National Park and the National Park Service Challenge Cost Share Program for funding this restoration and research.

References

- Anderson, S.J. 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology* 26:32–46.
- Bakker, J.D. 2008. Improving the utility of Indicator Species Analysis. *Journal of Applied Ecology* 45:1829–1835.
- Cole, D.N. 2007. Seedling establishment and survival on restored campsites in subalpine forest. *Restoration Ecology* 15: 430–439.
- Franklin, J.F. and C.T. Dyrness. *Natural Vegetation of Oregon and Washington*. Corvallis, OR: Oregon State University Press.
- Hough-Snee, N., J.D. Bakker, and K. Ewing. Long-term effects of initial site treatment on fescue in a novel prairie ecosystem (Washington). *Ecological Restoration* 29:14–17.
- Luken, J.O. 1990. *Directing Ecological Succession*. New York, NY: Chapman and Hall.
- Whisenant, S. G. 1999. *Repairing Damaged Wildlands: A Process-Orientated, Landscape-Scale Approach*. New York, NY: Cambridge University Press.



Ibity Mountain, Madagascar: Background and Perspectives for Ecological Restoration

Swanni T. Alvarado (corresponding author), *Institut Méditerranéen de Biodiversité et d'Ecologie IMBE, Université d'Avignon et des Pays du Vaucluse, France; Département de Biologie et Ecologie Végétales, Faculté des Sciences, Université d'Antananarivo, Madagascar, (swanni_ta@yahoo.es); Elise Buisson, Institut Méditerranéen de Biodiversité et d'Ecologie IMBE, Université d'Avignon et des Pays du Vaucluse, France; Département de Biologie et Ecologie Végétales, Faculté des*

Sciences, Université d'Antananarivo, Madagascar; Harison Rabarison, Département de Biologie et Ecologie Végétales, Faculté des Sciences, Université d'Antananarivo, Madagascar; Chris Birkinshaw, Missouri Botanical Garden, Madagascar Research and Conservation Program, Antananarivo, Madagascar; Porter P. Lowry II, Missouri Botanical Garden, Africa and Madagascar Department, St. Louis, Missouri, USA; Département Systématique et Evolution, Muséum d'Histoire Naturelle (UMR 7205), Paris, France.

For decades, Madagascar has drawn scientific attention for its unique biodiversity and high levels of endemism. This island nation has long been recognized for its remarkable biota, which has evolved during nearly 100 million yr of tectonic isolation, with a diverse range of climates and substrates, and a varied topography (Kull 2000). Current estimates suggest that the Malagasy flora consists of approximately 13–14,000 species, more than 90% endemic (Phillipson et al. 2006), which occur in a wide range of native vegetation types, many of which have been highly degraded or replaced by secondary formations resulting from human activities (Lowry et al. 1997).

Tapia woodland is a sclerophyllous formation restricted to Madagascar's central highlands, dominated by the endemic tapia tree (*Uapaca bojeri*). This formation is adapted and resilient to the region's natural fire regime and occurs today in scattered, isolated stands that total no more than 132,255 ha. Most other native woody vegetation types of the central highlands have been replaced by grasslands formed during the last 1,500–2,000 yr primarily by a human-caused increase in fire frequency well above that of the natural regime. These grasslands are burned annually to renew livestock pasture, clean fields, or control pests (Kull 2000), and fires encroach well into the interior of the tapia woodland. Today the remaining tapia woodland has an extensive herbaceous layer and an open canopy with many woody representatives of the endemic family Sarcocaulaceae (Lowry et al. 1997, Figure 1). Traditional management practices appear to have spared remnants of tapia woodland because this vegetation plays an important role in the local economy as a source of fuel wood, edible fruits, mushrooms and medicinal plants, and as habitat for wild silk worms (*Borocera madagascariensis*), whose cocoons are collected by local residents to produce cloth (Gade 1985, Kull 2002). However, the remaining stands are fragmented and structurally-modified by a changing fire regime that hinders woody species regeneration. Tapia woodland was once managed using traditional methods, which allowed sustainable extraction of forest resources for local consumption. Today it is still partly managed using traditional methods, but newer practices have caused degradation through increased cultivation and grazing, illegal exploitation and marketing of natural resources, reforestation with exotic tree species such as swamp mahogany (*Eucalyptus robusta*), Baguio pine (*Pinus*



Figure 1. Tapia woodland is dominated by the tapia tree (*Uapaca bojeri*) and includes an extensive herbaceous layer and an open canopy composed largely of woody species in the endemic family Sarcocaulaceae (Photo by Swanni T. Alvarado).

kesiyya) and silver wattle (*Acacia dealbata*), and changes in the fire regime.

A new protected area (PA) is currently being established at Ibity Massif (classified as type V, Harmonious Landscape, within the IUCN PA classification system). In December 2008, a temporary protection order was issued for Ibity (renewed in December 2010), and definitive establishment of the new PA is pending. A community-based conservation and restoration project is being coordinated by the Missouri Botanical Garden (MBG—Madagascar Program, Antananarivo) in cooperation with key Malagasy institutions and local communities. Ibity Massif is an approximately 6,000-ha quartzitic mountain located on the Malagasy highlands 25 km south of Antsirabe and 200 km south of the capital, Antananarivo. This massif is oriented north-south and ranges in elevation from 1400 to 2240 m. The MBG initiative has involved significant outreach and community education programs focusing on raising awareness of Ibity's conservation and economic importance, the threats to its biodiversity, and ongoing efforts to reduce fire frequency and implement ecological restoration projects with significant local community participation. This approximately 45-km² PA contributes to the Madagascar Protected Areas System, which is scheduled

to encompass over 6 million ha (about 10% of the country) (Borrini-Feyerabend and Dudley 2005). The Ibity PA will protect most of the massif's characteristic environments (dense forest, tapia woodland and woody savanna, the latter two restricted to quartzitic substrates) and rare species.

On Ibity, lightning is thought to have been the main historical cause of wildfires, which are a natural part of the dynamics of many Malagasy ecosystems. However, the current human-caused high-frequency fire regime threatens the massif's biodiversity and has reduced the extent of tapia woodland, fragmented the canopy, lowered the number of shrubs (Rabemanambola and Rakotoarisoa 2009), and increased the density of the herbaceous layer. Fires now commonly occur annually or biannually and burn both the herbaceous layer and part of the tree layer, although mature individuals in tapia woodland are somewhat resistant (Kull 2002). Young seedlings are, however, less fire tolerant and often die from burning. As a consequence, the shifting age structure in tapia woodland may ultimately lead to the disappearance of the tapia tree and its associated species.

In 2008, we began a research project to explore the relationship between fire and vegetation at Ibity, aiming to present an ecological characterization of this formation and an evaluation of the effects of fire on plant



Figure 2. Experimental setup at a plant nursery run by the Missouri Botanical Garden (MBG) and local communities for the reintroduction and reinforcement of populations of endangered woody species in tapia woodland, Ibity, Antsirabe district, Madagascar (Photo by Swanni T. Alvarado).

biodiversity. Identifying the conditions necessary for woody species regeneration will help to develop ecological restoration protocols for sclerophyllous woodlands. We are conducting: 1) an analysis of community composition and structure of Ibity's savanna and tapia woodlands; 2) a 2-yr study, initiated in 2010, on the phenology of woody and herbaceous taxa to assess species coexistence; and 3) an evaluation of seedling survival and establishment, and of woody species regeneration and survival, with the aim of providing a baseline restoration protocol for the reinforcement of woody plant populations in tapia woodland (Figure 2).

This research program is designed to contribute to the management plan now being developed for the Ibity Massif, which will guide conservation activities once the site is formally designated as a new PA. The management plan is also being informed by discussions with stakeholders, including local community members, municipalities, regions, non-governmental organizations (NGOs), and the private sector. The plan aims to promote environmental protection, sustainable development, and the preservation of ethnobotanical relationships.

Sustainable development activities and careful environmental planning will be essential for the long-term

viability of the new PA and for improving natural resource management. For Ibity's local communities, this project represents a new form of economic development because it provides much-needed employment opportunities, most particularly those related to eco-tourism. Several impending changes will lead to a reconfiguration of the area, requiring a balanced and equitable use of the landscape (Rabemanambola and Rakotoarisoa 2009). These include: a) the involvement in local sustainable development activities of a nearby cement factory operated since 1956 by HOLCIM, S.A. (a large Swiss-based company whose local headquarters is located in the town Antsirabe); and b) the pending establishment of the new Ibity PA, promoted since 2006 by local MBG personnel and stakeholders in the Vakinankaratra Region.

The creation of the Ibity PA and the implementation of an appropriate management plan will lead to local sustainable development through a consensus between those who seek protection and those who promote a standard development approach. This will require an appreciation among all stakeholders of the intimate relationships between culture and nature and between humans and the Earth, and a recognition of the aesthetic and scientific value of culturally important landscapes.

Acknowledgements

We would like to thank Dr. James Aronson for his comments on several drafts of this manuscript.

References

- Borrini-Feyerabend, G. and N. Dudley. 2005. Elan Durban—Nouvelles perspectives pour les aires protégées à Madagascar. First report of the second mission to Madagascar on the behalf of two commissions of the World Conservation Union (IUCN): the commission on Environmental, Economic and Social Policy (CEESP) and the World Commission on Protected Areas (WCPA). www.equilibriumresearch.com/upload/document/elandurban.pdf.
- Gade, D.W. 1985. Savanna woodland, fire, protein and silk in highland Madagascar. *Journal of Ethnobiology* 5:109–122.
- Kull, C.A. 2000. Deforestation, erosion, and fire: degradation myths in the environmental history of Madagascar. *Environment and History* 6:421–50.
- Kull, C.A. 2002. The 'degraded' tapia woodlands of highland Madagascar: rural economy, fire ecology, and forest conservation. *Journal of Cultural Geography* 19:95–128.
- Lowry II, P.P., G.E. Schatz and P.B. Phillipson. 1997. The classification of natural and anthropogenic vegetation in Madagascar. Pages 93–123 in S.M. Goodman and B.D. Patterson (eds.), *Natural Change and Human Impact in Madagascar*. Washington, DC: Smithsonian Institution Press.
- Phillipson, P.B., G.E. Schatz, P.P. Lowry II and J.N. Labat. 2006. A catalogue of the vascular plants of Madagascar. Pages 613–627 in S.A. Ghazanfar and H.J. Beentje (eds.), *Taxonomy and Ecology of African Plants: their Conservation and Sustainable Use*. Proceedings 17th AETFAT Congress, Addis Ababa, Ethiopia. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Rabemanambola, M.F. and J. Rakotoarisoa. 2009. Globalisation et regionalization: mutations et recompositions territoriales sur le massif d'Ibity (Région du Vakinankaratra). XLVIème colloque de l'ASRDLE.



Generating Heterogeneity: Construction of Fish Hooks in the Humber River Induces Community Change

Monica Granados (corresponding author), McGill University, Department of Biology, 1205 Docteur Penfield, Montreal, QC H3A 1B1, monica.granados@mail.mcgill.ca; Meg St-John, Toronto Region Conservation Authority, 5 Shoreham Drive, Toronto, ON, M3N 1S4, mstjohn@trca.on.ca; Rick Portiss, Toronto Region Conservation Authority, 5 Shoreham Drive, Toronto, ON, M3N 1S4, RPortiss@trca.on.ca.

The diversity in morphology of fishes is a product of the competitive processes that necessitate niche partitioning (MacArthur and MacArthur 1961). For example, interspecific competition is mediated through differentiation in mouth orientation; fishes with ventral mouths feed in the lower water column, whereas fishes with dorsal

mouths feed in the upper water column (Wikramanayake 1990). Variation in water velocity reduces interspecific competition through character displacement, where low velocity waters contain fish with deep bodies and shorter fins and shallow, long-finned fishes are characteristic of high velocity waters (Wikramanayake 1990). Habitat heterogeneity facilitates the maintenance of morphological variation though an increase in dimensionality and habitat availability (MacArthur and MacArthur 1961). However, industrialization and development can strip lotic systems of heterogeneity. The Lower Humber River (LHR) watershed is entirely developed (TRCA 2008), with the LHR flowing from the Peel Plain through the City of Toronto and terminating at Lake Ontario. The LHR is surrounded by massive urban infrastructure; highway overpasses, rail lines, water treatment facilities, and residential high-rises surround the area. The watercourse is substantially altered to protect this infrastructure. There is extensive channelization resulting in the elimination of levee wetland systems and emergent and submergent aquatic vegetation that characterize natural estuaries. The channelization of the river has produced a single habitat type within the LHR, where fine grain size material and soft sediments dominate the substrate and natural structure or refugia are absent. This reduction in heterogeneity subjects individuals to competition, predation and extirpation (Gause 1932).

Historical data from the LHR watershed documents the presence of 54 fish species; however, only 22 fish species were captured in 2004 aquatic surveys. Monitoring data indicates the LHR watershed only supports generalist, tolerant and cool-warmwater fishes, whereas habitat specialists and higher trophic species are absent from the watershed (TRCA 2008).

Construction of artificial habitat can regenerate heterogeneity in anthropogenically simplified habitats (Gore and Bryant 1988). Stream and river restoration is predicated on generating a diversity of available habitats. Current deflectors, dams, cover structures, and bank protection elements are regularly installed to provide diversity in abiotic conditions (Gore and Bryant 1988). Restoration of heterogeneity in the LHR was performed using standard river restoration practices; however, in 2006 the Toronto Region Conservation Authority (TRCA) implemented a novel restoration method to increase the diversity of habitats available for fishes (TRCA 2008). The TRCA constructed 2 fish hooks at the mouth of the Humber River to supply static, low velocity backwater areas in the Humber River. The fish hooks form 2 semi-enclosed areas along the east bank of the Humber River (Figure 1). The structures deflect and concentrate flows, entrain bedload sediments, encourage the establishment of emergent vegetation, and provide small eddy pools for habitat and primary production. The fish hooks are comprised of 3 layers: a 300-mm thick granular bedding stone, forming the base of the structure against the

6. **Annexe 6** : Alvarado S.T., Buisson E., Rabarison H., Rajeriarison C., Birkinshaw C. & Lowry II P.P. 2010. Reintroduction and reinforcement of endangered woody species populations in *Tapia* woodlands, Mount Ibity, Madagascar: protocol and preliminary results. SER-Europe Conference Proceedings (<http://ser.semico.be/>, 4p.).

Reintroduction and reinforcement of endangered woody species populations in *Tapia* woodlands, Mount Ibity, Madagascar: protocol and preliminary results

Swanni T. Alvarado^{1,2}, Elise Buisson¹, Harison Rabarison², Charlotte Rajeriarison², Chris Birkinshaw³ and Porter P. Lowry II^{4,5}.

¹ Institut Méditerranéen d'Ecologie et de Paléocécologie (UMR CNRS IRD), IUT d'Avignon, Université d'Avignon et des Pays de Vaucluse, France (swanni.alvarado@etd.univ-avignon.fr ; swanni_ta@yahoo.es)

² Département d'Ecologie et Biologie Végétales, Université d'Antananarivo, Madagascar

³ Missouri Botanical Garden, Madagascar Research and Conservation Program, Antananarivo, Madagascar

⁴ Missouri Botanical Garden, Africa and Madagascar Department, St. Louis, Missouri, USA

⁵ Département Systématique et Evolution, Muséum National d'Histoire Naturelle (USM 7205 CNRS), Paris, France

Abstract: After centuries of environmental degradation, the indigenous vegetation of Madagascar is now highly fragmented, reduced to small islands of relatively intact vegetation surrounded by a sea of anthropogenic savanna. This situation has serious implications for the capacity of Madagascar ecosystems to adapt to climate change. Climate change is expected to increase fire intensity and frequency, resulting in increased anthropogenic pressure on remaining patches of indigenous vegetation. Fire is the principal factor of degradation of *Tapia* woodlands (= woodland type vegetation in which the dominant tree species is *Uapaca bojeri*) on the Mount Ibity, located in the Malagasy Highlands. Eight woody species have been studied since March 2010: *Uapaca bojeri*, *Pachypodium brevicaule*, *P. densiflorum*, *Xerochlamys bojeriana*, *Sarcolaena oblongifolia*, *Carissa edulis*, *Weinmannia stenostachya* and *Aphloia theaeiformis* in an ex-situ experiment carried out at a plant nursery on 2 soil types (local Ibity soil and standard nursery soil). Seedlings of various ages are burnt in burn-boxes (6, 12, 16, 20 and 24 months-old seedlings) to determine what fire interval is an issue for seedling survival and thus recruitment. These seedlings are burnt with 2 different dry biomass of *Loudetia simplex*, the principal Poaceae in the herbaceous strata. This study on the regeneration of these woody species (seed production, germination, seedling establishment) and seedling survival in response to various fire scenarios will be the basis for possible protocols for the restoration and reinforcement of populations of these endangered species. First results will be discussed.

Keywords: climate change, disturbance by fire, land use changes, reforestation, (re-)introduction, restoration of wilderness areas

Introduction

Madagascar's ecosystems have all suffered from great anthropogenic pressures especially in the last 50 years (Kull 1998) and will undergo a major climate change in the years to come (Hannah et al. 2008). These changes and disturbances lead to profound modifications in natural processes (e.g. changes in fire regimes), the introduction of exotic species, the selective use of certain local species all of which lead to the fragmentation of natural ecosystems and landscapes, increasingly replaced by agricultural landscapes dominated by fields, extensive livestock rangelands and plantings of exotic, fast-growing trees, such as *Eucalyptus* and Australian acacias. All of this contributes to environmental, and, ultimately, to socio-economic and cultural deterioration and impoverishment of the island and its human society (Jenkins 2003).

Due to the apparently inevitable climatic changes combined with the pressures induced by the increasing human populations, conservation efforts inevitably have to evolve from the current emphasis on the protection of well defined and relatively intact habitats to a much broader focus which includes the active management of protected areas and the restoration of degraded and disturbed landscapes within and outside protected areas. Ecological restoration can assume a significant role in the conservation of biodiversity and in the maintenance of human subsistence. In addition, the restoration of buffer zones around protected areas can provide a range of natural products required by the neighboring human populations, restore continuous corridors between blocks of natural vegetation and to increase areas of natural habitats thereby promoting their long

term viability. Considering the advanced state of degradation of some ecosystems in Madagascar and the predicted climate changes (e.g. Hannah et al. 2008), it is urgent to launch pilot studies for the restoration and the management of the protected areas in Madagascar whose results are quickly applicable.

This research concerns the Ibity Mountain, located in the Malagasy Highlands, approximately 25 km south of the town of Antsirabe, and 200 km south of the capital city, Antananarivo. This quartz mountain range is currently being examined as a candidate to become a new protected area in the country. The area is currently exposed to moderate and heavy anthropogenic pressures, such as livestock grazing, artificial plantings of exotic species, over-exploitation of native species; and disturbed fire regimes (Birkinshaw et al. 2006). The protected area will be bounded so as to include most of the characteristic environments of the Massif: dense forest, and Tapia (*Uapaca bojeri*) woodlands and savannas.

In Tapia woodlands the dominant tree species is the endemic *Uapaca bojeri* (Phyllanthaceae). A disrupted fire regime is the main factor of degradation in this ecosystem on Mount Ibity. Fires burn the herbaceous layer and can affect germination, establishment and survival of woody seedlings. We selected eight woody species which occur in Tapia woodlands and are studying their regeneration (seed production, germination, seedling establishment) and seedling survival in response to various fire scenarios to provide the basis for possible protocols for the restoration and reinforcement of populations of these plants, some of which are endangered.



Figure 1. Landscape of Tapia woodland in Ibity (left) and experiment set up at a plant nursery in Ibity (right) (by: Swanni T. Alvarado)

Materials and methods

Experiment set up at a government-run plant nursery (Ibity, Antsirabe district, Madagascar). Eight woody species have been studied since March 2010: *Uapaca bojeri*, *Pachypodium brevicaule*, *P. densiflorum*, *Xerochlamys bojeriana*, *Sarcolaena oblongifolia*, *Weinmannia stenostachya*, *Carissa edulis* and *Aphloia theaeformis*. This species were sown in two soil types: soil from Ibity collected from below Tapia trees and standard soil (standard nursery soil mixed with the sand and compost in proportion 1:1:1). Most plant species dynamics are strongly correlated to soil organism development, in particular, soil microorganisms (van der Heijden et al. 1988). Tapia woodland is associated to the fungal community (Ramanankierana et al. 2007). Many studies have demonstrated that an appropriate management of the microbial biodiversity in the soil can contribute to improvement of the plants performance (Barea & Jeffries 1995; Requena et al. 2001). Seedlings of various ages (6, 12, 16, 20 and 24 months) will be exposed to fire in burn-boxes to determine the relationship between the age of the seedling when burnt and seedling survival and how this might impact recruitment. The seedlings will be burnt using 2 different quantities (dry biomass) of *Loudetia simplex*, the main species of Poaceae that serves as fuel in the herbaceous strata. While burning, measurements of the rate of the spread of fire

(m/s) and flame height (m) will be noted. Measurements on plants before the controlled burn will be: stem diameter, height of the seedling, number of leaves. Two months after the controlled burn the mortality, stem diameter, height, number of leaves will be monitored.

Results and discussion

Seed germination was monitored every week for 3 month. The species with the highest rates of germination, 3 months after sowing, are *Carissa edulis* (23.6 and 23.3%) and *Uapaca bojeri* (17.5 and 23.3%), on Ibity and standard soil, respectively (Figure 2). Wilcoxon tests show no significant difference in germination between soil types (p-value = 0.590).

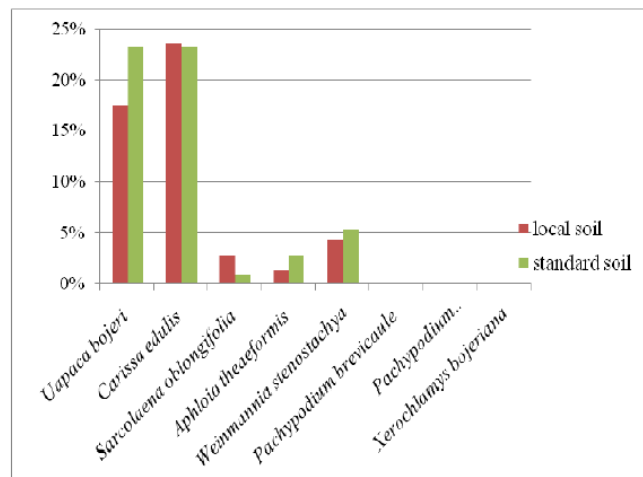


Figure 2: Preliminary results of germination rate

Uapaca bojeri begins to germinate starting in the sixth week, showing that this species may exhibit prolonged dormancy due to the physical and physiological characteristics of its seeds. Germination of *Carissa edulis* is completed after eight weeks and reached ca. 23%. The other six species may be recalcitrant, which would explain the low rate of germination since the seeds were sowed 3-4 months after the seed collection. Germination tests in controlled conditions are being carried out in order to evaluate these germination issues.

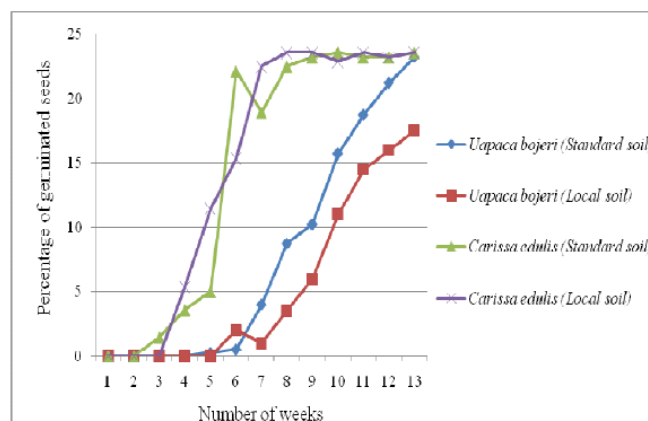


Figure 3: Germination percentage of the *Uapaca bojeri* and *Carissa edulis*.

These preliminary results show low germination rates for all 8 species studied. As a consequence, and in order to supplement the number of seedlings available for planned controlled burning experiments, more seeds were sown in June 2010. The controlled burns will be carried out in January-February 2011.

Conclusions

One of the most significant threat which influences the Ibity Mountain is fire, which is the principal factor of degradation of dense forests and *Tapia* woodlands (Birkinshaw et al. 2006). The effects of fire on the various plant communities are still poorly known and the lack of precise information on the effects of fire on the biodiversity of the Ibity Mountain. This study along with another study on the savanna will help understanding the effect of fire on Ibity and will hopefully lead to advice for the management plan of the Mountain.

Acknowledgements

We would like to give special thank to Maherisoa Ratolojanahary and the nursery technicians for helping us for sowing and data collection. We sincerely thank the AXA Research Fund for their financial support for the realization of this project and the Missouri Botanical Garden, Madagascar Research and Conservation Program for their logistic support and equipment.

References

- Barea J. & Jeffries P. (1995). Arbuscular mycorrhizas in sustainable soil plant systems. *Mycorrhiza, Structure, Function, Molecular Biology and Biotechnology*. In: Hock B & Vama, A (Eds): *Mycorrhiza, Structure, Function, Molecular Biology and Biotechnology*, Heidelberg, pp. 521-559
- Birkinshaw C., Andriamiharivo T., Rakotoarinivo C., Randrianaina L., Randrianarivelo C., Rasamimanana V., Rasolondraibe B., Ravoahangy A., Razafindrasoa R. & Seing S. (2006). *Le massif d'Ibity : Description, évaluation et stratégie de conservation*. Unpublished Report. Missouri Botanical Garden, Madagascar.
- Hannah L., Dave R., Lowry P.P., Andelman S., Andrianarisata M., Andriamaro L., Cameron A., Hijmans R., Kremen C., MacKinnon J., Randrianasolo H.H., Andriambolonera S., Razafimpahanana A., Randriamahazo H., Randrianarisoa J., Razafinjatovo P., Raxworthy C., Schatz G.E., Tadross M. & Wilmé L. (2008). Climate change adaptation for conservation in Madagascar. *Biology Letters* 4, 590-594.
- van der Heijden M.G., Klironomos J.N., Ursic M., Moutoglou P., Streitwolf-Engel R., Boller T., Wiemken A. & Sanders I.R. (1988). Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Geol. Soc. Am. Bull.* 100, 912-927.
- Jenkins P. (2003). *Microgale, shrew tenrecs. The natural history of Madagascar*. In: Goodman, S.M. & Benstead, J.P. (Eds): *The natural history of Madagascar*, Chicago, pp. 1273-1278.
- Kull C.A. (1998). Leimavo revisited: agrarian land-use change in the highlands of Madagascar. *The Professional Geographer* 50, 163-176.
- Ramanankierana N., Ducouso M., Rakotoarimanga N., Prin Y., Thioulouse J., Randrianjohany E., Ramaroson L., Kisa M., Galiana A. & Duponnois R. (2007). Arbuscular mycorrhizas and ectomycorrhizas of *Uapaca bojeri* L. (Euphorbiaceae): sporophore diversity, patterns of root colonization, and effects on seedling growth and soil microbial catabolic diversity. *Mycorrhiza* 17, 195-208.
- Requena N., Perez-Solis E., Azcon-Aguilar C., Jeffries P. & Barea J.M. (2001). Management of indigenous plant-microbe symbioses aids restoration of desertified ecosystems. *Applied and Environmental Microbiology* 67, 495.

Résumé

Aujourd'hui la perte et la transformation des habitats sont les principales menaces qui causent la diminution de la diversité biologique. A Madagascar, 90% des espèces végétales sont endémiques de l'île et la plupart des formations végétales sont actuellement fortement dégradées ou remplacées par des formations secondaires résultant des activités humaines. Le bois de tapia, dominé par l'espèce endémique de Madagascar *Uapaca bojeri*, est une formation végétale sclérophylle limitée aux Hautes Terres de l'île. Cette formation, adaptée et résistante au régime de feu naturel de la région, est aujourd'hui fragmentée, couvrant une surface équivalente à 132 255 ha au total. Afin d'augmenter la protection du bois de tapia, une nouvelle aire protégée (NAP) a été établie sur le Massif d'Ibity. L'état actuel de la végétation de bois de tapia est le résultat de l'interaction de facteurs comme le type de sol, le climat, les pratiques humaines traditionnelles et le feu. Bien que le feu soit un des phénomènes qui fasse partie de la dynamique de cette végétation, le régime de feu actuel est également une de causes de sa dégradation. L'objectif de cette thèse est donc d'étudier le rôle du feu sur le cycle démographique et certains processus importants pour l'installation et le recrutement. Ainsi, la germination, la phénologie et la résistance des plantules au feu ont été étudiées. Cette recherche montre que le problème actuel du bois de tapia est 1) la réduction de la floraison et de la fructification par les fréquences de feu élevées ; 2) la réduction du pourcentage de germination après l'exposition des graines à de hautes températures, et 3) la mortalité élevée des plantules après le passage d'un feu, en particulier quand la quantité de combustible est élevée. Ainsi l'installation et le recrutement des espèces ligneuses sont limités par le feu, qui a un effet négatif sur la régénération naturelle. La gestion du feu autour de l'aire protégée est ainsi nécessaire pour sa conservation.

Mots clés : aire protégée, bois de tapia, écologie des communautés, feu de brousse, germination.

Abstract

Currently loss and transformation of habitats are the main threats which cause the decrease of biological diversity. In Madagascar, 90% of plants species are endemic of the island and most of the plant formations types are at present strongly degraded or replaced by secondary formations resulting from human activities. Tapia woodland, dominated by the endemic tree *Uapaca bojeri*, is a sclerophyllous vegetation type limited in the Malagasy highlands. This vegetation type, adapted and resistant to the natural fire regime, is very fragmented today, covering a surface equivalent to 132 255ha on the island. In order to increase the protection of tapia woodland, a new protected area was established on Ibity massif. The current state of the woody vegetation is the result of the interaction of some factors as soil type, climate, human traditional practices and fire. Although fire is one of the phenomena that determine the dynamics of this vegetation, the current fire regime is also one of the main causes of degradation. The objective of this thesis is to study the role of fire on the demographic cycle and on some main processes for installation and recruitment. Thus, germination, plant phenology and seedlings resistance after burnt were studied. This research shows that the current problem of tapia woodland are 1) the reduction of flowering and fruiting by high fire frequencies; 2) the reduction of germination percent after seed exposure with high temperatures, and 3) high seedlings mortality after burnt, in particular when the quantity of fuel is raised. Installation and recruitment of woody species are limited by fire, which has a negative effect on natural regeneration. Fire management around the protected area is thus necessary for its conservation.

Key words: Bush fires, community ecology, germination, protected area, tapia woodland.