

# 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 biannuellement, 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 *Pentaclethra 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 50µm) 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  $\text{mg}^{-1}$  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/m<sup>2</sup>) et Grande Densité (GD = 15 cm : 1 kg/m<sup>2</sup>) ; *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 n'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  $3.98 \pm 0.26$  jours (Tableau V-1; Figure V-1h) alors que *Vaccinium secundiflorum* a germé en  $19.7 \pm 0.63$  jours (Tableau V-1). Le MGT est intermédiaire pour les autres trois espèces *Abrahamia ibityensis* ( $5.9 \pm 0.71$  jours; Figure V-1b), *Aphloia theiformis* ( $11.3 \pm 0.37$  jours ; Figure V-1d) et *Carissa edulis* ( $6.9 \pm 0.20$  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 <sub>Traitement</sub> =-0.8, p=0.42 Test	7.0±1.21	Test t <sub>Traitement</sub> =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 <sub>Traitement</sub> =-0.4, p=0.70	3.8±0.52	Test t <sub>Traitement</sub> =-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 <sub>Traitement</sub> =-0.7, p=0.49	10.8±0.56	Test t <sub>Traitement</sub> =-1.48, p=0.18
	Témoin	43.3±2.8		11.8±0.41	
	40°C	37.7±1.8	Kruskal-Wallis chi <sup>2</sup> Temperature=59.1, p <0.001	13.1±0.46	F <sub>Temperature</sub> =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 <sub>Traitement</sub> =1.5, p =0.19	6.3±0.13	Test t <sub>Traitement</sub> =-6.09, p <0.001 ***
	Témoin	96±1.95		7.4±0.12	
	40°C	94.6±1.1	F <sub>Temperature×Temps</sub> =3.7, p-value<0.001	7.9±0.15	Kruskal-Wallis chi <sup>2</sup> <sub>Temperature</sub> = 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 <sup>2</sup> Temperature =31.2, p <0.001	19.7±0.63	F <sub>Temperature×Temps</sub> =5.52, p <0.001 ***
	40°C	11.3±1.5		20.7±0.68	
	60°C	4.5-1.01	Kruskal-Wallis chi <sup>2</sup> 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	

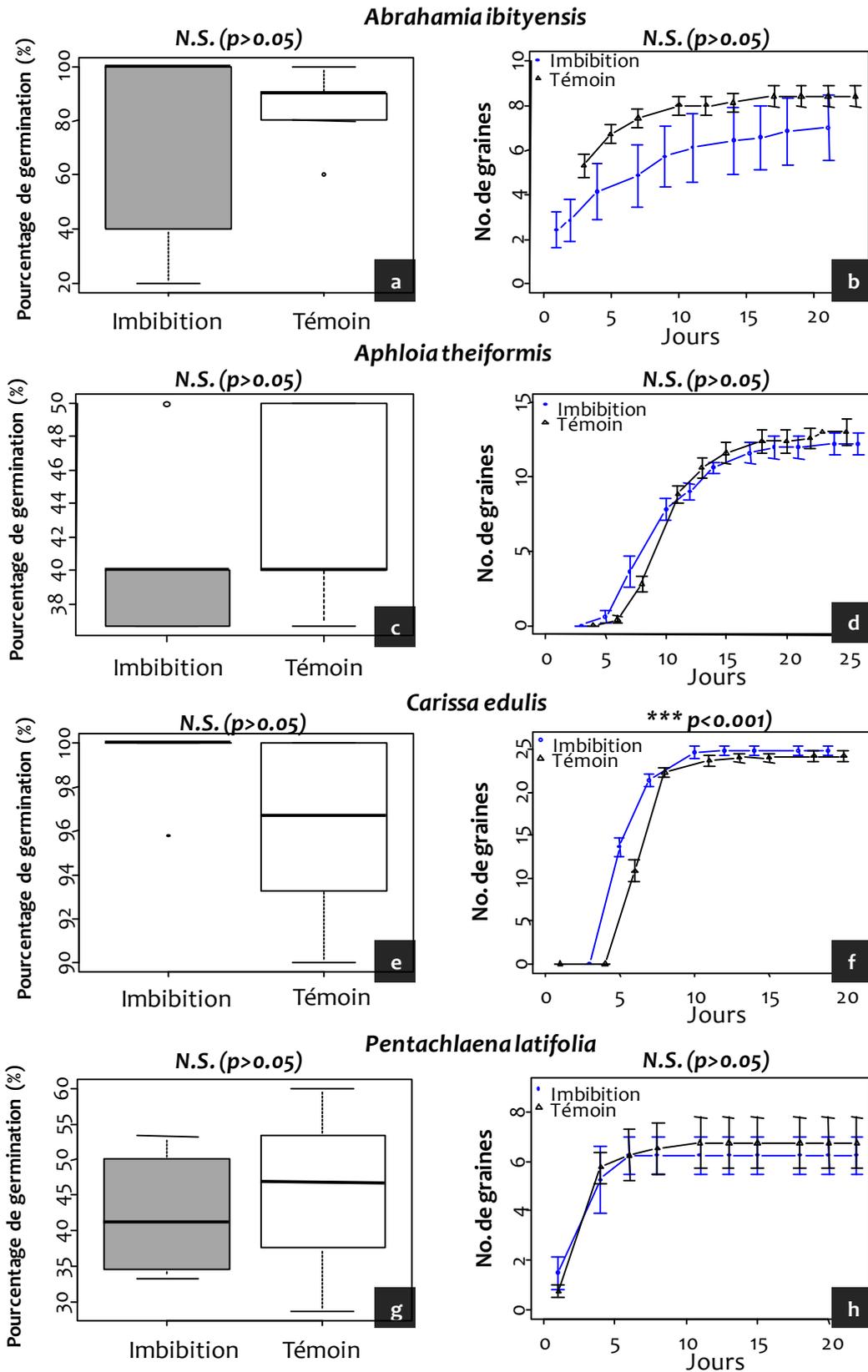
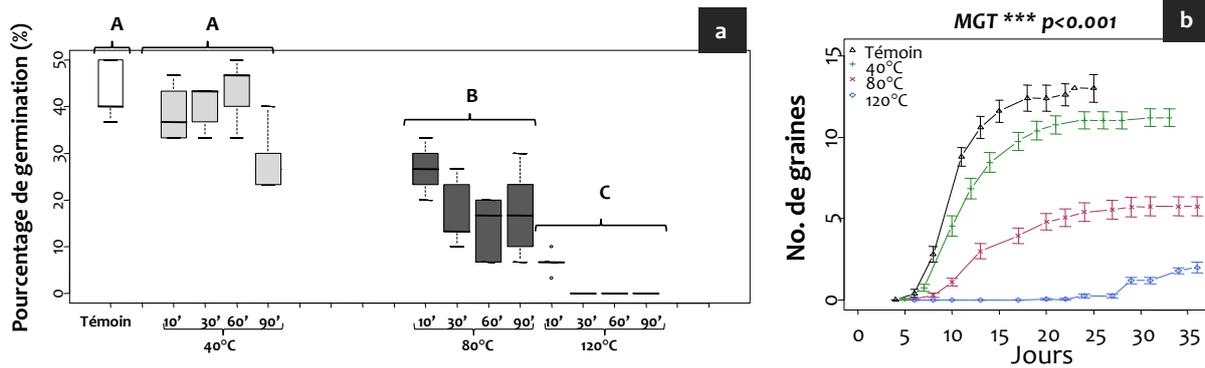


Figure V-1: Pourcentage de germination (figures a, c, e, g) et cinétique de germination (valeur cumulée du nombre des graines germées par jour; figures b, d, f, h) des quatre (sur cinq) espèces étudiées en absence de traitements (témoin) et en testant l'imbibition pré-germination des graines pendant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

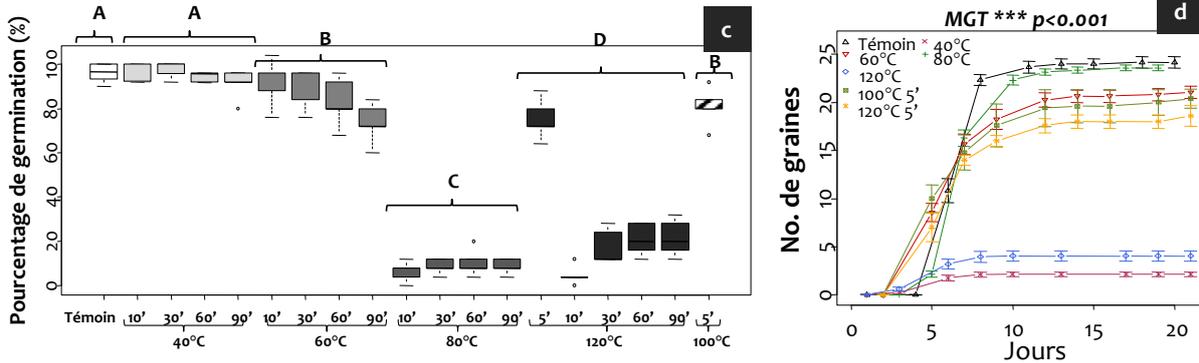
### 3.2. Effet de la chaleur sèche sur la germination

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  $120^\circ\text{C}$  ( $1.7\pm 0.7\%$ ; Tableau V-1, Figure V-2a); le MGT a une valeur supérieure au témoin et maximale quand les graines ont été préchauffées à  $80^\circ\text{C}$  ( $16.1\pm 0.64$  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  $40^\circ\text{C}$  ( $96\pm 1.95\%$  et  $94.6\pm 1.1\%$  respectivement; Tableau V-1, Figure V-2c) et le pourcentage minimal pour les graines préchauffées à  $120^\circ\text{C}$  ( $28\pm 5.2\%$ ; 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  $120^\circ\text{C}$ ) 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  $60^\circ\text{C}$  ( $4.5\pm 1.0\%$ ; Tableau V-1, Figure V-2e); pourtant à  $80^\circ\text{C}$  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  $120^\circ\text{C}$  pendant 5 minutes et à  $60^\circ\text{C}$  ( $34.5\pm 1.22$  et  $31.2\pm 1.32$  jours respectivement) et la valeur la plus faible quand elles ont été préchauffées à  $100^\circ\text{C}$  pendant 5 minutes ( $21.9\pm 0.89$  jours).

### *Aphloia theiformis*



### *Carissa edulis*



### *Vaccinium secundiflorum*

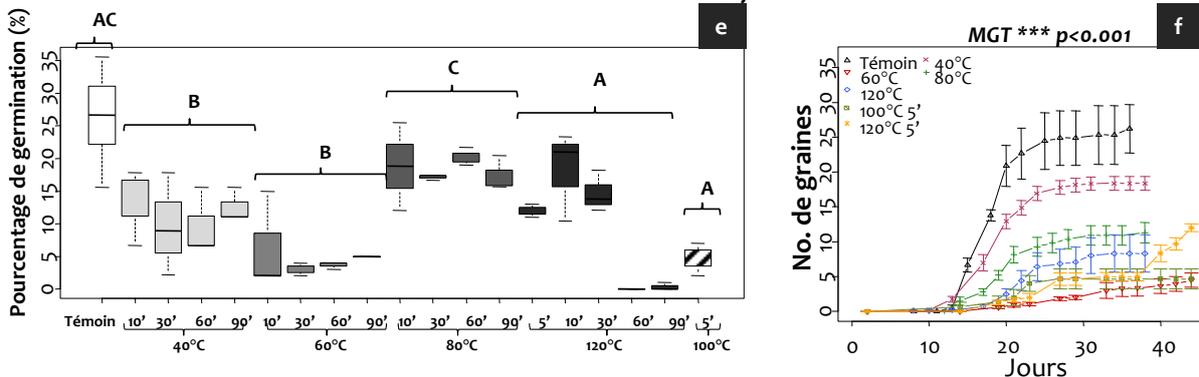


Figure V-2 : Pourcentage de germination (figures a, c, e) et cinétique de germination (valeur cumulée du nombre des graines germées par jour ; figures b, d, f) des trois (sur cinq) espèces étudiées selon les différents traitements de l'effet de la chaleur sèche pré-germination. Quatre températures différentes (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 ( $30.05 \pm 6.29$  et  $33.34 \pm 7.54$  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 ( $12.97 \pm 0.4$  et  $12.84 \pm 0.79$  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) :  $2.83\pm 0.05$  m/g de sol dans le sol de la pépinière,  $3.67\pm 0.16$  m/g de sol dans le mélange avec le sol de la pépinière,  $1.52\pm 0.08$  m/g de sol dans le sol d'Ibity, et  $2.14\pm 0.03$  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).

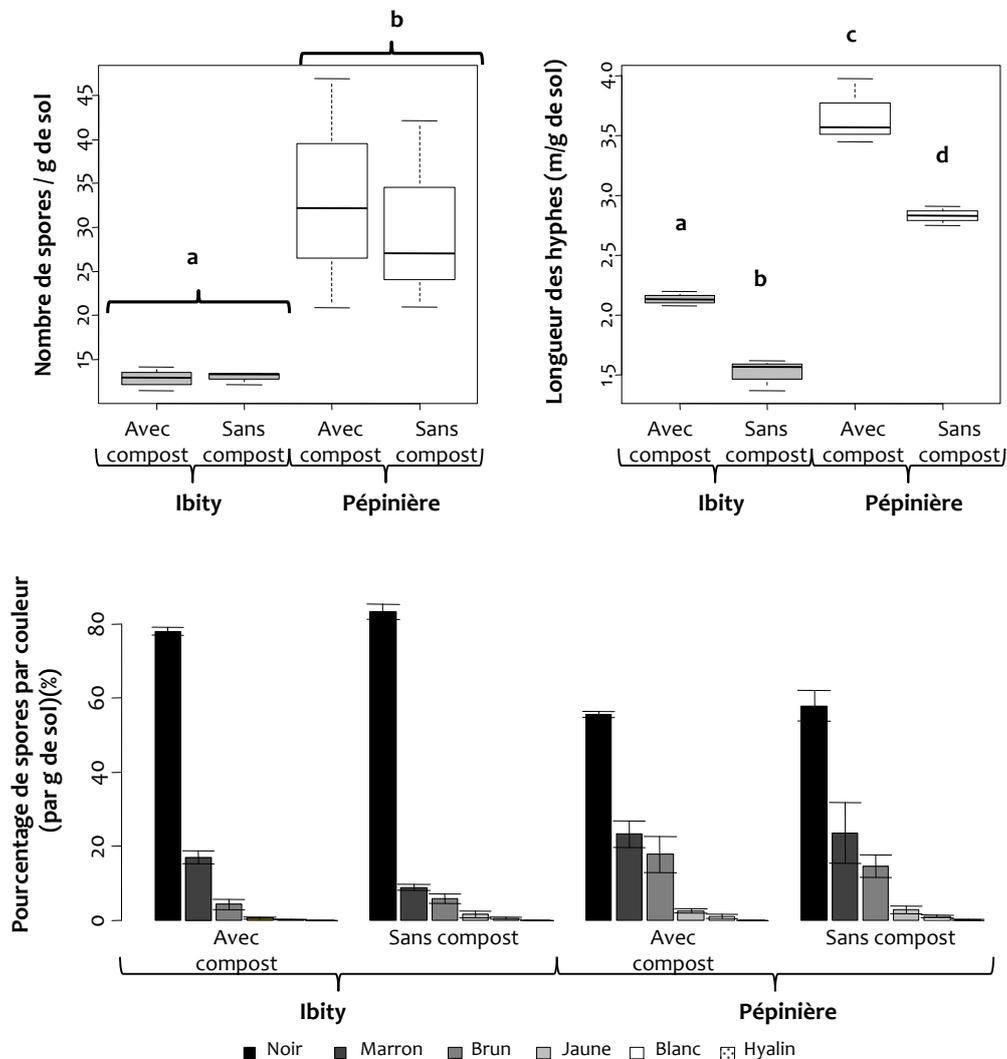


Figure V-3: Quantification du nombre de spores/g de sol (a), de la longueur des hyphes (b) et du pourcentage de chaque morphotype des mycorhizes (c) pour le quatre types de sol évalués : sol de la pépinière mélangé avec du compost, sol de la pépinière pur, sol d'Ibity mélangé avec du compost et sol d'Ibity 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 ( $P(>|z|<0.01)$ ).

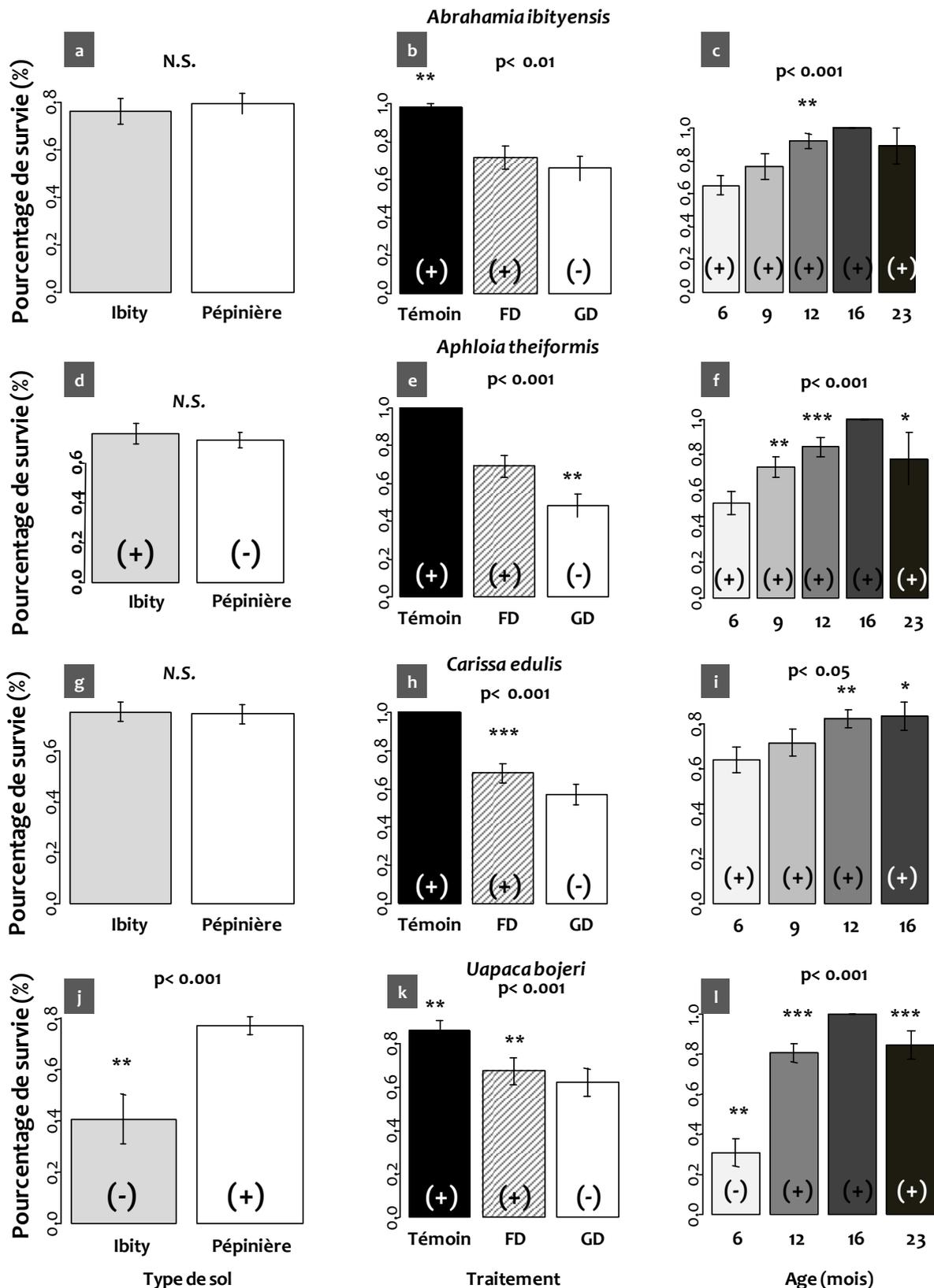


Figure V-4: GLM pour *Abrahamia ibityensis* (a, b, c), *Aphloia theiformis* (d, e, f), *Carissa edulis* (g, h, i) et *Uapaca bojeri* (j, k, l). Résultats des trois variables explicatives type de sol : sol d'Ibity (vert) et sol de la pépinière (rouge) ; traitement selon la densité de la paille : témoin (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 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 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/m<sup>2</sup> et 1 kg/m<sup>2</sup>) 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/m<sup>2</sup> dans les *Campos* au Brésil (Fidelis et al. 2010) ; et 0.25, 0.5 et 1 kg/m<sup>2</sup> 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.

