

**Variation de la phénologie des espèces
ligneuses des forêts sclérophylles des
hauts-plateaux malgaches (bois de tapia)
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 lémuriniens 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* (Phyllanthaceae) (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.

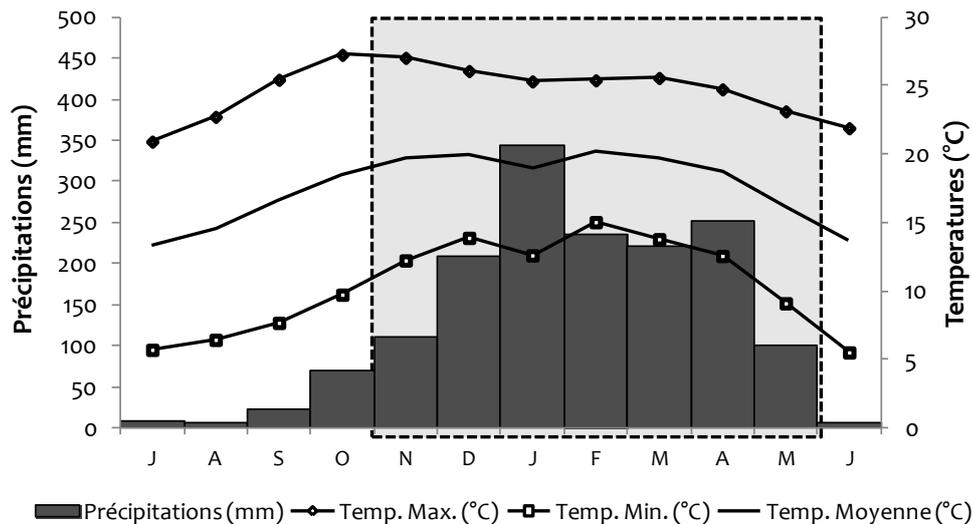


Figure IV-1: Distribution des précipitations, températures moyennes, maximales moyennes et minimales moyennes pour le massif d'Ibity, Antananarivo, Madagascar (Données de 1961 à 1990, Service de Météorologie Nationale d'Ampanandrianomby). Un mois est inclus dans la saison des pluies quand les précipitations 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.

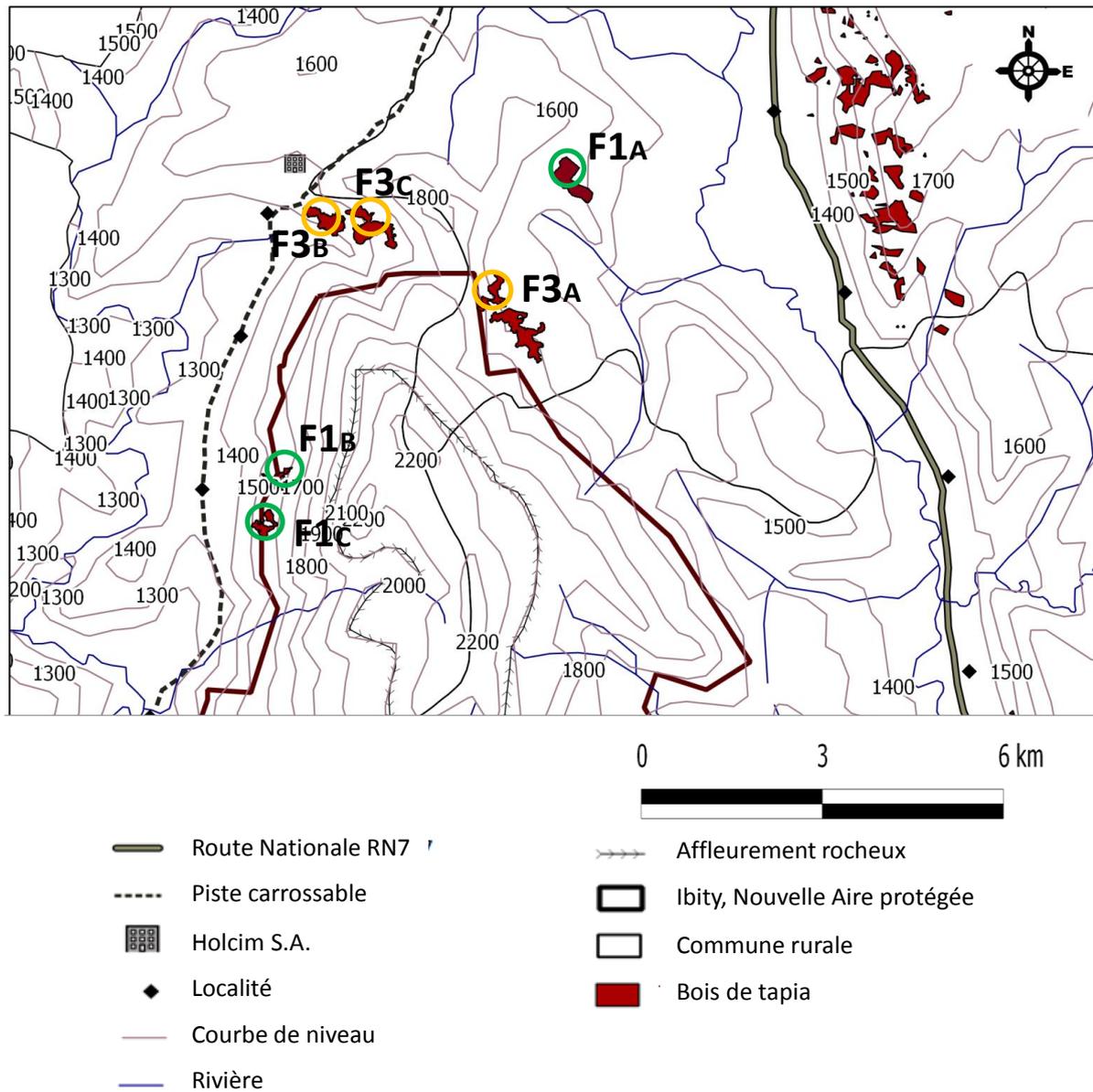


Figure IV-2: Localisation des sites étudiés sur le massif d'Ibity, Madagascar, avec une fréquence de feu différente. Cercles verts: sites brûlés 1 fois (F1_A, F1_B et F1_C) et cercles jaunes: sites brûlés 3 fois (F3_A, F3_B et F3_C)

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'Augsburger (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).

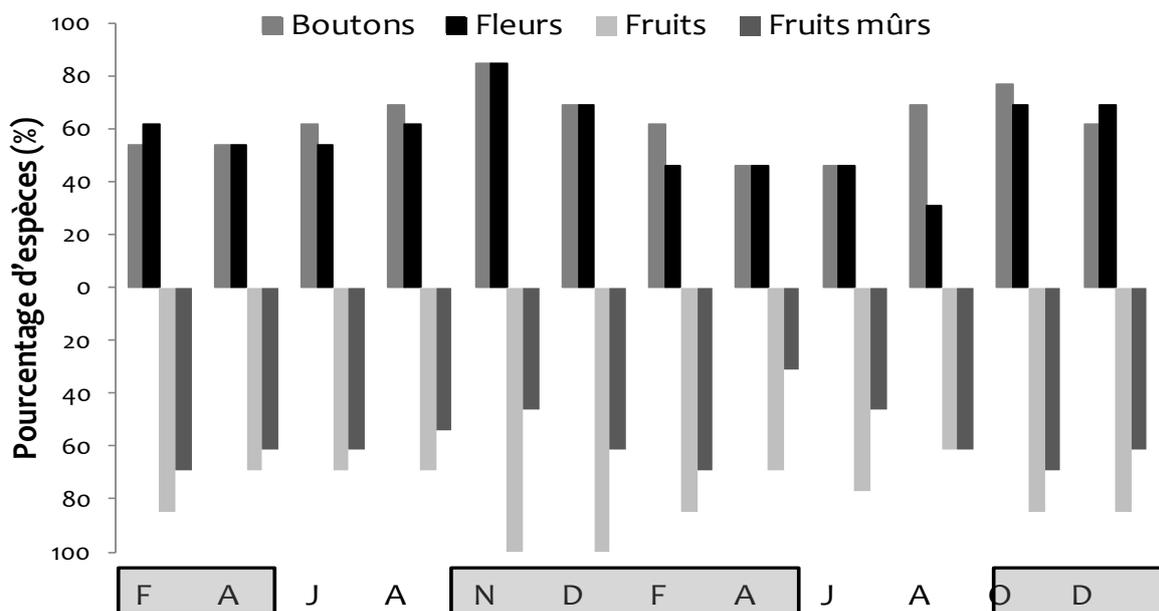


Figure IV-3: Pourcentage d'espèces qui présentent des boutons, des fleurs (au-dessus de l'axe des abscisses), des fruits verts et des fruits mûrs (en dessous de l'axe des abscisses) pour chaque mois étudié pendant les 2 ans de suivi de la phénologie des espèces ligneuses dans le massif d'Ibity, Madagascar.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

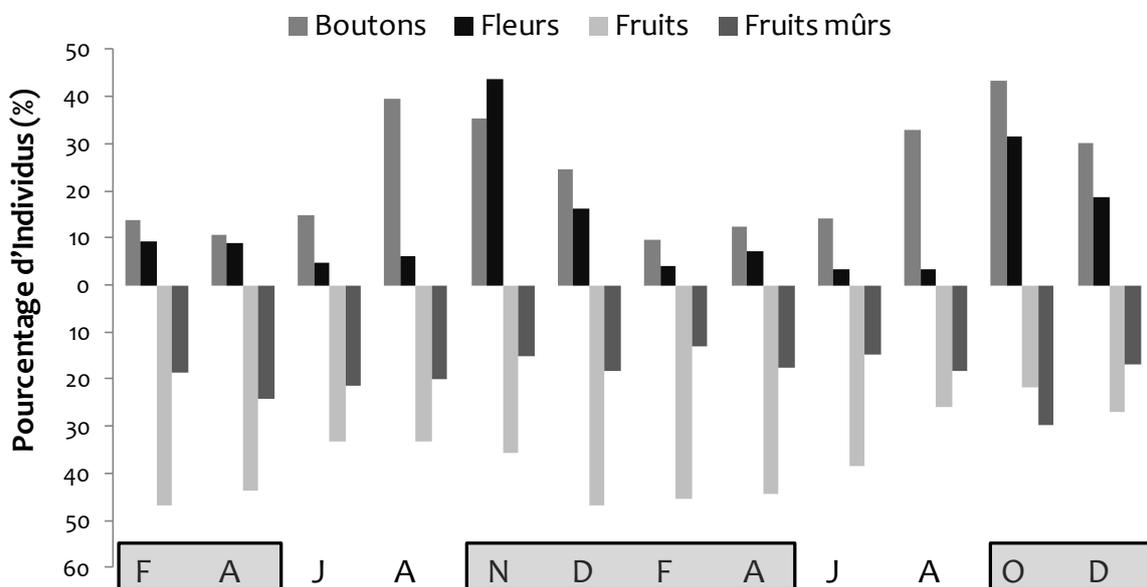


Figure IV-4: Pourcentage d'individus qui présentent des boutons, des fleurs (au dessus de l'axe des abscisses), des fruits verts et des fruits mûrs (en dessous de l'axe des abscisses) pour chaque mois étudié pendant les 2 ans de suivi de la phénologie des espèces ligneuses dans le massif d'Ibity, Madagascar.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

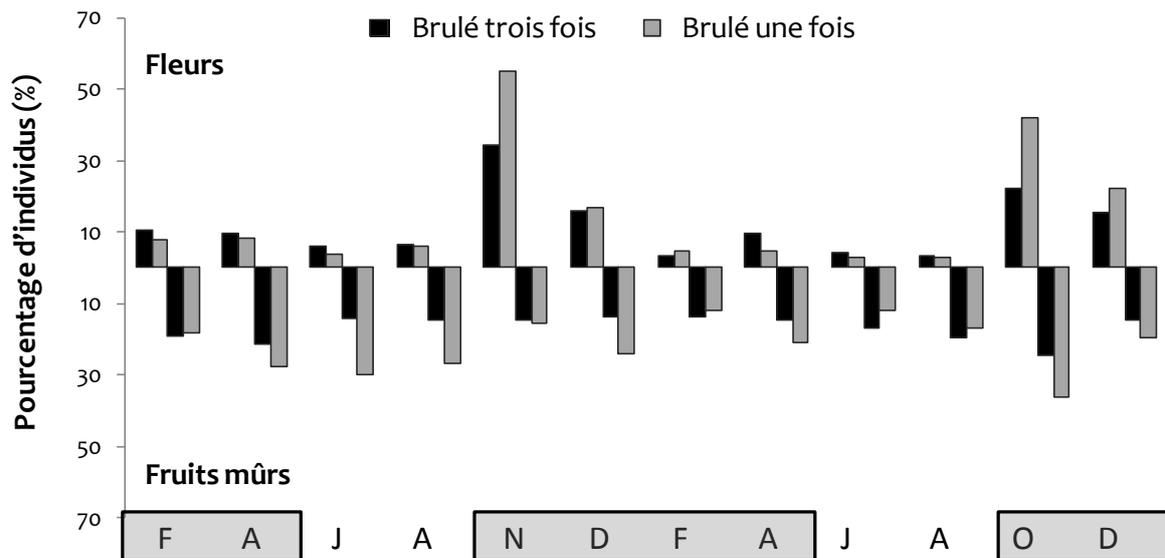


Figure IV-5: Pourcentage d'individus présentant des fleurs (au dessus de l'axe des abscisses) et des fruits mûrs (en dessous de l'axe des abscisses) sur les sites brûlés une fois et trois fois pour chaque mois étudié pendant les 2 ans de suivi de la phénologie des espèces ligneuses dans le massif d'Ibity,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

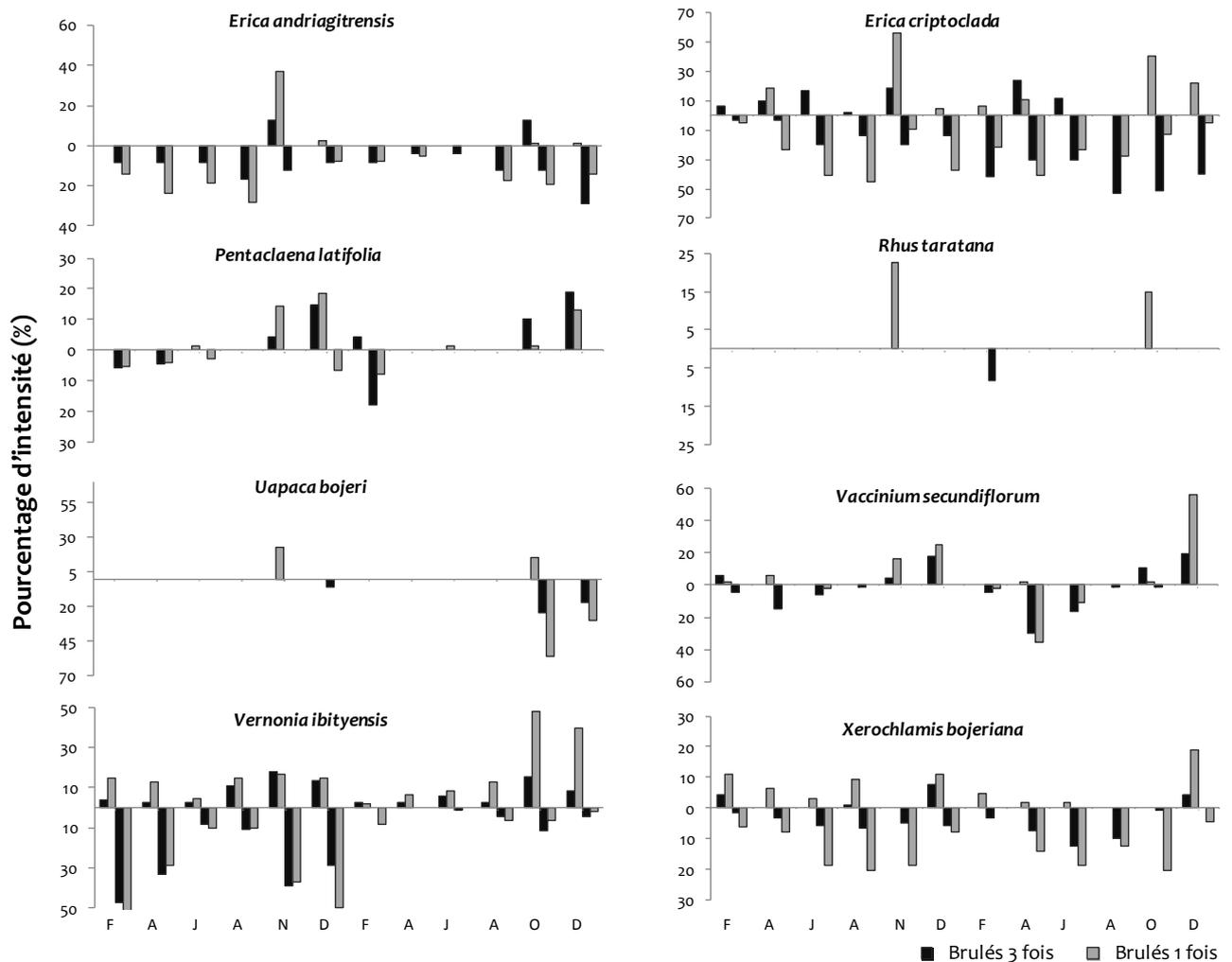


Figure IV-6 : Pourcentage d'intensité de Fournier pour huit espèces pour la production de fleurs (valeurs au-dessus de l'axe des abscisses) et fruits mûrs (valeurs en dessous de l'axe des abscisses) sur les sites brûlés une fois et trois fois chaque mois pendant les 2 ans de suivi de la phénologie des 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
	F1 _B	2	2	100.0		1.00	Kruskal-Wallis $\chi^2 = 3.34$, p-value = 0.08
	F1 _C	11	5	45.5		0.04	by Site
	F3 _A	3	0	0.0		0.00	Kruskal-Wallis $\chi^2 = 23.81$, p-value < 0.001
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
	F1 _C	6	6	100.0		0.69	Kruskal-Wallis $\chi^2 = 3.13$, p-value = 0.08
	F3 _A	5	5	100.0		0.65	by Site
	F3 _C	10	7	70.0		0.20	Kruskal-Wallis $\chi^2 = 20.98$, p-value < 0.001
<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
	F1 _C	8	3	37.5		0.11	Kruskal-Wallis $\chi^2 = 0.72$, p-value = 0.39
	F3 _B	5	5	100.0		0.83	by Site
	F3 _C	12	5	41.7		0.09	Kruskal-Wallis $\chi^2 = 23.49$, p-value < 0.001
<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
	F1 _C	7	3	42.9		0.14	Kruskal-Wallis $\chi^2 = 0.73$, p-value = 0.39
	F3 _A	2	0	0.0		0.00	by Site
	F3 _C	2	2	100.0		0.00	Kruskal-Wallis $\chi^2 = 2.62$, p-value = 0.27

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). À 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 Martín-Gajardo & Morellato 2003). Cette synchronie peut être modifiée par des changements dans les conditions environnementales ou par les perturbations telles que le feu (Wroblewski & 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.