



La forêt dense sèche tropophile épineuse du domaine du Sud malgache

The dense dry trophophilous prickly forest of the South Madagascan domain

Sophie RUELLE^{1,2} & François MALAISSE^{3,4}

Abstract : The existence, between 150 and 500 m above sea level, of a dense formation of small trees and tall deciduous shrubs, dominated with spaced baobabs in the South Madagascan domain, in particular in the Andohahela massif, has been quoted in diverse papers (HUMBERT, 1941 ; HUMBERT & COURS DARNE, 1965). These last authors insist on the two plant groups that characterized, from a physiognomic point of view, this vegetation, namely the Didieraceae and the arboreal euphorbias, with fleshy twigs, of the *Tirucalli* section. We have studied more in detail this vegetation unit in the Manarara basin (Hazoara valley). We consider this last as a dense dry trophophilous prickly forest.

The floristic composition (> 120 spp.), the structure (vertical and horizontal profiles, structure diagram), density, basal area, family importance coefficients, biological spectrum (raw and weighed), raw spectrum of leaf area and ecomorphosis of this forest are successively presented and discussed. Finally the relative importance of spine bearing and leaf succulence are shortly commented on.

Key words: Madagascar, South domain, dense dry trophophilous prickly forest, endemism, diversity.

Résumé : L'existence, entre 150 et 500 m d'altitude, d'une formation dense de petits arbres et d'arbustes de taille élevée à feuillage caduc, où dominant, espacés, des baobabs dans le domaine sud malgache, en particulier dans le massif de l'Andohahela, a été signalée dans divers travaux (HUMBERT, 1941 ; HUMBERT & COURS DARNE, 1965). Ces derniers auteurs insistent sur les deux groupes de végétaux caractérisant d'un point de vue physiologique cette végétation, à savoir les Didieraceae et les euphorbes arborescentes, à rameaux charnus, de la section *Tirucalli*. Nous avons étudié plus en détail cette formation dans le bassin de la Manarara (vallée de l'Hazoara). Nous la considérons comme une forêt dense sèche tropophile épineuse.

La composition floristique (> 120 spp.), la structure (profils vertical et horizontal, diagramme de structure), la densité, la surface terrière, les coefficients d'importance familiale, le spectre biologique (brut et pondéré), le spectre brut des surfaces foliaires et les écomorphoses de cette forêt sont successivement présentés et discutés. Enfin l'importance relative des organes épineux et celle de la succulence des feuilles sont brièvement commentées.

Mots-clés: Madagascar, domaine sud, forêt dense sèche tropophile épineuse, endémisme, diversité.

INTRODUCTION

Madagascar est une île célèbre pour son endémisme tant végétal qu'animal. En avril 2010, le « Madagascar Catalogue Database » avait enregistré un total de 14.883 noms de plantes vasculaires de tous les niveaux taxonomiques. De ce nombre, 10.319 étaient des espèces d'Angiospermes indigènes, dont 8.621 (84%) étaient endémiques à Madagascar (MADAGASCAR CATALOGUE, 2013).

¹ Précédemment Laboratoire d'Ecologie, Faculté Universitaire Agronomique de Gembloux, Passage des Déportés-2, B-5030, Gembloux et Centre Ecologique de Libanona, B.P. 42, Fort-Dauphin 614, Madagascar.

² sophie.ruelle@hypersources.com

³ Université de Liège, Gembloux Agro-Bio Tech, Unité Biodiversité et Paysage, Passage des Déportés-2, B-5030, Gembloux, Belgique, malaisse1234@gmail.com

⁴ Botanical Garden Meise, Nieuwelaan 38, B-1860, Meise, Belgique.

En 1955, HUMBERT a distingué cinq territoires phytogéographiques majeurs, dont le domaine du Sud malgache. La distinction et la dénomination des divisions floristiques de Madagascar d'une part, des étages de végétation et de leurs principales formations végétales d'autre part, ont fait l'objet de diverses études (CORNET & GUILLAUMET, 1976 ; WHITE, 1983, 1986) et de diverses réunions tenues à Antananarivo relatives à une nouvelle carte de la végétation (juin 2003, août 2004) dont la discussion dépasse le cadre de notre étude.

Notons toutefois que la grande particularité de la végétation du domaine du Sud malgache a depuis longtemps fasciné les botanistes qui l'ont parcouru et y ont herborisé. Dès 1927, le Parc national Andohahela est créé (76.020 ha, de 120 à 1970 m d'altitude). L'année suivante, HUMBERT entreprend l'exploration minutieuse du massif de l'Andohahela (figure 1), cime « fady *» et redoutée des indigènes.



Figure 1.- La crête du massif de l'Andohahela (© Malaisse).

En 1933-34 il y poursuit, pendant plusieurs mois, ses herborisations. En 1941, il insiste sur les contrastes climatiques accusés qui y prévalent quant à la quantité et la répartition annuelle des précipitations (HUMBERT, 1941). Le versant occidental reçoit des précipitations variables, notamment à la tête de la vallée de la Mananara, profondément encaissée. La décroissance des précipitations y est très rapide et une succession altitudinale de types de végétation en étages étroitement superposés s'y observe. De haut en bas, HUMBERT (1941) reconnaît (figure 2) : (1) une forêt ombrophile élevée habituellement à une altitude supérieure à 1200 m, (2) une forêt sclérophylle de hauteur médiocre (10-15 m) de 1200-1400 à 850 m d'altitude, (3) une forêt tropophile de hauteur médiocre en dessous de 800 m d'altitude, (4) en dessous de 500 m une formation dense de petits arbres et de grands arbustes à feuillage caduc où dominant, espacés, des baobabs, (5) un bush fermé haut de 5-8 m assez difficilement pénétrable et correspondant à des valeurs de l'ordre de 300 mm de précipitations annuelles. HUMBERT signale encore que localement la formation (4) montre des faciès plus riches en arbres relativement puissants (*Albizia* sp., *Moringa hildebrandtii*, *Alluaudia*, *Pachypodium*). C'est ce dernier groupement, si particulier, qui a fait l'objet de notre étude. Nous le considérons comme une forêt dense sèche tropophile épineuse, un écosystème endémique au domaine du Sud de Madagascar.

* « fady », signifie « tabou » en malgache, donc, cime dont la fréquentation est interdite d'un point de vue social ou culturel. Elle est souvent couverte de nuages (Figure 1).

HUMBERT & COURS DARNE (1965) insistent sur les deux groupes de végétaux caractérisant d'un point de vue physiologique cette végétation, à savoir les Didieraceae et les euphorbes arborescentes, à rameaux charnus, de la section *Tirucalli*. Ils citent parmi les arbres dominants, plus ou moins clairsemés, *Adansonia za*, *A. fony*, *Tetrapterocarpon geayi*, *Dicoma incana*, *D. carbonaria*, *Gyrocarpus americanus*, *Maerua filiformis* et *Ficus marmorata*. Les espèces ligneuses arbustives appartiennent aux genres *Acacia*, *Chadsia*, *Commiphora*, *Grewia*, *Solanum*, *Dichrostachys*, *Iphiona*, *Uncarina*, *Jatropha*, *Gardenia*, *Rhigozum*, *Cadaba*, *Megitostegium*, *Sclerocarya*, et bien d'autres, la plupart représentés par des espèces endémiques. Les lianes, de faibles dimensions, sont assez abondantes ; ce sont surtout des Asclepiodeae, des Vitaceae, des Combretaceae, des Hippocrateaceae, des Mimosoideae, des Cucurbitaceae. Les auteurs insistent encore sur l'importance relative de la spinosité et de la succulence des feuilles. Pour les plantes basses, éparses au sol, ils retiennent, outre les touffes isolées de la curieuse *Humbertochloa bambusiuscula*, la présence de Sélaginelles reviviscentes, de nombreuses Acanthaceae, de *Xerophyta* et d'*Abutilon* et de diverses espèces charnues relevant des genres *Aloe*, *Kalanchoe*, *Euphorbia*, *Senecio* et *Notonia* (HUMBERT & COURS DARNE, 1965).

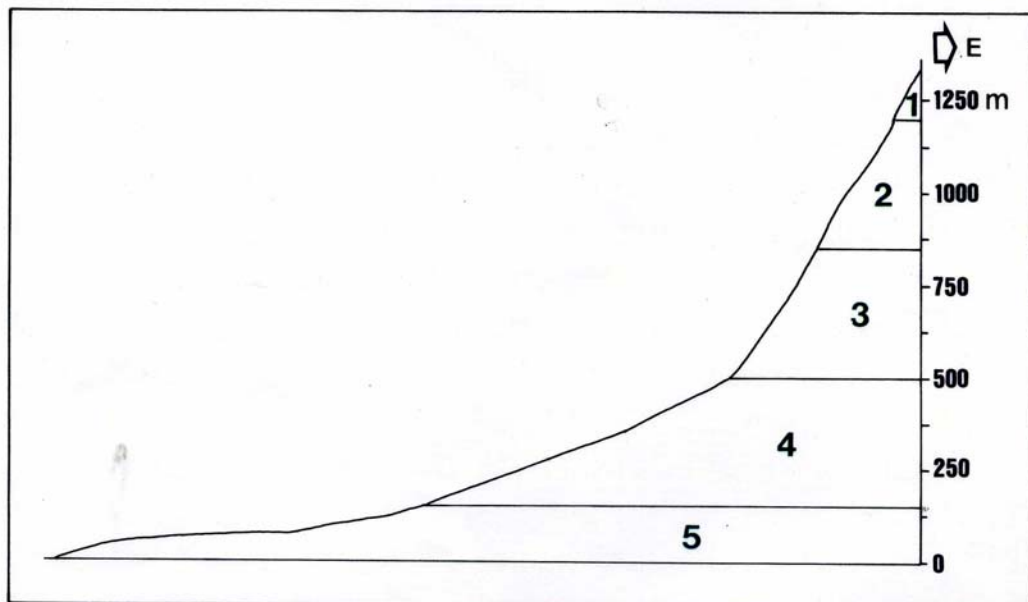


Figure 2 : Les étages de végétations reconnus par Humbert (1941) à savoir :
 (1) forêt ombrophile, (2) forêt sclérophylle, (3) forêt tropophile,
 (4) formation dense de petits arbres et grands arbustes et (5) bush fermé.

Enfin les auteurs signalent que les bords des cours d'eau sont l'habitat d'un certain nombre d'arbres qui y atteignent une grande hauteur et réalisent d'étroites galeries forestières. Quatre essences sont citées : *Colvillkea racemosa*, *Eugenia sakalavarum*, *Protorhus grandidieri* et *Tamarindus indica*.

Des études relatives aux Lémuriens dans des forêts épineuses à Didieraceae du Sud de Madagascar, notamment à leur stratégie alimentaire dans la Réserve de Berenty le long du fleuve Mandrare, abordent la composition floristique de plusieurs blocs de cette végétation (CHARLES-DOMINIQUE & HLADIK, 1971 ; CHARRIER *et al.*, 2007). Une quarantaine d'espèces sont énumérées et seront prises en considération lors de notre discussion. De même, le rôle des lémurs dans la régénération des forêts sèches décidues a été discuté (GANZHORN *et al.*, 1999) et concerne notre approche.

D'autre part, l'ensemble des études relatives à l'écologie et l'économie d'une forêt sèche tropicale des environs de Morondava (Madagascar) contient une série d'études d'un intérêt pertinent pour notre réflexion, même si l'unité de végétation concernée est différente. En particulier les thèmes de la structure (RAKOTONIRINA, 1996), de la phénologie (SORG & ROHNER, 1996), de la

régénération (DELEPORTE *et al.*, 1996) et de la zoochorie (HAWKINS & WILMÉ, 1996) apportent, chacun, des informations variées dont certaines s'appliquent partiellement à l'écosystème ici concerné.

LE SITE D'ETUDE

Notre étude s'est effectuée dans le site de Andreadahy (figure 3), dans la vallée de l'Hazoara, un affluent de la rive (gauche) de la rivière Mananara et sous-affluent du fleuve Mandrare. Le site est situé à 155 m d'altitude, les coordonnées sont 46° 41,96' E et 24° 47,76' S. La roche-mère est calcaire. Le sol est sablo-argileux avec affleurements de calcaire. A proximité du site étudié, la rivière Hazoara est bordée par une frange forestière étroite – dénommée forêt galerie par plusieurs auteurs – où domine *Breonadia salicina*.

Des rizières installées en terrasses s'étendent du fond de la vallée jusqu'au piedmont. Nos observations se sont concentrées sur la forêt dense sèche tropophile épineuse.



Figure 3.- Le site d'Andreadahy, dans la vallée de l'Hazoara (© Malaisse).

Le climat du versant oriental du massif de l'Andohahela varie évidemment avec les étages de végétation. Pour l'étage concerné, les précipitations moyennes annuelles sont de l'ordre de 350 mm, mais les variations annuelles sont fort importantes. Des années à déficit élevé, ne sont pas rares et la saison sèche peut durer jusqu'à onze mois (RAUH, 1995) ; les anomalies climatiques n'étant pas rares (RAHARISON, 1997).

METHODES D'ETUDE

Diverses observations ont été effectuées. Une première exploration a visé à se familiariser avec les diverses espèces végétales présentes sur le site. Nous avons aussi brièvement examiné le cordon forestier qui est établi le long des cours d'eau. Un herbier de référence a été constitué, à savoir la collection François MALAISSE, Sophie RUELLE et Sylvain EBORKE. Elle a été déposée à l'Herbarium Tsimbazaza (TAN) du Parc Botanique et Zoologique de Tsimbazaza (PBZT) à Madagascar ; certains doubles ont été remis au Botanical Garden Meise (BR).

En second lieu un transect a été réalisé. Il a été orienté selon la plus grande pente, à savoir une exposition ouest-sud-ouest. Le transect s'étend sur 50 mètres de longueur et 5 m de largeur. Tous les

individus d'une hauteur égale ou supérieure à 2 m de hauteur, ainsi que tous les individus d'un diamètre égal ou supérieur à 2 cm à 1,3 m de hauteur ont été pris en considération. Le profil vertical et la projection sur un plan horizontal ont été effectués. Pour chaque taxon, le type biologique a été noté et une littérature abondante a également été consultée (notamment KOEHLIN et al., 1974 ; VILLIERS, 1994 ; BOITEAU & ALLORGE-BOITEAU, 1995 ; STEFANOVIĆ & RAKOTONDRAINIBE, 1996 ; PHILLIPSON, 1997 ; SCHATZ, 2001, DU PUY *et al.*, 2002 ; FENN, 2003 ; TOSTAIN *et al.*, 2010 ; RAKOTOVAO *et al.* 2012). La surface foliaire moyenne a été établie à partir d'une centaine de feuilles sur matériel aplani en herbier pendant 24 heures. La répartition, selon les catégories de grosseurs, a encore été effectuée sur une autre parcelle de 2,5 ares.

La figure 4 illustre l'ambiance forestière observée sur le site, tandis que la figure 5 concerne une vue du sous-bois d'un faciès particulier.



Figure 4.- Ambiance forestière de la forêt dense sèche tropophile épineuse du domaine du Sud malgache (© Malaisse).



Figure 5.- Ambiance du sous-bois de la forêt dense sèche épineuse tropophile du domaine du Sud malgache, faciès à *Aloe vaombe* (© Malaisse).

RESULTATS

Composirion floristique

La composition floristique de la forêt étudiée est donnée à l'annexe 1. Elle prend aussi en considération quelques taxons observés dans un site voisin moins étendu. Quelque 138 taxons différents ont été distingués, dont 112 déterminés au moins au rang générique. Les familles les plus riches sont les Malvaceae (13 taxons), les Euphorbiaceae (10), les Fabaceae (9) et les Burseraceae (7 taxons) ; 6 Ptéridophytes ont été récoltées.

Les types biologiques

Le spectre brut des types biologiques obtenu à partir de la prise en considération de 112 taxons est présenté au tableau 1. Il indique la forte dominance des phanérophytes (88,2%). Au sein de ces dernières, on note une grande importance des microphanérophytes (45,4%) et dans une moindre mesure des phanérophytes grimpants (20,9%). Une seule mégaphanérophyte a été observée,

Adansonia za. Les plantes ligneuses de plus de 8 m de hauteur ne totalisent que 20,9%. La cinquantaine de microphanérophytes traduit bien l'importance de la strate arbustive. La forte représentation des phanérophytes grimpantes est remarquable ; on y retrouve des *Adenia* spp., des *Asparagus* spp., des *Dioscorea* spp., mais encore *Loeseneriella urceolus*, *Vanilla madagascariensis*, un *Cyphostemma* à port d'arbre bouteille (*C. laza* var. *parvifolium*) (figure 9), diverses Asclepiodeae.

Le tableau 2 présente le spectre brut des surfaces foliaires. Nous avons pris en considération divers auteurs (RAUNKIAER, 1934 ; MOUTON, 1966). Pour les feuilles composées, la foliole ou la foliolule ont été choisies comme unité de base ; les valeurs limites des sous-classes sont signalées dans le tableau. Aucune plante aphyllé n'a été rencontrée. Si un large étalement des valeurs est observé, les effectifs les plus élevés s'observent des nanophylles 3 aux microphylles 3, soit 58,0%. Les microphylles 3 sont la sous-classe dominante, avec une surface moyenne de l'ordre de 7,2 cm² et elles concernent plus d'un quart des taxons étudiés. Une macrophyllé a été observée, à savoir *Aloe vaombe*. Il convient encore de signaler que la période pendant laquelle les organes foliaires assimilateurs sont présents est fréquemment de très courte durée. Nous discuterons plus loin le choix du terme « tropophile » qui est indiscutablement entièrement justifié. De même la consistance des feuilles est abordée plus loin.

Tableau 1.- Spectre brut des types biologiques [d'après Raunkiaer (1934)] de la forêt dense sèche tropophile épineuse du Sud malgache.

Types biologiques	Fréquences	
	absolues	relatives
Mégaphanérophytes	1	0,8
Mésophanérophytes	12	9,6
Microphanérophytes	41	32,8
Nanophanérophytes	14	11,2
Phanérophytes grimpants	40	32,0
Chaméphytes	7	5,6
Hémicryptophytes	7	5,6
Géophytes	1	0,8
Thérophytes	2	1,6
TOTAL	125	100,0

Tableau 2.- Spectre brut des surfaces foliaires [d'après Raunkiaer (1934)] de la forêt dense sèche tropophile du Sud malgache.

Classe	Sous-classes	Surface (cm ²)	Fréquences	
			abs.	rel.
Leptophylle	1	0,0 - 0,05	6	5,0
	2	0,05 - 0,12	1	0,8
	3	0,12 - 0,25	3	2,5
Nanophylle	1	0,25 - 0,52	8	6,6
	2	0,52 - 1,08	9	7,5
	3	1,08 - 2,25	13	10,7
Microphyllé	1	2,25 - 4,68	25	20,6
	2	4,68 - 9,74	32	26,4
	3	9,74 - 20,25	13	10,7
Mésophylle	1	20,25 - 42,09	7	5,8
	2	42,09 - 87,68	3	2,5
	3	87,68 - 182,25	-	-
Macrophyllé	1	182,25 - 379,08	-	-
	2	379,08 - 758,16	-	-
	3	758,16 - 1640,25	1	0,8
TOTAL			121	99,9

Le transect

La figure 6 présente le transect (50 x 5 m) avec les projections selon un plan vertical et un plan horizontal.

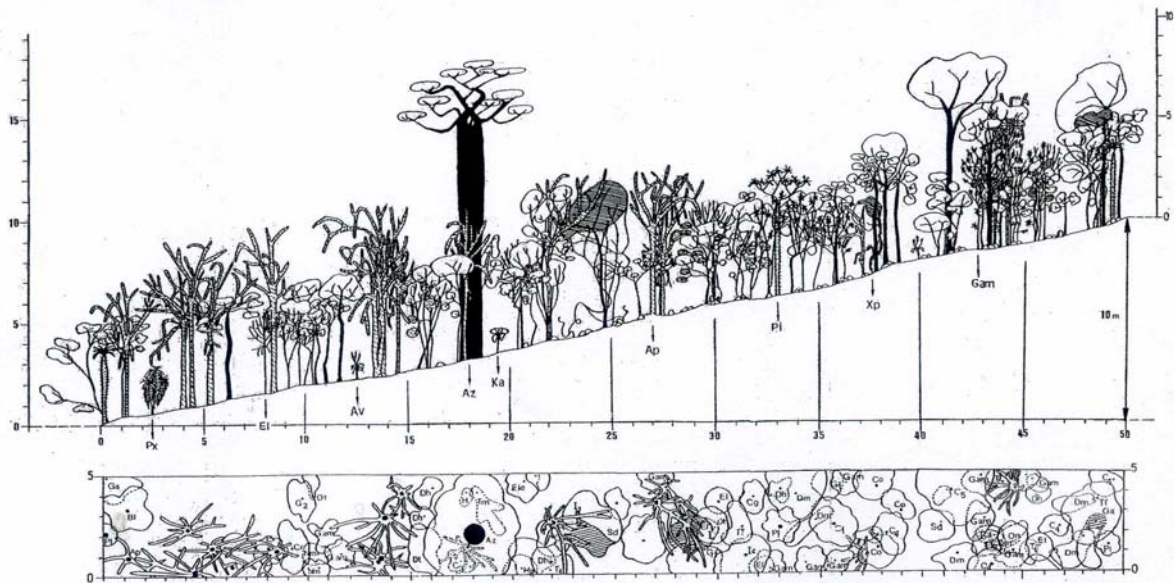


Figure 6 : Projections verticale et horizontale d'un transect (5 x 50 m) en forêt dense sèche tropophile épineuse à Euphorbiaceae et Didieraceae. Ap : *Alluudia procera* (Didieraceae), Av : *Aloe vaombe* (Asphodelaceae), Az : *Adansonia za* (Malvaceae, Bombacoideae), Bc : *Boscia longifolia* (Capparaceae), Cg : *Cedrelopsis grevei* (Ptaeroxylaceae), Co : *Commiphora orbicularis* (Burseraceae), C1 : *Commiphora* sp. 1 (Burseraceae), C1 : *Commiphora* sp. 1 (Burseraceae), C2 : *Commiphora* sp. 2 (Burseraceae), C3 : *Commiphora* sp. 3 (Burseraceae), C4 : *Commiphora* sp. 4 (Burseraceae), C5 : *Commiphora* sp. 5 (Burseraceae), Cr : *Croton* sp. (Euphorbiaceae), Dh : *Diospyros* cf. *humbertiana* (Ebenaceae), Dm : *Diospyros myriophylla* (Ebenaceae), Dt : *Dichrostachys tenuifolia* (Fabaceae, Mimosoideae), El : *Euphorbia* cf. *laro* (Euphorbiaceae), Ele : *Euphorbia leucodendron* (Euphorbiaceae), Ga : *Grewia* cf. *andrapary* (Malvaceae, Grewioidae), Gam : *Gyrocarpus americanus* (Hernandiaceae), G1 : *Grewia* sp. 1 (Malvaceae, Grewioidae), G1 : *Grewia* sp. 1 (Malvaceae, Grewioidae), G2 : *Grewia* sp. 2 (Malvaceae, Grewioidae), Hp : *Hibiscus* cf. *peltrata* (Malvaceae, Malvoideae), Ic : *Indigofera cloiselii* (Fabaceae, Faboideae), I1 : *Ipomoea* sp. 1 (Convolvulaceae), I2 : *Ipomoea* sp. 2 (Convolvulaceae), Ka : *Kalanchoe arborescens* (Crassulaceae), Nm : *Neobeguea mahafaliensis* (Meliaceae), Om : *Obetia madagascariensis* (Urticaceae), Pl : *Pachypodium lamerei* (Apocynaceae), Px : *Pandanus* cf. *xerophyta* (Pandanaceae), Sd : *Strychnos decussata* (Loganiaceae), Tf : *Terminalia fatrae* (Combretaceae), Tm : *Terminalia mantaly* (Combretaceae), T1 : *Terminalia* sp. 1 (Combretaceae), Xp : *Xerosicyos perrieri* (Cucurbitaceae).

Le diagramme de structure

La figure 7 présente le diagramme de structure de la forêt dense sèche épineuse du Sud malgache selon la méthode suggérée par DANSEREAU (1958). Il a pour but de représenter l'occupation spatiale des plantes, leurs fonctions et certaines caractéristiques de forme et de texture.

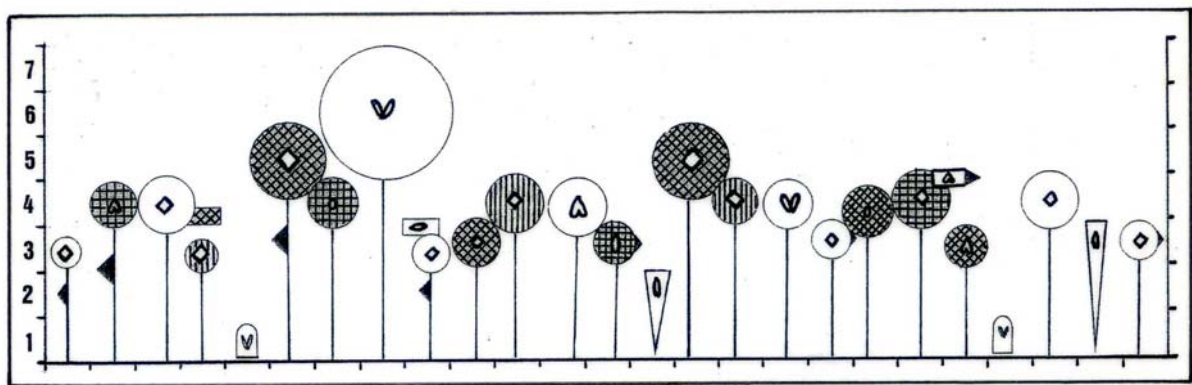


Figure 7.- Diagramme de structure de la forêt dense sèche épineuse du Sud malgache.

Le système reconnaît cinq formes biologiques, sept étages de stratification, quatre types de couverture, quatre fonctions, sept formes et grandeurs de feuilles et enfin quatre textures de feuilles. Contreforts, racines adventives, épines et leur position sont aussi figurés (pour plus de détails, voir aussi MALAISSE, 1976). Les informations fournies recoupent divers traits particuliers de la végétation étudiée.

Surface terrière et densité des essences

Comme signalé plus haut, une placette de 0,025 ha a été totalement inventoriée ; 92 individus y ont été notés. La surface terrière obtenue est de 17.297,4 cm², soit une valeur de l'ordre de 69 m².ha⁻¹. Cette valeur élevée traduit l'ambiance forestière ressentie, bien que les tiges ne soient pas hautes.

D'autre part, l'annexe 2 présente l'effectif des principales espèces ligneuses en fonction des catégories de grosseur pour un ensemble de parcelles totalisant 5 ares.

Coefficient d'importance familiale (C.I.V.)

Nous avons établi le coefficient d'importance familiale. Il prend en considération la diversité, la densité et la surface terrière (annexe 3). Les Didieraceae, les Bombacoideae et les Burseraceae présentent les valeurs les plus élevées. Elles sont suivies par sept familles à C.I.V. supérieur à 10. Les dénominations des deux premiers taxons correspondent aux termes les plus fréquemment utilisés pour dénommer ce type de végétation et leur importance respective se voit ainsi confirmée.

Les écomorphoses majeures

Le caractère épineux et la succulence s'imposent comme écomorphoses majeures. Le premier prend différentes formes. Nous avons distingué la présence d'épines sur le tronc, les rameaux, le limbe foliaire. La présence d'épines sur le tronc a été notée notamment pour *Ximenia perrieri*, *Pachypodium lamerei*, *Alluaudia procera*, *Evonymopsis longipes*. Enfin, il est encore possible de considérer les rebords durcis, aigus et blessant des grandes cicatrices creuses laissées par la chute des feuilles de *Kalanchoe beharensis* (figure 10), comme une forme de spinescence ; ces rebords jouent le rôle de piquants (BOITEAU & ALLORGE-BOITEAU, 1995).

Quant à la succulence (RAUW, 1998), nous l'avons notamment observée chez *Alluaudia procera*, *A. ascendens*, *Aloe vaombe*, *Euphorbia* spp., *Kalanchoe arborescens*, *K. beharensis*, *Pandanus* cf. *xerophyta*, *Vanilla madagascariensis*, *Xerosicyos perrieri*, *X. decaryi*. Il s'agit principalement de feuilles d'assez grande surface, les mésophylles dominants. Les feuilles sempervirentes sont plus fréquentes que les feuilles caducifoliées.

Enfin, la reviviscence de deux taxons de la strate herbacée a été signalée. Ils relèvent des Ptéridophytes ; sont concernés, d'une part *Actiniopteris radiata*, d'autre part *Selaginella nivea* subsp. *nivea* (STEFANOVIĆ & RAKOTONDRAINIBE, 1996).

DISCUSSION

L'unité de végétation étudiée soulève plusieurs questions, relevant de divers aspects, principalement floristique, phytogéographique et écologique, mais encore concernant sa dénomination.

En premier lieu sa localisation géographique, tant d'un point de vue global que particulier. En effet, de nombreuses études ont progressivement dégagé la très grande particularité du sud de Madagascar. Il suffit de prendre en considération les publications remarquables de CABANIS *et al.* (1970), CHAUVET (1972), DU PUY & MOAT (1972), KOEHLIN (1972), PAULIAN *et al.* (1973), LEROY (1978), PHILLIPSON (1996), RAZANAKA (1996), DUPUY & MOAT (1998), HELME & RAKOTOMALAZA (1999) ; RAKOTOMALAZA & MESSNER (1999), GOODMAN (2012) ; GANZHORN *et al.* (2007) et RHIND (2010).



Figure 7.- *Pachypodium lamerei*,
tronc couvert d'épines
(© Malaisse).



Figure 8.- *Alluaudia procera*,
rameaux remplacés par des
épines et paire de feuilles
cordées réduites et orientées
verticalement (© Malaisse).



Figure 9.- *Cyphostemma laza* var.
parvifolium à port d'arbre bouteille
(© Malaisse).



Figure 10. *Kalanchoe beharensis*
à tige ornée de sépales spinescents
(© Malaisse).



Figure 11. *Adansonia za* et *Alluaudia ascendens* émergent de la strate arborée de deuxième grandeur (© Malaisse).

En second lieu, le bassin de la Mandrare transcende dans le canevas phytogéographique. Le site est positionné dans le sud de Madagascar, sur le versant occidental de l'Andohahela, mais dans la partie la plus orientale de la Manarara. Le site fait donc partie du centre régional malgache occidental (sensu WHITE, 1983 ; 1986) et plus précisément dans le domaine méridional, mais occupe une position excentrique, la plus orientale ! Une étude à moyenne échelle réalisée dans cette région (RAZANAKA, 1995) a nettement dégagé l'existence d'une succession dans le sens est-ouest de groupements de fourré xérophile au sein desquels des espèces caractéristiques se relayent avec une répartition bien précise.

Le versant étudié montre un éventail étalé de conditions climatiques, principalement concernant les précipitations, mais encore thermique et sans doute édaphique. Ceci se traduit en particulier par l'existence et la distinction de divers étages de végétation. Des forêts denses ombrophiles près des sommets au fourré épineux encore dénommé bush épineux des piedmonts il y a des contrastes spectaculaires. On notera encore la nature de la roche, siliceuse à proximité des sommets et localement calcaire à basse altitude. L'existence, très locale, d'une forêt à *Alluaudia procera* a été reconnue ; la présence d'une stratification ligneuse est également indéniable ; mais d'autre part, ce type de « forêt » serait davantage une transition vers le fourré épineux (WHITE, 1986), n'ayant qu'une importance locale. Cependant, il a été souligné que dans la région concernée, les écotones montrent des intérêts particuliers (GOODMAN & RAMANAMANJATO, 2007). L'étude floristique que nous avons effectuée montre qu'en fait nous avons affaire à un groupement particulier, rare, à distribution réduite et méconnu.

La dénomination de l'unité de végétation pose également problème. Déjà GUILLAUMET & KOEHLIN (1971) avaient insisté sur l'inadéquation partielle de la nomenclature proposée à Yangambi (CSA/CCTA, 1956) pour diverses réalités phytogéographiques malgaches. Diverses dénominations figurent dans la littérature ; citons pour exemple celles de forêt sèche semi-aride, de forêt à épineux, de forêt sèche.

Nous avons opté pour la dénomination de forêt dense sèche tropophile épineuse. Nous argumentons le choix de chacun des termes. L'examen de la hauteur des strates ligneuses amène deux constatations ; certes les microphanérophytes dominent avec des hauteurs de 4,5 à 7 mètres, mais des mésophanérophytes se distinguent également. Dès lors le terme de forêt est retenu. L'importance des strates ligneuses tant concernant la stratification que la densité du couvert justifie le terme de « dense », le qualificatif « sèche » souligne la faible valeur des précipitations, qui sont de l'ordre de 300 à 400 mm par an. L'appellation de forêt dense sèche a déjà été utilisée pour un groupement à *Commiphora mafaidoha* – *Adansonia za* (HUMBERT, 1965) qui présente une voute continue de 8-12 m de haut avec des émergents atteignant 20-25 m. Le terme de tropophile s'utilise pour des groupements végétaux présentant des phénophases contrastées, liées à l'alternance brutale de saisons sèche et humide ; il se dit aussi d'une formation végétale tropicale présentant des espèces sempervirentes et des espèces caducifoliées dont la défeuillaison n'est jamais complète ni simultanée (DA LAGE & MÉTAILIÉ, 2000). Il se justifie totalement pour l'unité de végétation concernée.

Comme signalé ci-avant, l'importance du caractère épineux est indiscutable et mérite d'être signalée dans la dénomination. Enfin, avec une surface terrière de l'ordre de 70 m².ha⁻¹ à 1,3 m de hauteur, le terme de « forêt dense » est aisément encore confirmé.

Les valeurs de surface foliaire obtenues selon le système de RAUNKIÆR (1934) nécessitent discussion. En premier lieu, le système utilisé a fait l'objet de diverses critiques, notamment celles de MOUTON (1966). Celles-ci portent notamment sur le choix de la foliole plutôt que de la feuille pour les feuilles composées, une indécision étant ainsi maintenue en ce qui concerne les feuilles pennatiséquées ainsi que celles pennatilobées. Ensuite il considère que les surfaces foliaires ne sont comparables qu'à l'intérieur d'un type biologique. Enfin il marque une tendance à ne comparer que les phanérophytes de divers groupements à l'échelle mondiale. En second lieu nous disposons de divers articles (THOMASSON 1971, 1972, 1974 a-b, 1977), qui abordent plusieurs aspects de la végétation des environs de Tuléar et notamment la superficie foliaire et certaines caractéristiques morphologiques dont la ramification. Cet auteur prend en considération le « bush xérophile », mais encore la forêt dense sclérophylle de montagne. D'autre part SUSSMAN & RAKOTOZAFY (1994) ont étudié une forêt-broussaille épineuse à Didiéracées dans la Réserve de Beza Mahafaly, juste à l'ouest de la rivière Sakamena.

Nous émettrons trois remarques préliminaires avant d'effectuer une comparaison des spectres obtenus par ces auteurs avec nos observations. Nous avons maintenu la foliole comme unité de base des feuilles composées suite à l'absence de feuilles pennatiséquées et l'intérêt notamment pour les Mimosoideae, de prendre la surface élémentaire la plus petite. D'autre part, nous regrettons que ces auteurs n'aient pas subdivisé les différentes classes de tailles en trois sous-classes comme recommandé par MALAISSE (1976). Enfin, il nous a semblé intéressant d'examiner les valeurs de surfaces foliaires non seulement pour les phanérophytes mais encore pour les autres types biologiques présents dans la formation étudiée, quitte à n'envisager que les valeurs relatives aux phanérophytes pour certaines comparaisons avec les autres résultats disponibles pour le sud de Madagascar.

Comme signalé plus haut, notre étude a mis en évidence que les effectifs les plus élevés s'observe des nanophylles 3 aux microphylles 3, soit 58,0%. Ces valeurs relèvent de deux classes différentes, rendant la comparaison directe avec les autres études impossible. Les microphylles 3 sont la sous-classe dominante, avec une surface moyenne de l'ordre de 7,2 cm² et elles concernent plus d'un quart des taxons étudiés. Dans les autres études la classe des microphylles domine. Nous n'avons qu'une seule macrophyllie (0,8%), alors que celles-ci atteignent des valeurs de 5,4% pour un effectif non signalé en forêt dense sèche à *Euphorbia enterophora*, établie sur sol calcaire à environ 350 m d'altitude et à pluviosité moyenne annuelle supérieure à 400 mm (THOMASSON, 1974). Pour la végétation étudiée, les nanophylles totalisent 30 taxons (24,8%) alors que la nanophyllie est caractéristique du fourré xérophile (de 40 à 65%) (THOMASSON, 1971, 1974).

Il est encore intéressant de rappeler que RAZANAKA (1996) a montré que le genre *Euphorbia* se rencontre sous forme de plusieurs espèces qui définissent bien chacun des groupements de fourré xérophile du Sud-Ouest de Madagascar. Dans la végétation que nous avons étudiée, des *Euphorbia* caractérisent aussi celle-ci.

CONCLUSION

Le site étudié possède un intérêt remarquable tant d'un point de vue floristique par sa grande endémicité, une propriété si particulière et souvent soulignée (WILMÉ et al., 2006) que d'un point de vue phytogéographique, par son type de végétation. Ces deux qualités justifient par conséquent la conservation de ce site et le respect strict du statut de réserve naturelle intégrale de l'Andohahela (R.N.I. n°11). Depuis 2007, ce Parc National est d'ailleurs inscrit au Patrimoine Mondial de l'UNESCO.

Il a été signalé ailleurs à Madagascar, combien la conservation de sites remarquables pouvait ne pas être évidente (ALLORGE, 2010 ; SEDDON et al., 2000) et cela pour diverses raisons, notamment l'action du feu (HUMBERT, 1927). De plus, la couverture forestière s'est fortement réduite ; c'est le cas dans la région de Tolagnaro depuis 1950 (VINCELETTE *et al.*, 2007). De plus, la valeur d'emplacements réduits n'est pas à négliger (BODIN *et al.*, 2006). Enfin ce type de végétation est parfois méconnu (ELMQVIST, 2004) et les aspects institutionnels sont à prendre en considération (ELMQVIST *et al.*, 2007). Il convient dès lors, d'être conscient de toutes ces difficultés et de rester vigilant. D'autre part, rappelons que plusieurs échantillons de nos récoltes nécessitent encore une détermination plus poussée ; de même il est probable que des récoltes complémentaires dans ce site seraient susceptibles d'apporter de nouvelles découvertes.

On ne peut que se réjouir du chemin parcouru depuis la première publication de PERRIER DE LA BÂTHIE (1921) qui présentait « La végétation malgache » !

BIBLIOGRAPHIE

- ALLORGE L., 2008. *Plantes de Madagascar. Atlas*. Paris, Editions Ulmer, 224 p.
ALLORGE L., ROSENTHAL R. (photographies), 2010. Madagascar, L'Éden fragile ; Biodiversité. Toulouse (France), Editions Privat, 143 p.
BODIN Ö., TENGO M., NORMAN A., LUNDBERG J., ELMQVIST T., 2006. The value of small size: loss of forest patches and thresholds in southern Madagascar. *Ecol. Appl.* **16**: 440-451.
BOITEAU P., ALLORGE-BOITEAU L., 1995. *Kalanchoe (Crassulacées) de Madagascar. Systématique, écophysologie et phytochimie*. Paris, H. Rubinstein/ICSN-CNRS/Karthala, 252 p., ISBN 2-86537-595-1

- CABANIS Y., CHABOUIIS L., CHABOUIIS F., 1970. Végétaux et groupements végétaux de Madagascar et des Mascareignes. Tome 2. Tananarive, BDPA (Bureau pour le développement de la production agricole), 525-648.
- CHARLES-DOMINIQUE P., HLADIK C.M., 1971. Le Lépilemur du sud de Madagascar : écologie, alimentation et vie sociale. *Rev. Ecol. (Terre Vie)* **25**: 3-66.
- CHARRIER A., HLADIK A., SIMMEN B., 2007. Stratégie alimentaire et dominance des femelles propitèque de Verreaux (*Propithecus v. verreauxi*) dans la forêt à Didieraceae du sud de Madagascar. *Rev. Ecol. (Terre Vie)* **62**: 257-263.
- CHAUVET B., 1972. The forests of Madagascar. In R. BATTISTINI & G. RICHARD-VINDARD (Eds.) *Biogeography and Ecology in Madagascar*. The Hague (The Netherlands), W. Junk., 191-199.
- CORNET A., GUILLAUMET J.-L., 1976. Divisions floristiques et étages de végétation à Madagascar. *Cah. ORSTOM, sér. Biol.*, **XI**(1) : 35-40.
- CSA/CCTA, 1956. *Conseil Scientifique pour l'Afrique au sud du Sahara (C.S.A.)/ Commission de Coopération Technique en Afrique au sud du Sahara (C.C.T.A.)*. *Phytogéographie. Colloque tenu à Yangambi (Congo belge)*. Bruxelles, C.S.A./C.C.T.A., 33 p., n° 22.
- DA LAGE A., MÉTAILLÉ G., 2000. Dictionnaire de biogéographie végétale. Paris, CNRS Éditions, 579 p.
- DANSEREAU P., 1958. A universal system for recording vegetation. *Contrib. Inst. Bot. Univ. Montréal*, **72**: 1-58.
- DELEPORTE P., RANDRIANASOLO J., RAKOTONIRINA, 1996. Sylviculture in the dry dense forest of Western Madagascar. In J.U. GANZHORN & J.P. SORG (Eds.): *Ecology and Economy of a tropical dry forest in Madagascar*. Göttingen (Allemagne), Primate Report **44**: 89-116.
- DU PUY D.J., LABAT J.N., RABEVOHITRA R., VILLIERS J.-P., MOAT J., 2002. *The Leguminosae of Madagascar*. Kew (U.K.), Royal Botanic Gardens, 737 p.
- DU PUY D., MOAT J., 1972. Madagascar remaining primary vegetation classified by the underlying geology. In R. BATTISTINI & G. RICHARD-VINDARD (Eds.) *Biogeography and Ecology in Madagascar*. The Hague (The Netherlands), W. Junk., map.
- DU PUY D.J., MOAT J., 1998. Vegetation mapping and classification in Madagascar (using GIS): implications and recommendations for the conservation of biodiversity. In C.R. HUXLEY, J.M. LOCK & D.F. CUTLER (Eds.): *Chorology, Taxonomy and Ecology of the Floras of Africa and Madagascar*, Royal Bot. Gardens, Kew (U.K.), 97-117.
- ELMQVIST T., 2004. The forgotten dry forest of southern Madagascar. *Plant talk* **35**: 29-31.
- ELMQVIST T., PYYKÖNEN M., TENGÖ M., RAKOTONDRA SOA F., RABAKONANDRIANINA E., RADIMILAHY C., 2007. Patterns of loss and regeneration of tropical dry forest in Madagascar: The social institutional context. M. SOMERS (Ed.), PLOS/one, <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0000402>.
- FENN M., 2003. The spiny forest ecoregion. In S.M. GOODMAN & J.P. BENSTEAD (Eds.) “*The natural history of Madagascar*”. Chicago (Il., U.S.A.), University of Chicago Press, 1525-1530.
- HELME N.A., RAKOTOMALAZA P.J., 1999. An overview of the botanical communities of the Reserve Naturelle Intégrale d'Hadohahela, Madagascar. *Fiediana* **94**: 11-23.
- Flore de Madagascar et des Comores*, Paris, Musée National d'Histoire Naturelle, Édition fondée en 1936 par HUBERT H., 174 familles publiées sur 217 familles existant à Madagascar, en outre deux familles partiellement publiées.
- GANZHORN J.U., FIETZ J., RAKOTOVAO E., SHWAB D., ZINNER D., 1999. Lemurs and the regeneration of dry deciduous forest in Madagascar. *Conservation Biology* **13**(4): 794-804.
- GANZHORN J.U., GOODMAN S.M., VINCELETTE M. (Eds.), 2007. “*Biodiversity, Ecology and Conservation of littoral ecosystems in southeastern Madagascar, Tolagnaro (Fort Dauphin)*”, Series editor Alfonso Alonso, SI/MAB Series 11, Washington DC (U.S.A.), Smithsonian Institution, 410 p.
- GOODMAN S.M., (Ed.), 2012. *A floral and faunal inventory of the Réserve Naturelle Intégrale d'Andohahela, Madagascar : with reference to elevational variations*. Classic Reprint Series, Forgotten Books, 312 p.
- GOODMAN S.M., RAMANAMANJATO J.-B., 2007. A perspective of the paleo-ecology and biogeography of extreme southeastern Madagascar, with special reference to animals. In J.U. GANZHORN, S.M. GOODMAN & M. VINCELETTE (Eds.), “*Biodiversity, Ecology and Conservation of littoral ecosystems in southeastern Madagascar, Tolagnaro (Fort-Dauphin)*”, Washington (U.S.A.), Smithsonian Institution, 25-48.
- GUILLAUMET J.-L., 1983. Forêts et fourrés de montagne à Madagascar. *Candollea* **38**: 481-502.
- GUILLAUMET J.-L., KOECHLIN J., 1971. Contribution à la définition des types de végétation dans les régions tropicales (exemple de Madagascar). *Candollea* **26**: 263-277.
- HAWKINS A.F.A., WILMÉ L., 1966. Effect of logging on forest birds. In J.U. GANZHORN & J.P. SORG (Eds.): *Ecology and Economy of a tropical dry forest in Madagascar*. Göttingen (Allemagne), Primate Report **44**: 203-213.
- HUBERT H., 1927. *La destruction d'une flore insulaire par le feu. Principaux aspects de la végétation à Madagascar. Documents photographiques et notices*. Mémoires de l'Académie malgache. Fascicule V, Tananarive, G. Pitot, 79 p. + XLI planches.

- HUMBERT H., 1941. Le massif de l'Andohahela et ses dépendances. Rés. Nat. n° xi, *C. R. Séances Soc. Biogéographie* **XVIII**: 32-37.
- HUMBERT H., 1955. Les territoires phytogéographiques de Madagascar. In « Les divisions écologiques du Monde », *Année Biologique*, 3^{ième} série, **31**: 439-448.
- HUMBERT H., COURS DARNE G., (coll. BESAIRIE H., BLASCO F., LEGRIS P., RIQUIER J.), 1965. Notice de la carte de Madagascar. *Trav. Sect. Scientif. Techn. Inst. Français Pondichéry*, hors série **6** : 157 p.
- KOECHLIN J., 1972. Flora and vegetation of Madagascar. In R. BATTISTINI & G. RICHARD-Vindard (Eds.) "*Biogeography and Ecology in Madagascar*". The Hague, Junk, 145-189.
- KOECHLIN J., GUILLAUMET J.-L., MORAT P., 1974. *Flore et végétation de Madagascar*. Vaduz, J. Cramer.
- LEROY J.F., 1978. Composition, origin, and affinities of the Madagascan vascular flora. *Ann. Missouri Bot. Gard.* **65**: 535-589.
- MADAGASCAR CATALOGUE, 2013. *Catalogue of the Vascular Plants of Madagascar*. Sint-Louis (U.S.A.).
- MALAISSÉ, F., 1976. Quelques méthodes d'étude de la structure en forêt. Exemple d'application au miombo zaïrois, écosystème tropical. In « *La pratique de l'Écologie – Ecologiepraktijk* », Bruxelles, A.G.C.D., 104-118.
- MOUTON J.A., 1966. Les types biologiques foliaires de Raunkiaer, état actuel de la question. *Bull. Soc. Bot. France*, **113**(suppl. 2): 28-36.
- PAULIAN R., BLANC Ch., GUILLAUMET J.-L., BETSCH J.-M., GRIVEAUD P., PETRIERAS A., 1973. Etude des écosystèmes montagnards dans la région malgache. II. Les chaînes anosyennes. Géomorphologie, climatologie et groupements végétaux (campagne RCP 225, 1971-1972). *Bull. Mus. Hist. Nat.*, sér. 3, **118**: 1-40.
- PERRIER DE LA BÂTHIE H., 1921. La végétation malgache. *Ann. Mus. Colonial Marseille*, 3^{ième} série, **9**: 1-226 + carte.
- PHILLIPSON P.B., 1996. Endemism and non-endemism in the flora of South-West Madagascar. In W.R. LOURENÇO (Ed.) "*Biogéographie de Madagascar*". Paris, Editions de l'ORSTOM, 125-136.
- PHILLIPSON P.B., 1997. The Didieraceae revisited. *Aloe* **34**(1-2): 35-38.
- RAHARISON L.-J.R., 1997. Effets et conséquences sur le régime des aquifères des anomalies climatiques dans l'extrême sud de Madagascar : cas du bassin endoréique d'Ambovombe. *Cahiers Sécheresse* **8**: 129-137.
- RAKOTOMALAZA P.J., MESSNER N., 1999. Structure and floristic composition of the vegetation in the Réserve Naturelle Intégrale d'Andohahela. Madagascar. In S.M. GOODMAN (Ed.), *A floral and faunal inventory of the Réserve naturelle intégrale d'Andohahela, Madagascar, with reference to elevational variation*. *Fieldiana : Zoology*, new series, 94: 51-96.
- RAKOTONIRINA, 1996. Composition and structure of a dry forest on sandy soils near Morondava. In J.U. GANZHORN & J.P. SORG (Eds.): *Ecology and Economy of a tropical dry forest in Madagascar*. Göttingen (Allemagne), E. Goltze, Primate Report, special issue, **46-1**: 81-88.
- RAKOTOVAO G., RABEVOHITRA A.R., COLLAS DE CHATELPERRON P., GUIBAL D., GÉRARD J., 2012. *Atlas des bois de Madagascar. Guide pratique*. Versailles (France), Editions Quae, 413 p.
- RAKOTOVAO L.H., RAJERARISON C., RAMAVOLOLANA 1996. Les Didieraceae: origine, affinités systématiques et répartition à Madagascar. In W.R. LOURENÇO (Ed.) "*Biogéographie de Madagascar*". Paris, Editions de l'ORSTOM, 183-186.
- RANDRIANASABO J., RAKOTOVAO P., DELEPORTE P., RARIVOSON C., SORG J.-P., ROHNER U., 1996. Local tree species in the nursery. In J.U. GANZHORN & J.P. SORG (Eds.): *Ecology and Economy of a tropical dry forest in Madagascar*. Göttingen (Allemagne), Primate Report **44**: 117-132.
- RAUNKIÆR C., 1934. *The life forms of plants and statistical plant geography, being the collected papers of C. Raunkiaer*. Oxford (U.K.), Clarendon Press, 632 pp.
- RAUH W., 1995. *Succulent and xerophytic plants of Madagascar*. Mill Valley (California, U.S.A.), Strawberry Press, vol. 1, 343 p.
- RAUH W., 1998. *Succulent and xerophytic plants of Madagascar*. Mill Valley (California, U.S.A.), Strawberry Press, vol. 2, 385 p.
- RAZANAKA S.J., 1995. *Délimitation des zones de contact des aires semi-aride et subaride de la végétation du Sud-Ouest de Madagascar*. Thèse de 3^{ième} cycle, Faculté des Sciences, Université d'Antananarivo.
- RAZANAKA S.J., 1996. Répartition des espèces xérophiles dans le sud-ouest de Madagascar. In *Biogéographie de Madagascar*, colloque international, 26-28 septembre 1966, Paris, W.R. LOURENÇO (Ed.), Collections Colloques et Séminaires, 171-176, http://horizon-documentation.ird.fr/exl-doc/pleins_textes_6/colloques/010008458.pdf.
- RHIND P.M., 2010. Plant formations in the southern and southwestern madagascan BioProvince. Southern and southwestern madagascan spiny forest. www.terrestrial-biozones.net/Paleotropic.vegetation
- SCHATZ G.E., (traduction: WILMÉ L.), 2001. *Flore générique des arbres de Madagascar*. Kew, Royal Botanic Gardens, 503 p.
- SEDDON N., TOBIAS J., YOUNT J.W., RAMANAMPAMONJY J.R., BUTCHART S., RANDRIANIZAHANA H., 2000. Conservation issues and priorities in the Mikea Forest of South-West Madagascar. *Oryx* **34**(4): 287-304.

- SORG J.-P., ROHNER U., 1996. Climate and tree phenology of the dry deciduous forest of the Kirindi Forest. In J.U. GANZHORN & J.-P. SORG (Eds.): *Ecology and Economy of a tropical dry forest in Madagascar*. Göttingen (Allemagne), Primate Report **46**: 57-80.
- STEFANOVIĆ S., RAKOTONDRAINIBE F., 1996. New taxa and a new rank of *Selaginella* (Selaginellaceae) from Madagascar and the Comoros. *Novon* **6**(2): 203-209.
- SUSSMAN R.W., RAKOTOZAFY A., 1994. Plant diversity and structural analysis of a tropical dry forest in Southwestern Madagascar. *Biotropica* **26**: 241-254.
- THOMASSON M., 1971. Remarques sur la végétation des environs de Tuléar (Sud-Ouest malgache). *Bull. Soc. Bot. France*, **118**(9): 749-752.
- THOMASSON M., 1972. Remarques sur la végétation des environs de Tuléar (Sud-Ouest malgache) : II-Surface foliaire et ramification chez les végétaux ligneux. *Candollea* **27**(1): 7-13.
- THOMASSON M., 1974 a. Essai sur la physionomie de la végétation des environs de Tuléar (sud-ouest malgache). *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, Paris, sér. 3, 250 (Ecologie **22**): 1-27.
- THOMASSON M., 1974 b. Remarques sur la végétation des environs de Tuléar (Sud-Ouest malgache) : V-Forêt dense sèche. *Adansonia*, sér. 2, **14**(2) : 293-297.
- THOMASSON M., 1977. La forêt dense sclérophylle de montagne de Tsiafajavona. *Adansonia*, sér. 2, **16**: 487-492.
- TOSTAIN S., CHEBAN A.S., DAMSON S., MANANJO H., REJO-FIENENA F., 2010. Les espèces d'ignames (*Dioscorea* sp.) dans le Sud de Madagascar. Inventaires et aires de répartition. In TOSTAIN S. & REJO-FIENENA (Eds.) : « Les ignames malgaches, une ressource à préserver et à valoriser », Actes du Colloque de Toliara, Madagascar, 29-31 juillet 2010, 23-40.
- VILLIERS J.F., 1994. *Alantsilodendron* Villiers, nouveau genre de *Leguminosae-Mimosoideae* de Madagascar. *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, Paris, 4^e sér., **16**, section B, *Adansonia*, n° 1 : 65-70.
- VINCELETTE M., THÉBERGE M., RANDRIHASPIRA L., 2007. In J.U. GANZHORN, S.M. GOODMAN & M. VINCELETTE (Eds.), “*Biodiversity, Ecology and Conservation of littoral ecosystems in southeastern Madagascar, Tolagnaro (Fort-Dauphin)*”, Washington (U.S.A.), Smithsonian Institution, 49-58.
- WHITE F., 1983. *The vegetation of Africa*. A descriptive memoir to accompany the Unesco/AETFAT/UNISO vegetation map of Africa. Paris, Unesco, Natural resources research, XX, 356 p.
- WHITE F., 1986. *La végétation de l'Afrique*. Mémoire accompagnant la carte de la végétation de l'Afrique Unesco/AETFAT/UNISO. Paris, Orstom – Unesco, recherche sur les ressources naturelles, XX, traduit de l'anglais par P. BAMPES, 384 p.
- WILMÉ L., GOODMAN S.M., GANZHORN J.U., 2006. Biogeographic evolution of Madagascar's microendemic biota. *Science* **312**, 1063-1065.

ANNEXES

Annexe 1.- Liste des taxons observés dans la forêt dense sèche tropophile épineuse d'Andreadahy. Les numéros des herbiers de référence, ainsi que les types biologiques et les catégories de surface des feuilles sont précisés (seuls les 105 taxons déterminés au niveau des genres sont repris ; les données d'une vingtaine d'autres taxons ont été établies, enfin divers taxons dont la présence à Andreadahy dans le type de végétation étudié avait été signalée par d'autres auteurs ont également été repris).

Espèce	Famille (sous-famille)	Herbier MRT	Type biologique	Surface des feuilles
<i>Adansonia za</i>	<i>Bombacoideae</i>	-	P me	Mi 2
<i>Adenia olaboensis</i> var. <i>olaboensis</i>	Passifloraceae	33	P g	Mi 3
<i>Adenia</i> sp. 1	Passifloraceae	27	P g	Me 2
<i>Adenia</i> sp. 2	Passifloraceae	175	P g	Me 1
<i>Albizia mahalao</i>	<i>Mimosoideae</i>	54/117	P me	Le 1
<i>Alluaudia ascendens</i>	Didieraceae	187	P me	Mi 1
<i>Alluaudia procera</i>	Didieraceae	193	P mi	Na 2
<i>Aloe vaombe</i>	Xanthorrhoeaceae	-	P mi	Ma 3
<i>Asparagus somamum</i>	Asparagaceae	56	P g	Le 3
<i>Asparagus</i> sp. 1	Asparagaceae	189	P g	Le 1
<i>Bauhinia grandidieri</i>	<i>Caesalpinioideae</i>	156	P n	Na 2
<i>Bauhinia madagascariensis</i>	<i>Caesalpinioideae</i>	39	Ch	Mi 3
<i>Blepharis</i> sp. 1	Acanthaceae	66/123	P n	Mi 1
<i>Boscia longifolia</i>	Capparaceae	-	P n	Mi 3
<i>Breonadia salicina</i>	Rubiaceae	140	P me	Me 1
<i>Cedrelopsis grevei</i>	Ptaeroxylaceae	68	P mi	Mi 1
<i>Cedrelopsis microfoliolata</i>	Ptaeroxylaceae	51	P me	Na 1
<i>Cissus</i> sp. 1	Vitaceae	113	P g	Mi 3
<i>Clerodendrum</i> sp. 1	Lamiaceae	52/77	P mi	Mi 1
<i>Commelina</i> sp. 1	Commelinaceae	81	Ch	Mi 2
<i>Commiphora aprevalii</i>	Burseraceae	79	P me	Mi 2
<i>Commiphora orbicularis</i>	Burseraceae	-	P mi	Na 1
<i>Commiphora</i> sp. 1	Burseraceae	101	P mi	Na 1
<i>Commiphora</i> sp. 2	Burseraceae	-	P mi	Mi 1
<i>Commiphora</i> sp. 3	Burseraceae	-	P n	Na 2
<i>Crotalaria</i> sp. 1	<i>Faboideae</i>	87	Th	Na 3
<i>Croton menahensis</i>	Euphorbiaceae	41	P mi/P n	Na 3
<i>Croton</i> sp. 1	Euphorbiaceae	71	P mi	Mi 2
<i>Croton</i> sp. 2	Euphorbiaceae	67	P mi	Na 3
<i>Croton</i> sp. 3	Euphorbiaceae	69	P mi	Mi 2
<i>Croton</i> sp. 4	Euphorbiaceae	64	P mi	Mi 1
<i>Cynanchum vinimale</i>	<i>Asclepioidae</i>	108	P g	Le 1
<i>Cyphostemma laza</i> var. <i>parvifolium</i>	Vitaceae	32	P g	Na 3
<i>Dalbergia</i> sp. 1	<i>Caesalpinioideae</i>	53	P me	Mi 1
<i>Dichrostachys tenuifolia</i>	<i>Mimosoideae</i>	-	P mi	Le 2
<i>Dichrostachys</i> sp. 1	<i>Mimosoideae</i>	91	P mi	Le 1
<i>Dicoma anomala</i>	Asteraceae	-	Ch	Mi 2
<i>Dicoma carbonaria</i>	Asteraceae	-	P mi	Mi 1
<i>Dioscorea</i> cf. <i>fandra</i>	Dioscoreaceae	25	P g	Mi 1
<i>Dioscorea nako</i>	Dioscoreaceae	-	P g	Mi 3
<i>Dioscorea</i> sp. 1	Dioscoreaceae	86	P g	Mi 2

<i>Diospyros</i> cf. <i>humbertiana</i>	Ebenaceae	-	P mi	Le 3
<i>Diospyros myriophylla</i>	Ebenaceae	-	P me	Le 3
<i>Diospyros</i> sp. 1	Ebenaceae	105	P mi	Mi 2
<i>Dombeya lecomtei</i> subsp. <i>trichostyla</i>	<i>Dombeyoideae</i>	21	P mi	Mi 1
<i>Dombeya</i> sp. 1	<i>Dombeyoideae</i>	17	P mi	Mi 1
<i>Dombeya</i> sp. 2	<i>Dombeyoideae</i>	60	P mi	Mi 2
<i>Ecbolium syringifolium</i>	Acanthaceae	70	P n	Mi 3
<i>Euphorbia</i> cf. <i>laro</i>	Euphorbiaceae	-	P g	Le 1
<i>Euphorbia leucodendron</i>	Euphorbiaceae	-	P n	Na 2
<i>Euphorbia</i> cf. <i>pervileana</i>	Euphorbiaceae	46	P mi	Mi 2
<i>Euphorbia</i> sp. 1	Euphorbiaceae	12	P n	Mi 1
<i>Euphorbia</i> sp. 2	Euphorbiaceae	85	P n	Mi 2
<i>Evonymopsis longipes</i>	Celastraceae	109/159	P mi	Mi 3
<i>Ficus marmorata</i>	Moraceae	-	P mi	Mi 2
<i>Grewia androyensis</i>	<i>Grewioideae</i>	62	P mi	Na 2
<i>Grewia</i> cf. <i>andrapary</i>	<i>Grewioideae</i>	-	P n	Mi 2
<i>Grewia</i> sp. 1	<i>Grewioideae</i>	18	P mi	Mi 3
<i>Grewia</i> sp. 2	<i>Grewioideae</i>	76	P mi	Mi 3
<i>Grewia</i> sp. 3	<i>Grewioideae</i>	97	P mi	Mi 2
<i>Grewia</i> sp. 4	<i>Grewioideae</i>	63	P mi	Mi 1
<i>Gyrocarpus americanus</i> f. <i>capuronianus</i>	Hernandiaceae	3	P me	Me 2
<i>Gouiana mauritiana</i> subsp. <i>aphrodes</i>	Celastraceae	15	P mi	Mi 2
<i>Hibiscus ferrugineus</i>	Malvaceae	40	P mi	Mi 3
<i>Hibiscus</i> sp. 1	Malvaceae	42	P mi	Me 1
<i>Humbertochloa bambusiuscula</i>	Poaceae	-	H c	Mi 1
<i>Hymenodyction decaryi</i>	Rubiaceae	74	P me	Mi 3
<i>Indigofera cloiselii</i>	<i>Fabaoideae</i>	-	P mi	Na 3
<i>Ipomoea</i> sp. 1	Convolvulaceae	36/176	P g	Mi 2
<i>Ipomoea</i> sp. 2	Convolvulaceae	-	P g	Mi 2
<i>Kalanchoe arborescens</i>	Crassulaceae	-	P mi	Mi 2
<i>Kalanchoe beharensis</i>	Crassulaceae	-	P mi	Me 2
<i>Kalanchoe</i> sp. 1	Crassulaceae	158	Ch	Mi 2
<i>Loeseneriella urceolus</i> var. <i>longifolia</i>	Hippocrateaceae	96	P g	Mi 2
<i>Maerua filiformis</i>	Capparaceae	-	P mi	Na 2
<i>Marsdenia</i> sp. 1	<i>Asclepioideae</i>	26	P g	Me 1
<i>Meiostemon humbertii</i>	Combretaceae	-	P g	Na 3
<i>Neobeguea mahafaliensis</i>	Meliaceae	177	P me	Mi 1
<i>Noronhia lanceolata</i>	Oleaceae	10	P mi	Mi 2
<i>Noronhia myrtoides</i>	Oleaceae	104	P me	Mi 2
<i>Obetia madagascariensis</i>	Urticaceae	-	P mi	Mi 2
<i>Oeceocladea</i> cf. <i>petiolata</i>	Orchidaceae	58	Ch	Mi 2
<i>Operculicaria decaryi</i>	Anacardiaceae	93	P mi	Le 2
<i>Pachypodium lamerei</i>	Apocynaceae	94	P mi	Me 1
<i>Paederia farinosa</i> subsp. <i>farinosa</i>	Rubiaceae	77/115	P mi	Mi 3
<i>Pandanus</i> cf. <i>xerophyta</i>	Pandanaceae	141	P mi	Me 2
<i>Phyllanthus</i> sp. 1	Phyllanthaceae	13	P n	Na 1
<i>Pyrostria</i> sp. 1	Rubiaceae	19	P mi	Mi 1
<i>Rhigozum madagascariensis</i>	Bignoniaceae	-	P mi	Na 1
<i>Rothmannia</i> sp. 1	Rubiaceae	45	P mi	Na 3
<i>Secamone</i> sp. 1	<i>Asclepioideae</i>	173	P g	Mi 1
<i>Seyrigia</i> sp. 1	Cucurbitaceae	24/48	P g	Na 3
<i>Strychnos</i> cf. <i>decussata</i>	Loganiaceae	49	P mi	Mi 2
<i>Strychnos madagascariensis</i>	Loganiaceae	-	P g	Mi 3
<i>Strychnos</i> sp. 1	Loganiaceae	75	P mi	Mi 2
<i>Terminalia fatrae</i>	Combretaceae	-	P mi	Na 3
<i>Terminalia neotaliala</i>	Combretaceae	-	P mi	Mi 1
<i>Terminalia</i> sp. 1	Combretaceae	92	P me	Mi 2
<i>Tetrapterocarpon geayi</i>	<i>Faboideae</i>	155	P me	Na 3

<i>Uncarina grandidieri</i>	Pedaliaceae	-	P mi	Mi 3
<i>Vanilla madagascariensis</i>	Orchidaceae	89	P g	Le 1
<i>Xerosicyos decaryi</i>	Cucurbitaceae	-	P g	Mi 3
<i>Xerosicyos perrieri</i>	Cucurbitaceae	95	P g	Mi 2
<i>Ximenia perrieri</i>	Olacaceae	65	P mi	Na 3
<i>Ziziphus</i> sp. 1	Rhamnaceae	178	P g	Mi 2
<i>Zygosicyos tripartitus</i>	Cucurbitaceae	35/82	Hc g	Mi 1
Pteridophyta				
<i>Actiniopteris radiata</i>	Actinopteridaceae	72	Hc	Na 2
<i>Cystopteris</i> sp. 1	Athyriaceae	14	G riz	Na 3
<i>Grammitis</i> sp. 1	Grammitaceae	11	Hc	Na 1
<i>Pellaea calomelanos</i>	Adiantaceae	20	Hc	Na 2
<i>Pellaea viridis</i>	Adiantaceae	197	Ch	Na 1
<i>Selaginella nivea</i> subsp. <i>nivea</i>	Selaginellaceae	22	Ch	Le 1

Annexe 2.- Forêt dense sèche tropophile épineuse du sud malgache.
Inventaire en plein de diverses parcelles totalisant 5 ares (diamètre à 1,3 m de hauteur)

	Classe de diamètre (cm)										Total
		2 5	5 10	10 15	15 20	25 30	30 35	35 40	40 45	100 105	
1	<i>Adansonia za</i>									1	1
2	<i>Gyrocarpus americanus</i> (MRT 3)	5	11	-	-	-	-	-	1		17
3	<i>Opercularia decaryi</i> (MRE 93)	1	2	-	-	-	-	-	1		4
4	<i>Terminalia neotaliata</i>	-	-	-	-	-	-	-	1		1
5	<i>Alluaudia procera</i>	-	6	4	13	6	-	1			28
6	<i>Pachypodium lamerei</i> (MRE 94)	-	2	2	-	-	-	1			9
7	<i>Albizia mahalo</i> (MRE 54)	-	-	-	-	-	-	1			1
8	<i>Alluaudia ascendens</i> (MRE 147)	-	-	2	4	1					7
9	<i>Neobeguea mahafaliensis</i> (MRE 177)	-	-	1	-	1					2
10	<i>Breonadia salicina</i> (MRE 140)	-	-	-	-	1					1
11	<i>Commiphora</i> sp. 1 (MRE 101)	-	7	1	6						14
12	<i>Terminalia</i> sp. 1 (MRE 92)	-	8	3	2						13
13	<i>Diospyros myriophylla</i>	-	1	1	1						3
14	<i>Noronhia myrtoïdes</i> (MRE 104)	-	-	1	1						2
15	<i>Dombeya lecomtei</i> (MRE 21)	-	1	-	1						2
16	<i>Hymenodyction decaryi</i> (MRE 74)	-	-	-	1						1
17	<i>Strychnos madagascariensis</i>	-	4	1							5
18	<i>Commiphora</i> "drafotoy"	-	2	1							3
19	<i>Noronhia lanceolata</i> (MRT 10)	1	1	1	-						3
20	<i>Terminalia fatrae</i> (MRT 92)	-	1	1	-						2
21	<i>Commiphora aprevalii</i> (MRT 92)	1	-	1	-						2
22	<i>Dichrostachys tenuifolia</i>	32	2								34
23	<i>Diospyros humberiana</i>	3	8								11
24	<i>Hibiscus ferrugineus</i> (MRT 40)	6	2								8
25	<i>Tetrapterocarpon geayi</i> (MRT 155)	2	5								7
26	<i>Rhigozum madagascariensis</i>	1	3								4
27	<i>Ximenia perrei</i> (MRT 65)	-	3								3
28	<i>Pandanus</i> cf. <i>xerophyta</i> (MRT 141)	1	1								2
29	<i>Indigofera cloiselii</i>	-	1								1
30	<i>Cedrelopsis microfoliolata</i> (MRT 51)	5									5
31	<i>Kalanchoe beharensis</i>	3									3
32	<i>Ipomoea</i> sp. 1 (MRT 176)	2									2
33	<i>Grewia androyensis</i> (MRT 162)	2									2
34	<i>Boscia longifolia</i>	1									1
	TOTAL	66	71	20	29	9	0	3	3	1	202

**Annexe 3.- Coefficient d'importance familiale (C.I.V.)
pour la forêt dense sèche tropophile épineuse du sud malgache.**

Famille (sous-famille)	Diversité	Densité	Surface terrière	C.I.V.
Didieraceae	2,7	19,6	28,1	50,4
Malvaceae (<i>Bombacoideae</i>)	2,7	2,2	28,0	32,9
Burseraceae	8,0	11,7	8,0	27,7
Combretaceae	4,0	8,9	4,1	17,0
Euphorbiaceae	9,3	6,1	1,2	16,6
Apocynaceae	2,7	5,0	7,7	15,3
Hernandiaceae	1,3	7,3	6,2	14,9
Ebenaceae	1,3	10,1	2,1	13,5
Rubiaceae	8,0	2,2	0,9	11,1
Tiliaceae	5,3	4,5	0,5	10,3
Fabaceae (<i>Mimosoideae</i>)	2,7	2,9	3,9	9,5
Loganiaceae	4,0	4,5	1,0	9,5
Anacardiaceae	1,3	1,7	5,2	8,2
Malvaceae (<i>Malvoideae</i>)	2,7	1,7	0,3	4,7
Celastraceae	2,7	1 ;1	0,3	4,1
Ptaeroxylaceae	2,7	1,1	0,3	4,1
Oleaceae	2,7	1,1	0,1	3,9
Convolvulaceae	2,7	1,1	0,1	3,9
Fabaceae (<i>Faboideae</i>)	2,7	0,6	0,2	3,5
Bignoniaceae	2,7	0,6	0,1	3,4
Autres familles	27,8	6,1	1,8	37,1
TOTAL	100,0	100,1	100,1	300,2