ESSAI DE RESTAURATION ÉCOLOGIQUE : EXPÉRIMENTATION EN CO-CULTURE ENTRE ESPÈCES PIONNIÈRES ET ESPÈCE AUTOCHTONE

RAMIARANA Elie[1,2], RANDRIAMBANONA Herizo[1,2], HERVÉ Dominique[3], RAMANANKIERANA Heriniaina[1,2]

([1]) Institut Supérieur de Sciences, Environnement et Développement Durable (ISSEDD), BP 591, Toamasina, Madagascar
([2]) Centre National de Recherche sur l'Environnement (CNRE), BP 1739, Antananarivo, Madagascar
([3]) Institut de Recherche pour le Développement (IRD), UPV, Site Saint Charles, Rue Prof Henri Serre, 34199 Montpellier Cedex 5, France
Auteur correspondant : ramiaranaelie@gmail.com

Résumé

Les interactions positives sur la facilitation plante-plante sont l'un des aspects à prendre en compte pour la réussite d'une restauration écologique. L'objectif est d'évaluer l'effet de l'établissement des espèces pionnières facilitatrices sur l'amélioration de la survie d'une espèce forestière. Cette étude a été menée dans (i) le fragment forestier de Vohilahy (forêt humide de l'Est de Madagascar) pour la collecte des échantillons du sol et prélèvement des plantes pionnières facilitatrices et de la plante forestière autochtone cible et (ii) le Laboratoire de Microbiologie de l'Environnement (Antananarivo-Madagascar) pour les analyses microbiologies du sol et l'étude des paramètres de croissance des jeunes plants. Une co-culture entre trois espèces pionnières facilitatrices [*Solanum torvum* Sw., *Psiadia altissima* (DC.) Drake et *Clidemia hirta* (L.) D. Don.] et une espèce forestière autochtone *Tricalysia leucocarpa* (Baill.) Randriamb. & De Block. (Rubiaceae) a été installée dans la pépinière de la zone d'étude sur des échantillons de trois situations de sol, dont sols forestiers, sols de jachères de 0 à 5 ans et sols de jachères de 5 à 10 ans, a été réalisée dans la pépinière dans la zone d'étude. Après 6 mois de co-culture, les paramètres microbiologiques des sols et les biomasses aériennes ont été évalués, le comptage des jeunes plants de *T. leucocarpa* survivants a été réalisé et leurs hauteurs mesurées. L'analyse de variance a montré que l'activité microbienne globale et l'activité enzymatique du sol sont significativement élevées dans les sols traités avec les espèces pionnières facilitatrices par rapport à ceux non traités (espèce autochtone seule sans présence des espèces pionnières facilitatrices) ($F=12,37$, $p=0,05$). Les espèces pionnières facilitatrices utilisées jouent donc des rôles dans l'amélioration du pourcentage de survie, de la biomasse aérienne et du taux de croissance relatif en hauteur de *T. leucocarpa*. Une corrélation positive a été obtenue entre la biomasse aérienne et la hauteur de *T. leucocarpa*. Cette étude a montré une amélioration des conditions favorables à l'établissement et au développement d'une espèce forestière autochtone par la facilitation d'espèces pionnières, qui pourrait être appliquée dans les trouées de la forêt et les sites dégradés du fragment forestier de Vohilahy.

Mots clés : *Ecologie, microbiologie, facilitation, forêt humide, Madagascar.*

Abstract

One aspect to consider for successful ecological restoration is the positive interactions on plant-plant facilitation. The aim is to assess the effect of establishing facilitator pioneer species on improving the survival of a forest species. This study was carried out in (i) the forest fragment of Vohilahy (humid forest in eastern Madagascar) for the collection of soil samples and sampling of facilitator pioneer species and the target indigenous forest plant and (ii) the Laboratory of Environmental Microbiology (Antananarivo-Madagascar) for soil microbiological analyzes and the study of the growth parameters of young plants. A co-culture between three facilitator pioneer species [*Solanum torvum* Sw., *Psiadia altissima* (DC.) Drake and *Clidemia hirta* (L.) D. Don.] And an indigenous forest species *Tricalysia leucocarpa* (Baill.) Randriamb. & De Block. (Rubiaceae) was installed in the nursery of the study area on samples of three soil situations, including forest soils, fallow soils from 0 to 5 years and fallow soils from 5 to 10 years, was carried out in the nursery in the study area. After 6 months of co-culture, the microbiological parameters of the soils and the aerial biomasses were evaluated, the count of the young surviving *T. leucocarpa* plants was carried out and their heights

ISSN : 2709-8192_ https://portal.issn.org/resource/ISSN/2709-8192

measured. The analysis of variance showed that the overall microbial activity and the enzymatic activity of the soil are significantly elevated in soils treated with pioneer facilitator species compared to those untreated (native species only without the presence of pioneer facilitator species) (F = 12.37, p = 0.05). The facilitator pioneer species used therefore play the roles in improving the survival percentage, aboveground biomass and relative height growth rate of *T. leucocarpa*. A positive correlation was obtained between above-ground biomass and the height of *T. leucocarpa*. This study showed an improvement in the conditions favorable to the establishment and development of an indigenous forest species through the facilitatior pioneer species, which could be applied in forest gaps and degraded sites of the Vohilahy forest fragment.

Keywords: *Ecology, microbiology, facilitation, humid forest, Madagascar.*

Introduction

Les changements rapides et continus du climat mondial ont provoqué d'importants changements dans la répartition des espèces (Parmesan & Yohe, 2003). La succession végétale secondaire peut être déclenchée par la colonisation des espèces qui améliorent les conditions physiques du site et la disponibilité des ressources (eau et sol) (Milbrandt & Tinsley, 2006). La fragmentation de l'habitat peut avoir un impact sur les trajectoires et les résultats de la restauration (Allan, 2004 ; Tscharntke et al., 2005). Une intensification de l'utilisation des terres (culture répétée après brûlis) pourrait entraîner la faible recolonisation des espèces herbacées (Brudvig, 2011), l'homogénéisation des conditions abiotiques locales (Vellend et al., 2007), la diminution de la connectivité du paysage (Tscharntke et al., 2005) et la limitation de la dispersion des plantes (Hermy & Verheyen, 2007). Plusieurs études ont été appliquées pour restaurer la végétation autochtone (Sheley et al., 2009), des études des éléments nutritifs du sol (Ruwanza et al., 2012), le phénomène de nucléation (Reis et al., 2010) et l'ensemencement (Simons & Allsopp, 2007 ; Sovu et al., 2010 ; Van der Vyver et al., 2012). Par contre, peu d'études ont examiné le rôle des plantes pionnières, en tant qu'initiative de restauration, afin de faciliter la récupération des sols et de la végétation dans les anciens champs (Simons & Allsopp, 2007 ; Rens et al., 2008). Cependant, la plupart des études sur la restauration écologique se sont principalement concentrées sur la compétition, ignorant les interactions positives qui facilitent la récupération des plantes (Rens et al., 2008). Il a été démontré que l'interaction facilitante entre les plantes forestières autochtones et les espèces pionnières facilitatrices déclenche la restauration écologique qui est une réhabilitation du sol des zones dégradées en déclenchant un processus d'amélioration de la qualité de sol (Rens et al., 2008 ; Siles et al., 2008). Les espèces pionnières sont des espèces capables d'influencer d'une manière favorable la restauration et la remise en place de l'environnement dégradé (De Villiers et al., 2001 ; Zhao et al., 2007 ; Baohanta et al., 2012 ; Ramanankierana et al., 2014). L'objectif principal de cette recherche est d'évaluer l'effet de l'établissement de trois espèces pionnières facilitatrices [*Solanum torvum* Sw. (Solanaceae), *Psiadia altissima* (DC.) Drake (Asteraceae) et *Clidemia hirta* (L.) D. Don.) (Melastomataceae)] sur l'amélioration de l'activité microbienne du sol et de la survie d'une espèce forestière autochtone (*Tricalysia leucocarpa* (Baill.) Randriamb. & De Block. (Rubiaceae)]. La disponibilité de sauvageons en quantité suffisante a été l'un des critères de choix de ces espèces. La question de recherche était : quels sont les impacts de la présence de l'espèce pionnière facilitatrice sur la culture de l'espèce forestière autochtone ?

ISSN : 2709-8192_ https://portal.issn.org/resource/ISSN/2709-8192

L'hypothèse consiste à vérifier que : l'amélioration de l'activité microbienne par la présence des espèces pionnières facilitatrices sera une part de qualité requise pour la restauration écologique.

Méthodes

Site d'étude

Le prélèvement des échantillons du sol et des sauvageons des plantes pionnières facilitatrices et de l'espèce forestière autochtone a été fait dans le fragment forestier de Vohilahy (75,2 ha en 2015) à proximité du village d'Ankorabe (S18°56'37'' ; E48°46'30'' ; 127 m), dans la Commune rurale de Ranomafana-Est, District de Brickaville-Madagascar, situé à 200 km à l'Est d'Antananarivo. Les analyses microbiologiques du sol et l'évaluation de la biomasse aérienne des plantes à l'aide d'une étuve ont été réalisées au Laboratoire en Microbiologie de l'Environnement (LME) du CNRE à Antananarivo.

Echantillonnage du sol

Les situations des sols échantillonnés sont un sol forestier (forêt secondaire de plus de 50 ans) et deux sols dégradés aux environs du fragment forestier de Vohilahy (sol de jachère de 0 à 5 ans et de 5 à 10 ans). La mise en pot en pépinière a été effectuée avec 36 pots venant du sol forestier, 36 pots venant sol de jachère de 0 à 5 ans et 36 pots venant du sol de jachère de 5 à 10 ans pendant six mois. Les activités microbiennes globales et les activités des phosphatases microbiennes du sol ont été analysées pour chaque état du sol après la co-culture.

Mesure de l'activité microbienne globale du sol par l'hydrolyse de la Fluorescéine DiAcetate (FDA)

L'activité microbienne globale de chaque type de sol a été évaluée en mesurant sa capacité à hydrolyser la Fluorescéine DiAcétate ou 3',6'-diacetyl fluorescéine (FDA) selon la méthode décrite par Alef (1998).

Mesure de l'activité des phosphatases microbiennes du sol

La méthode consiste à mesurer l'hydrolyse de p-NitrophenylPhosphate (pNPP) par les phosphatases d'origine microbienne du sol (Tabatabai et al, 1982). La quantité du produit de l'hydrolyse du p-NPP en milieu acide ou Phosphatase Acide (P AC) et alcalin ou Phosphatase Alcalin (P AL) est exprimée en µg de p-Nitrophenol par gramme de sol sec ; elle détermine l'activité des phosphatases microbiennes de chaque sol.

Co-culture entre espèces pionnières et espèce autochtone

Afin de déterminer l'effet de l'implantation des trois espèces pionnières facilitatrices (9 individus par espèces) [*Solanum torvum* (Solanaceae), *Psiadia altissima* (Asteraceae) et *Clidemia hirta* (Melastomataceae)] sur le taux de survie et le développement des jeunes plants de *Tricalysia leucocarpa* (Rubiaceae), une co-culture entre les espèces pionnières et *T. leucocarpa* sur les différentes catégories de sol (Figure 1) a été réalisée dans la pépinière d'Ankorabe (à proximité du fragment forestier de Vohilahy). Il y a lieu de noter que les *Tricalysia* sont des arbustes dont le port ressemble à des caféiers et font partie des plantes appelées les « faux caféiers » (Chevalier, 1938). La disponibilité de sauvageons (36 individus) de *T. leucocarpa* en quantité suffisante a été l'un des critères de choix de cette espèce autochtone. La co-culture a été mise dans un pot de 18 cm contenant des échantillons du sol sous forêt secondaire (AJ > 50), sous jachère de 0 à 5 ans et sous jachère de 5 à 10 ans

ISSN : 2709-8192_ https://portal.issn.org/resource/ISSN/2709-8192

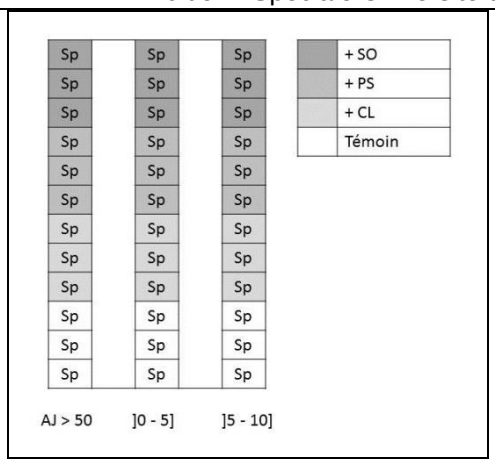


Figure. 1. Schéma de l'expérimentation en co-culture entre espèces pionnières facilitatrices et espèce forestière autochtone. AJ > 50 : échantillon du sol sous forêt secondaire (âge de jachère supérieure à 50 ans) ;]0-5] : échantillon du sol sous jachères de 0 à 5 ans ;]5-10] : échantillon du sol sous jachères de 5 à 10 ans ; Sp+ SO : Co-culture entre *Tricalysia leucocarpa* et *Solanum torvum ;* Sp + PS : Co-culture entre *Tricalysia leucocarpa* et *Psiadia altissima* ; Sp + CL : Co-culture entre *Tricalysia leucocarpa* et *Clidemia hirta* et Témoin : Traitement sans espèce pionnière facilitatrice

Evaluation de la co-culture

Après 6 mois de co-culture (à l'instant T_f), des évaluations ont été réalisées afin de montrer l'implication des 3 espèces pionnières sur le développement de *T. leucocarpa* et des analyses sur les activités microbiennes globales et sur les activités des phosphatases microbiennes ont été réalisées pour chaque type de sol. Les plants de *T. leucocarpa* présents dans la pépinière ont été étiquetés (taille et date de collecte) et leurs hauteurs totales ont été mesurées au début (instant T_0 : mars 2019) de la co-culture. Des comptages des plantes survivant suivi des mesures des hauteurs ont été effectués à la fin de la co-culture (T_f : août 2019). Le taux de croissance relatif en hauteur (TCH) a été calculé en soustrayant la hauteur de la fin de la co-culture (T_f) et du début de la co-culture (T_0). La biomasse aérienne (BA : poids de matière sèche) à l'instant T_f a été mesurée après dessiccation à l'étuve à 65°C pendant une semaine des parties aériennes (tige et feuille). Le pourcentage de survie (PS) des jeunes plants de *T. leucocarpa* a été calculé à partir de la formule suivante :

$$PS\ (\%) = \frac{\sum ni}{N} \text{ X } 100$$

Avec *ni* est le nombre d'individus survivants après co-culture et *N* le nombre total des jeunes plants de *T. leucocarpa* plantés à l'instant T_0.

Analyse statistique de données

Les données ont été traitées par une analyse ANOVA pour la comparaison des moyennes des paramètres microbiologiques de sol (activité microbienne globale et activités phosphatasiques). Une analyse en composantes principales (ACP) a été réalisée pour étudier la corrélation entre les différentes variables telles que les types de sol traités ou non traités avec les espèces pionnières facilitatrices, le pourcentage de survie, la biomasse aérienne et le TCH des plantes forestières autochtones. Le test de corrélation a été utilisé pour tester la corrélation linéaire entre deux variables quantitatives, la biomasse aérienne et le TCH (Tranchefort, 1974). Le coefficient de corrélation R sert à caractériser une relation linéaire positive ou négative. Le logiciel XLSTAT 2016 a été utilisé.

Résultats

Paramètres microbiologiques des sols après traitement avec les espèces pionnières facilitatrices

Activité microbienne globale du sol

L'activité microbienne globale des sols traités avec les espèces pionnières facilitatrices est significativement élevée pour le sol des forêts secondaires (plus de 50 ans), assez élevée pour le sol des jeunes jachères de 0 à 5 ans, faible pour

ISSN : 2709-8192_ https://portal.issn.org/resource/ISSN/2709-8192

les jachères de 5 à 10 ans et très faible pour les sols témoins (Figure 2). Il n'y a pas de différence significative entre les trois espèces pionnières étudiées mais c'est l'âge de jachère qui indique le gradient d'activité microbienne du sol.

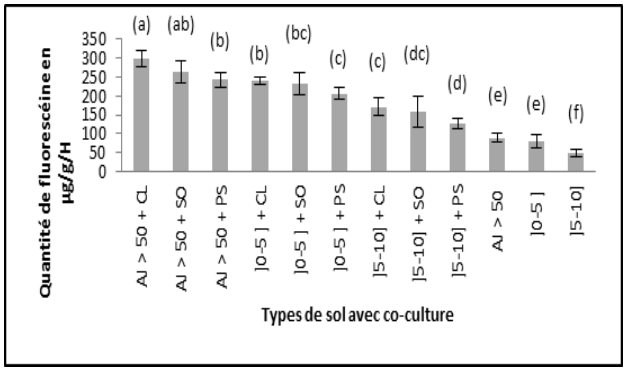


Figure 2. Activité microbienne globale des sols. *Les moyennes repérées par une même lettre représentent les groupes statistiquement homogènes au seuil de probabilité de 0,05 d'après le test de Neman-Keuls.*

Activité des phosphatases microbiennes du sol

L'activité enzymatique en milieu acide et alcalin du sol traité avec des espèces pionnières facilitatrices est significativement très élevée pour le sol des forêts secondaires, élevée pour le sol des jeunes jachères de 0 à 5 ans, moyenne pour les jachères de 5 à 10 ans et faible pour les sols témoins (Figure 3). Il n'y a pas de différence significative entre les trois espèces pionnières étudiées mais c'est l'âge de jachère qui indique le gradient d'activité des phosphatases microbiennes du sol.

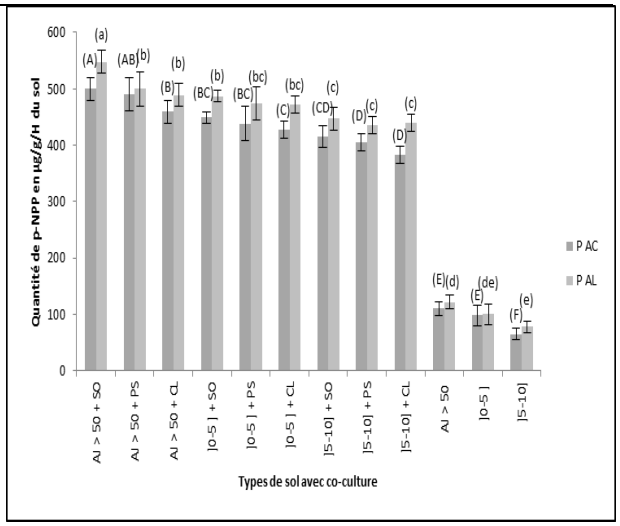
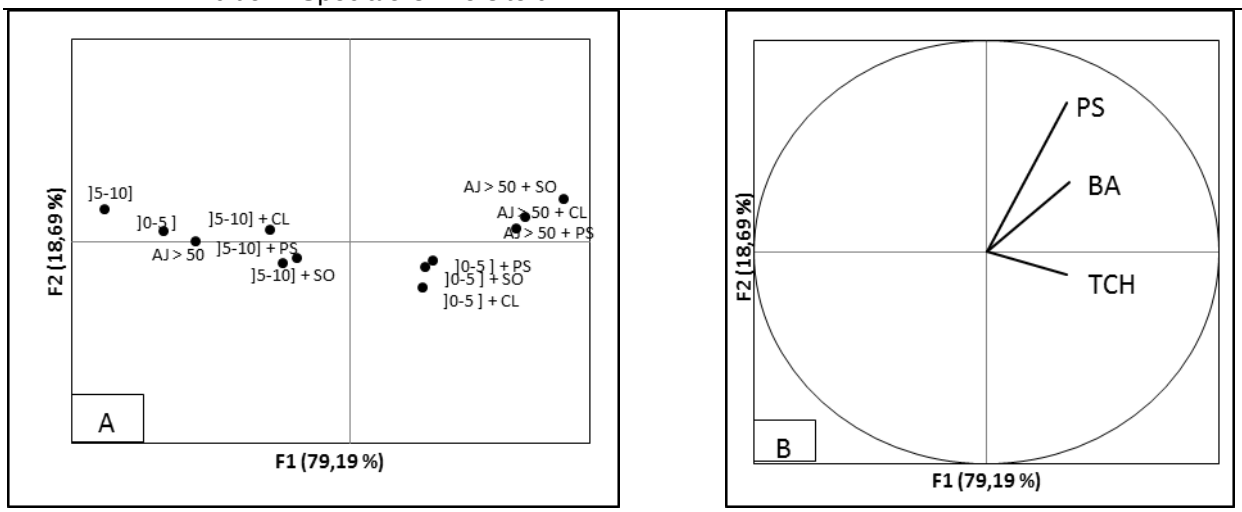


Figure 3. Activité enzymatique en milieu acide et alcaline. P AC : Phosphatase acide, PAL : Phosphatase alcaline. *Les moyennes repérées par une même lettre représentent les groupes statistiquement homogènes au seuil de probabilité de 0,05 d'après le test de Neman-Keuls.*

Effet des espèces pionnières facilitatrices sur l'espèce forestière autochtone

L'ACP a été utilisée pour détecter les relations entre les types de sol traités ou non avec les espèces pionnières et le pourcentage de survie (PS), la biomasse aérienne (BA) et la longueur totale(TCH) des jeunes plants de *T. leucocarpa* (Figure 4). Le premier axe factoriel F1 (79,19 %) sépare (i) les types de sol forestier secondaire (AJ>50) et sol des jeunes jachères (0 à 5 ans) traités avec des espèces pionnières (*Solanum torvum*, *Psiadia altissima* et *Clidemia hirta*), en abscisse positive, qui sont caractérisés par des valeurs élevées de BA, TCH et PS de *T. leucocarpa* et (ii) les types de sol des jachères de 5 à 10 ans avec traitement des espèces pionnières et les sols témoin en abscisse négative caractérisés par des valeurs faibles de BA, TCH et PS de *T. leucocarpa*.

ISSN : 2709-8192_ https://portal.issn.org/resource/ISSN/2709-8192



Figures 4 A et B. Relation entre les types de sol traités ou non avec les espèces pionnières facilitatrices, **BA :** biomasse aérienne, **TCH :** taux de croissance relatif en hauteur et **PS** : pourcentage de survie de *T. leucocarpa*. AJ > 50 : sol sous forêt secondaire (âge de jachère supérieure à 50 ans) ;]0-5] : sol sous jachères de 0 à 5 ans ;]5-10] : sol sous jachères de 5 à 10 ans ; + SO : Traitement avec *Solanum torvum ;* + PS : Traitement avec *Psiadia altissima ;* + CL : Traitement avec *Clidemia hirta* ; Témoin : sans traitement avec l'espèce pionnière.

L'ACP a révélé que les sols forestiers et les sols des vieilles jachères influencés par les espèces pionnières montrent un pourcentage de survie, une valeur de biomasse aérienne et une hauteur de *T. leucocarpa* élevés par rapport aux témoins (Figure 4 A et B). Les sols de forêts secondaires et les sols des jeunes jachères possèdent des conditions abiotiques stables. Après le traitement du sol avec les espèces pionnières facilitatrices, ces conditions abiotiques s'améliorent plus pour les sols forestiers et les sols des jeunes jachères que les sols des vieilles jachères et les sans espèces pionnières.

Effet du traitement des espèces pionnières facilitatrices sur les différents types de sol

Les trois espèces pionnières facilitatrices utilisées permettent d'augmenter le pourcentage de survie, la biomasse aérienne et le taux de croissance relatif en hauteur de l'espèce autochtone cible (Tableau 1 ; $p < 0,001$). Il n'y a pas trop de différence significative pour les trois espèces pionnières étudiées mais c'est l'âge de jachère caractérisant le type de sol qui impacte le développement de l'espèce autochtone étudiée.

Tableau 1. Effet du traitement avec différentes espèces pionnières facilitatrices sur les caractéristiques de l'espèce autochtone *Tricalysia leucocarpa.* + SO : Traitement avec *Solanum torvum ;* + PS : Traitement avec *Psiadia altissima ;* + CL : Traitement avec *Clidemia hirta* ; Témoin : sans traitement avec l'espèce pionnière.

	Tricalysia leucocarpa		
Type de sol	Biomasse (g)	Hauteur (cm)	PS (%)
AJ > 50 + SO	2,5 ± 0,2 (a)	18,33 ± 2 (a)	100 ± 8 (a)
AJ > 50 + CL	2,36 ± 0,3 (ab)	14 ± 2 (b)	100 ± 7 (a)
AJ > 50 + PS	2,2 ± 0,2 (ab)	16 ± 3 (ab)	100 ± 6 (a)
]0-5] + SO	1,93 ± 0,1 (b)	13,66 ± 1 (b)	96 ± 7 (a)
]0-5] + CL	1,86 ± 0,2 (bc)	11,66 ± 2 (bc)	89 ± 4 (b)
]0-5] + PS	1,76 ± 0,2 (bc)	12,66 ± 1 (b)	97 ± 4 (a)
]5-10] + SO	1,27 ± 0,3 (bc)	11 ± 2 (bc)	65 ± 12 (b)
]5-10] + PS	1,24 ± 0,2 (bc)	10,66 ± (2)	58 ± 9 (bc)
]5-10] + CL	0,93 ± 0,2 (c)	8,66 ± 2 (c)	54 ± 7 (bc)
AJ > 50	0,5 ± 0,2 (d)	7,66 ± 2 (c)	45 ± 5 (c)
]0-5]	0,4 ± 0,3 (d)	4,66 ± 1 (d)	39 ± 4 (c)
]5-10]	0,05 ± 0,1 (e)	2,5 ± 1 (e)	18 ± 8 (d)
p-value	<0,001	<0,001	<0,001

Les moyennes dans les colonnes repérées par une même lettre représentent les groupes statistiquement homogènes au seuil de probabilité de 0,05 d'après le test de Neman-Keuls.

ISSN : 2709-8192_ https://portal.issn.org/resource/ISSN/2709-8192

Corrélation entre la biomasse aérienne et la hauteur de l'espèce forestière autochtone

Une corrélation positive (R^2 = 0,93) a été obtenue entre la biomasse aérienne et la hauteur de l'espèce cible : *T. leucocarpa* (Figure 5). Cette corrélation démontre le développement de la plante étudiée.

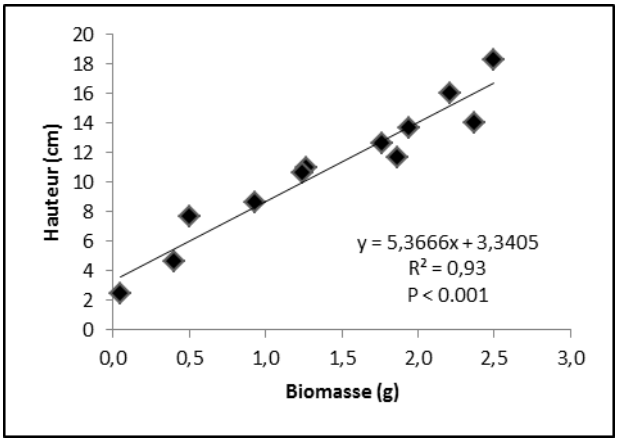


Figure 5. Corrélation entre la biomasse aérienne et la hauteur de l'espèce cible (*T. leucocarpa*)

Discussion

Cette étude vise à évaluer l'effet de l'établissement des espèces pionnières facilitatrices sur l'amélioration de la survie de jeunes plants de *T. leucocarpa* en pépinière. Nos résultats ont montré que les trois espèces pionnières utilisées jouent un rôle important dans l'amélioration du pourcentage de survie et le développement de *T. leucocarpa* et l'âge de jachère indique le gradient des activités microbiennes et enzymatiques du sol.

Effet des espèces pionnières facilitatrices sur l'espèce forestière autochtone

La pertinence de cette étude est d'expliquer en partie la capacité des trois espèces pionnières (*Solanum torvum*, *Psiadia altissima* et *Clidemia hirta*) à améliorer le taux de survie de *T. leucocarpa* et de faciliter l'installation de cette dernière sur des sols dégradés. Sur ce sujet, des effets positifs des espèces pionnières sur *T. leucocarpa* ont été notés, ce qui signifie qu'il n'y a pas de différence significative pour les traitements du sol avec ces trois espèces pionnières facilitatrices mais c'est l'âge de jachère qui indique les activités microbiennes et enzymatiques du sol (Figure 2 et 3). Ces espèces pionnières facilitatrices peuvent assurer la facilitation et l'installation de l'espèce *T. leucocarpa* même dans un milieu dégradé (faible matière minérale). Nos résultats corroborent avec les trois processus qui sont fréquemment rapportés dans la littérature: (i) la facilitation est un processus répandu dans des environnements difficiles (Flores & Jurado, 2003; He et al., 2013; Soliveres & Maestre, 2014); (ii) Les résultats d'interaction spécifiques à l'espèce sont courants pour les sols dégradés (Landero & Valiente-Banuet, 2010 ; Wright et al., 2014 ; Paterno et al., 2016) et (iii) les effets positifs des espèces pionnières facilitatrices sont plus palpables sur la survie que sur la croissance de l'espèce cible (Ganade & Brown, 2002 ; Gómez-Aparicio, 2009 ; Bertoncello et al., 2016). Cette étude a montré que les trois espèces pionnières utilisées (*Solanum torvum*, *Psiadia altissima* et *Clidemia hirta*) fonctionnent comme des «facilitateurs biologiques», colonisant initialement le sol nu et modifiant les activités microbiennes globales et activités des phosphatases microbiennes dans le sol (Figure 2 et 3) et ce sont les sols influencés par les espèces pionnières montrent un pourcentage de survie, de valeur de biomasse aérienne et de hauteur de *T. Leucocarpa* élevés par rapport aux sols sans traitements (Figure 4 A et B). Soliveres et Maestre (2014) confirment que les espèces pionnières facilitatrices peuvent améliorer la qualité des sols dégradés. Les espèces pionnières facilitatrices

ISSN : 2709-8192_ https://portal.issn.org/resource/ISSN/2709-8192

peuvent également intervenir dans l'amélioration du pourcentage de survie, de la croissance en hauteur, et de la biomasse aérienne de l'espèce cible (Tableau 1 ; $p < 0,001$). Ces résultats sont confirmés par d'autres auteurs en précisant que la facilitation se produit lorsqu'une espèce végétale, appelée « pionnière », peut améliorer la survie et/ou la croissance d'une autre espèce « cible », en élargissant sa niche réalisée (Soliveres et al., 2011), en améliorant les conditions abiotiques (Jankju, 2013) ou en améliorant la disponibilité des ressources (Zou et al., 2005).

Amélioration de la survie et la croissance de l'espèce cible

Les trois espèces pionnières facilitatrices utilisées jouent un rôle non négligeable dans l'amélioration du pourcentage de survie, de la biomasse aérienne et le taux de croissance en hauteur de plante cible mais ce sont l'âge de jachère qui indique le gradient des paramètres microbiologique du sol (Tableau 1 ; $p < 0,001$). Ces résultats concordent avec ceux d'autres études qui ont montré que la présence de plantes pionnières facilite l'établissement d'autres espèces (Castro et al., 2004 ; Rens et al., 2008 ; Siles et al., 2008 ; Reis et al., 2010). Des études antérieures sur les effets des plantes pionnières facilitatrices ont révélé que l'effet des espèces pionnières sur leurs communautés associées était positif et relativement homogène (Cavieres et al., 2014 ; Kikvidze et al., 2015). De même, nos résultats ont montré que même si les espèces pionnières facilitatrices étudiées peuvent améliorer la forme de vie de l'espèce forestière autochtone cible, ces espèces pionnières peuvent générer des résultats différents en termes d'interactions plante-plante sur des types de sols différents (Figure 2 et 3). Cela corrobore les résultats d'une étude récente avec deux espèces pionnières facilitatrices différentes (Anthelme et al., 2017), qui ont montré des différences en matière de facilitation directe. Le développement de la plante étudiée a été démontré par la corrélation positive ($R^2 = 0,93$) (Figure 5). Cette corrélation positive entre la biomasse aérienne et la hauteur de l'espèce cible corrobore les résultats de Catchpole & Wheeler (1992) et Muukkonen et al., (2006) qui stipulent que la hauteur de la plante est positivement corrélée avec la biomasse aérienne et celui de Callaway (2007) qui affirme que les espèces de plantes pionnières facilitatrices génèrent des conditions favorables à l'établissement et au développement d'autres espèces.

Implication dans la restauration écologique

Nos résultats indiquent que la réhabilitation du sol des zones forestières fortement dégradées déclenche un processus d'amélioration de la qualité de sol strictement lente sur le sol sans traitement des espèces pionnières facilitatrices et strictement rapide pour le sol avec traitement des espèces pionnières facilitatrices (Figure 2, 3, 4 A et 4 B). Parmi les interactions biotiques impliquées dans ce processus, il a été démontré que les interactions positives jouent un rôle central dans la structuration des communautés végétales (Bruno et al., 2003 ; Michalet et al., 2006 ; Brooker et al., 2008 ; Cavieres et al., 2016), dans le maintien des fonctions des écosystèmes (Cardinale et al., 2002 ; Kéfi et al., 2007b ; Kéfi et al., 2016) et dans la biodiversité à l'échelle de l'évolution (Valiente-Banuet & Verdú, 2007). D'autres études ont montré que les plantes pionnières facilitatrices peuvent modifier les propriétés physico-chimiques du sol (Norisada et al., 2005 ; Rens et al., 2008). L'effet bénéfique de la facilitation plante-plante créé par les espèces pionnières constitue une des bases fondamentales pour la restauration

ISSN : 2709-8192_ https://portal.issn.org/resource/ISSN/2709-8192

écologique dans le fragment forestier de Vohilahy. Plusieurs études de restauration écologique ont montré que les plantes pionnières ont le potentiel de faciliter la récupération de la végétation dans les écosystèmes dégradés (Castro et al., 2004 ; Padilla & Pugnaire, 2006 ; Raf, 2006 ; Rens et al., 2008). D'autres études sur la végétation naturelle ont également montré une association positive entre des espèces forestières autochtones et des plantes pionnières facilitatrices (García et al., 2000 ; Castro et al., 2004). Simons & Allsopp (2007) ont rapporté que les semis transplantés sous espèces pionnières facilitatrices présentaient des taux de survie plus élevés. Plusieurs études ont déjà confirmé que les plantes pionnières facilitatrices peuvent améliorer la fertilité et la structure du sol (Rens et al., 2008 ; Sharma & Sharma, 2013 ; Buba, 2015). Nos résultats suggèrent alors que l'établissement de ces plantes pionnières facilitatrices peuvent favoriser le recrutement et l'installation des plantes forestières autochtones de Madagascar. McIntire & Fajardo (2014) et Soliveres et Maestre (2014) confirment que les espèces pionnières facilitatrices jouent un rôle important dans la structuration des communautés végétales à l'échelle mondiale.

Conclusion

Cette étude a montré que les paramètres microbiologiques des trois types de sol forestier à différents stade de la jachère s'améliorent par rapport au traitement du sol sans espèces pionnières facilitatrices. L'amélioration des caractéristiques microbiologique des sols traités avec ces trois plantes pionnières facilitatrices indique que ces dernières jouent un rôle clé dans la récupération microbiologique du sol et dans la croissance de l'espèce cible et par conséquent qu'elles pourraient être utilisées dans des programmes de restauration. Les plantes pionnières facilitatrices étudiées ont amélioré les conditions favorables à l'établissement et au développement de l'espèce cible (*T. leucocarpa*). Ces résultats peuvent être utilisés comme une connaissance de base pour un programme de restauration écologique du fragment forestier de Vohilahy. D'autres voies de recherche s'ouvrent suite à cette étude sur d'autres espèces pionnières facilitatrices et sur les interactions avec d'autres plantes autochtones cibles, afin de diversifier la palette des espèces recommandables pour une restauration écologique.

Remerciements

Nous tenons à remercier le projet **JEAI-EXPLORE** (Jeunes Equipes Associées à l'IRD-Exploitation et Régénération des Forêt Malgaches) pour son soutien financier pendant toutes les activités de terrain, l'Institut Supérieur de Sciences, Environnement et Développement Durable, Toamasina (ISSEDD) pour son soutien pédagogique et le Centre National de Recherche sur l'Environnement (CNRE) pour son soutien en matériel.

Références bibliographiques

Alef, K. (1998). Estimation of the hydrolysis of fluorescein diacetate. In K. Alef and P. Nannipieri (Eds). Methods in applied soil microbiology and biochemestry. Academic Press, London pp 232 – 233.

Allan, J.D. (2004). Landscapes and riverscapes: the influence of land use on stream ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, **35**: 257–284.

Anthelme, F., R.I. Meneses, N.N.H. Valero, P. Pozo, O. Dangles, (2017). Fine nurse variations explain discrepancies in the stress-interaction relationship in alpine regions. *Oikos*, **126**: 1173–1183.

Baohanta, R.H., J. Thioulouse, H. Ramanankierana, Y.Prin, (2012). Restoring native forest ecosystems after exotic tree plantation in Madagascar: combination of the local ectotrophic species Leptolenabojeriana and Uapacabojeri mitigates the negative influence of the exotic species Eucalyptus camaldulensis and Pinuspatula. *Biological Invasions*, **14***(11)*: 2407-2421.

Bertoncello, R., A. Oliveira, K. Hool, A.M.Z. Martini, (2016). Cluster planting facilitates survival but not growth in early development of restored tropical forest. *Basic and Applied Ecology*, **17**: 489–496.

Brooker, R.W., F.T. Maestre, R.M. Callaway, C.L. Lortie, L.A. Cavieres, G. Kunstler, R. Michalet, (2008). Facilitation in plant communities: The past, the

ISSN : 2709-8192_ https://portal.issn.org/resource/ISSN/2709-8192

present, and the future. *Journal of Ecology*, **96***(1)*: 18–34.

Brudvig, L.A. (2011). The restoration of biodiversity: where has research been and where does it need to go? *American Journal of Botany*, **98**: 549–558.

Bruno, J.F., J.J. Stachowicz, M.D. Bertness, (2003). Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology and Evolution*, **18** *(3)*: 119–125.

Buba, T. (2015). Impacts of different tree species of different sizes on spatial distribution of herbaceous plants in the Nigerian Guinea savannah ecological zone. *Journal of Agriculture and Ecology Research International*, **4***(4)*: 151–165.

Callaway, R.M. (2007). Positive Interactions and Interdependence in Plant Communities. Springer, Berlin.

Cardinale, B.J., M.A. Palmer, S.L. Collins, (2002). Species diversity enhances ecosystem functioning through interspecific facilitation. *Nature*, **415** *(6870)*: 426–429.

Castro, J., R. Zamora, J.A. Hódar, J.M. Gómez, L. Gómez-Aparicio, (2004). Benefits of using shrubs as nurse plants for reforestation in Mediterranean mountains: A 4-year study. *Restoration Ecology*, **12**: 352–358.

Catchpole, W.R., C.J. Wheeler, (1992). Estimating plant biomass: A review of techniques. *Australian Journal of Ecology*, **17** *(2)*: 121–131.

Cavieres, L.A., R.W. Brooker, B.J. Butterfield, B.J. Cook, Z. Kikvidze, C.J. Lortie, R.M. Callaway, (2014). Facilitative plant interactions and climate simultaneously drive alpine plant diversity. *Ecology Letters*, **17** *(2)*: 193–202.

Cavieres, L.A., C. Hernández-Fuentes, A. Sierra-Almeida, Z. Kikvidze, (2016). Facilitation among plants as an insurance policy for diversity in Alpine communities. *Functional Ecology*, **30** *(1)*: 52–59.

Chevalier A. (1938). Sur quelques Faux Caféiers d'Afrique tropicale. *Journal d'agriculture traditionnelle et de botanique appliquée,* **202** : 413-419.

De Villiers, A.J., M.W. Van Rooyen, G.K. Theron, (2001). The role of facilitation in seedling recruitment and survival patterns, in the Strandveld Succulent Karoo, South Africa. *Journal of Arid Environments*, **49**: 809-821.

Flores, J., E. Jurado, (2003). Are nurse-protégé interactions more common among plants from arid environments? *Journal of Vegetation Science*, **14**: 911–916.

Ganade, G., V.K. Brown, (2002). Succession in old pastures of central Amazonia: Role of soil fertility and plant litter. *Ecology*, **83**: 743–754.

García, D., R. Zamora, J.A. Hódar, J.M. Gómez, J. Castro, (2000). Yew (TaxusbaccataL.) regeneration is facilitated by fleshy-fruited shrubs in Mediterranean environments. *Biological Conservation*, **95**: 31–38.

Gómez-Aparicio, L. (2009). The role of plant interactions in the restoration of degraded ecosystems: A meta-analysis across life-forms and ecosystems. *Journal of Ecology*, **97**: 1202–1214.

He, Q., M.D. Bertness, A.H. Altieri, (2013). Global shifts towards positive species interactions with increasing environmental stress. *Ecology Letters*, **16**: 695–706.

Hermy, M., K. Verheyen, (2007). Legacies of the past in the present-day forest biodiversity: a review of past land-use effects on forest plant species composition and diversity. *Ecological Research*, **22**: 361–371.

Jankju, M. (2013). Role of nurse shrubs in restoration of an arid rangeland: Effects of microclimate on grass establishment. *Journal of Arid Environments*, **89**: 103–109.

Kéfi, S., M. Holmgren, M. Scheffer, (2016). When can positive interactions cause alternative stable states in ecosystems? *Functional Ecology*, **30** *(1)*: 88–97.

Kéfi, S., M. Rietkerk, M. Van Baalen, M. Loreau, (2007b). Local facilitation, bistability and transitions in arid ecosystems. *Theoretical Population Biology*, **71** *(3)*: 367–379.

Kikvidze, Z., R.W. Brooker, B.J. Butterfield, R.M. Callaway, L.A. Cavieres, B.J. Cook, C. Schöb, (2015). The effects of foundation species on community assembly: A global study on alpine cushion plant communities. *Ecology*, **96** *(8)*: 2064–2069.

Landero, J.P.C., A. Valiente-Banuet, (2010). Species-specificity of nurse plants for the establishment, survivorship, and growth of a columnar cactus. *American Journal of Botany*, **97**: 1289–1295.

McIntire, E.J.B., A. Fajardo, (2014). Facilitation as a ubiquitous driver of biodiversity. *New Phytologist*, **201**: 403–416.

Michalet, R., R.W. Brooker, L.A. Cavieres, Z. Kikvidze, C.J. Lortie, F.I. Pugnaire, R.M. Callaway, (2006). Do biotic interactions shape both sides of the humped-back model of species richness in plant communities? *Ecology Letters*, **9** *(7)*: 767–773.

Milbrandt, E.C., M.N. Tinsley, (2006). The role of saltwort (Batis maritima L.) in regeneration of degraded mangrove forests. *Hydrobiologia*, **568**: 369–377.

Muukkonen, P., R. Makipaa, R. Laiho, K. Minkkinen, H. Vasander, L. Finér, (2006). Relationship between biomass and percentage cover in understorey vegetation of boreal coniferous forests. *Silva Fennica*, **40** *(2)*: 231–245.

Norisada, M., G. Hitsuma, K. Kuroda, Y. Yamanoshita, M. Masumori, T. Tange, K. Kojima, (2005). Acacia mangium, a nurse tree candidate for reforestation on degraded sandy soils in the Malay Peninsula. *Forest Science*, **51***(5)*: 498–510.

Padilla, F.M., F.I. Pugnaire, (2006). The role of nurse plants in the restoration of degraded environments. *Frontiers in Ecology and the Environment*, **4**: 196–202.

Parmesan, C., G. Yohe, (2003). A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. **Nature**, **421**: 37–42.

Paterno, G., F.J. Siqueira, G. Ganade, (2016). Species-specific facilitation, ontogenetic shifts and consequences for plant community succession. *Journal of Vegetation Science*, **27**: 606–615.

Raf, A. (2006). Restoring dry Afromontane forest using bird and nurse plant effects: Direct sowing of Olea europaeassp. cuspidata seeds. *Forest Ecology and Management*, **230**: 23–31.

Ramanankierana, H., H. Randriambanona, R.H. Baohanta, A. Sanon, D.M. Andrianandrasana, (2014). Communautés mycorhiziennes : structure et fonctionnement selon L'état de dégradation des écosystèmes forestiers du haut plateau et de la Région Est de Madagascar. *In* R. Duponnois, M.

ISSN : 2709-8192_ https://portal.issn.org/resource/ISSN/2709-8192

Hafidi, I. Ndoye, H. Ramanankierana, A.M. Bâ, (eds). *Des champignons symbiotiques contre la désertification*, pp 412-511.

Reis, A., F.C. Bechara, D.R. Tres, (2010). Nucleation in tropical ecological restoration. *Scientia Agricola*, **67**: 244–250.

Rens, H., L. Yang, N. Liu, (2008). Nurse plant theory and its application in ecological restoration in lower subtropics of China. *Progress in Natural Science*, **18**: 137–142.

Ruwanza, S., C.F. Musil, K.J. Esler, (2012). Sucrose application is ineffectual as a restoration aid in a transformed southern African lowland fynbos ecosystem. South+A1443. *African Journal of Botany*, **80**: 1–8.

Sharma, B., K. Sharma, (2013). Influence of various dominant trees on phytosociology of understory herbaceous vegetation. *Recent Research in Science and Technology*, **5**: 41–45.

Sheley, R.L., J.J. James, E.C. Bard, (2009). Augmentative restoration: Repairing damaged ecological processes during restoration of heterogeneous environments. *Invasive Plant Science and Management*, **2**: 10–21.

Siles, G., P.J. Rey, J.M. Alcántara, J.M. Ramírez, (2008). Assessing the long-term contribution of nurse plants to restoration of Mediterranean forests through Markovian models. *Journal of Applied Ecology*, **45**: 1790–1798.

Simons, L., N. Allsopp, (2007). Rehabilitation of rangelands in Paulshoek, Namaqualand: Understanding vegetation change using biophysical manipulations. *Journal of Arid Environments*, **70**: 755–766.

Soliveres, S., D.J. Eldridge, F.T. Maestre, M.A. Bowker, M. Tighe, A. Escudero, (2011). Microhabitat amelioration and reduced competition among understory plants as drivers of facilitation across environmental gradients: Towards a unifying framework. Perspectives in Plant Ecology, *Evolution and Systematics*, **13**: 247–258.

Soliveres, S., F.T. Maestre, (2014). Plant-plant interactions, environmental gradients and plant diversity: A global synthesis of community-level studies. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **16:** 154–163.

Sovu, P.S., M. Tigabu, P.C. Odén, (2010). Restoration of former grazing lands in the highlands of Laos using direct seeding of four native tree species: Seedling establishment and growth performance. *Mountain Research and Development*, **30**: 232–243.

Tabatabai, M.A (1982). Assay of enzymes in soil. In A.L. Page (eds.). Methods of soil analysis. American society agronomy and soil science society of American journal, Madison, (WI), **Vol. 2**: 922-947.

Tranchefort, J. (1974). *La régression. Application à l'agronomie*. ITCF, Paris. 178p.

Tscharntke, T. A.M., Klein, A. Kruess, I. Steffan-Dewenter, C. Thies, (2005). Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity - ecosystem service management. *Ecology Letters*, **8**: 857–874.

Valiente-Banuet, A., M. Verdú, (2007). Facilitation can increase the phylogenetic diversity of plant communities. *Ecology Letters*, **10** *(11)*: 1029–1036.

Van der Vyver, M.L., R.M. Cowling, E.E. Campbell, M. Difford, (2012). Active restoration of woody canopy dominants in degraded South African semi-arid thicket is neither ecologically nor economically feasible. *Applied Vegetation Science*, **15**: 26–34.

Vellend, M., K. Verheyen, K.M. Flinn, H. Jacquemyn, A. Kolb, H. Van Calster, (2007). Homogenization of forest plant communities and weakening of species-environment relationships via agricultural land use. *Journal of Ecology*, **95**: 565–573.

Wright, A., S. Schnitzer, P. Reich, (2014). Living close to your neighbors: The importance of both competition and facilitation in plant communities. *Ecology*, **95**: 2213–223.

Zhao, Y., C. Tong, J. Jiang, (2007).Hedgehog regulates smoothened activity by inducing a conformational switch. *Nature*, **450** *(7167)*: 252-258

Zou, C.B., P.W. Barnes, S. Archer, C.R. McMurtry, (2005). Soil moisture redistribution as a mechanism of facilitation in savanna tree-shrub clusters. *Oecologia*, **145**: 32–40.

ISSN : 2709-8192_ https://portal.issn.org/resource/ISSN/2709-8192