

Diverses options sont actuellement proposées pour conserver la biodiversité des écosystèmes naturels et essayer de réduire les pressions sur les ressources naturelles, notamment sur les écosystèmes forestiers. Parmi ces options, l'adoption de pratiques agricoles durables qui visent le maintien des fonctions écologiques primaires, peuvent être des alternatives pour réduire les pressions sur la forêt. De telles pratiques, comme l'agroforesterie qui concilie à la fois cultures annuelles et cultures pérennes avec des arbres, rendent des services écosystémiques analogues à ceux des écosystèmes forestiers. Elles procurent à la population de la nourriture, mais également bien d'autres bienfaits comme la régulation progressive et continue de l'eau, la fourniture du bois et le maintien d'une agro-biodiversité. Ces pratiques s'adaptent également au changement climatique de différentes manières : par le maintien de la matière organique dans le sol qui constitue une réserve de nutriments pour la plante ; par une couverture du sol via les différents étages de végétation et les restitutions de litière qu'ils procurent au sol lesquelles peuvent pallier aux variations d'humidité ; par la limitation des pertes par érosion et de dégradation des terres qui en découle en cas de fortes pluies... De plus, cette rétention de matière organique dans le sol, contribue à la réduction des émissions de Gaz à Effet de Serre (GES) par la séquestration du carbone atmosphérique dans le sol ou dans la plante. La quantification de ces services est toutefois nécessaire et fait ainsi l'objet d'études scientifiques effectuées dans le cadre de la REDD+ (Réduction des Emissions de gaz à effet de serre issus de la Déforestation et de la Dégradation des Forêts). Différents résultats sont présentés dans le chapitre du collectif « CARBONE » : « **A la recherche de systèmes durables et résilients : cas des systèmes agroécologiques de la région Est de Madagascar** ».

Espérons que les conclusions prometteuses de ces travaux de recherche trouveront leur application.



Vers une compréhension des relations entre les baobabs et quelques éléments des écosystèmes forestiers de l'ouest de Madagascar : pollinisateurs, disperseurs et prédateurs

Towards a better understanding of relations between baobabs and some forest ecosystem key elements of the West part of Madagascar: pollinators, dispersers and predators

S. ANDRIANTSALAZA^{1,2}
 E. N. RASOAMANANA^{1,2}
 O. RAZANAMARO^{1,2}
 C. ELGOYEN³
 J. M. LEONG POCK TSY²
 P. RAMAVOVOLOLONA^{1,2}
 B. RAKOUTH^{1,2}
 E. ROGER¹
 P. DANTHU^{2,4,5}

(1) Département de Biologie et Ecologie végétales, Université d'Antananarivo, BP 906, 101 Antananarivo, Madagascar

(2) DP Forêts et Biodiversité, BP 853, 101 Antananarivo, Madagascar

(3) Université Paris-Est Créteil, 61 avenue du Général de Gaulle, 94010 Créteil cedex, France

(4) CIRAD, DGDRS, Campus de Lavalette, 34398 Montpellier cedex 5, France

(5) CIRAD, Direction régionale à Madagascar, BP 853, 101 Antananarivo, Madagascar



Résumé

Pour compléter les connaissances scientifiques permettant de poser les bases d'une gestion durable des baobabs malgaches et des écosystèmes qui les abritent, le projet EcoBao (Ecosystème Baobab) a développé un ensemble d'études afin de préciser certaines interactions entre les baobabs et les autres éléments de leurs écosystèmes. Un focus a été fait sur les pollinisateurs, les disperseurs de graines et les prédateurs des jeunes plants. Nos résultats montrent que les baobabs sont pollinisés par les chauves-souris, les abeilles ou les microcèbes. Mais les principaux pollinisateurs sont des papillons de nuit de la famille des sphingidae. Les sphinx sont adaptés à chaque espèce de baobab : la cohorte des pollinisateurs visitant les baobabs de la section des Brevitubae est différente de celle visitant les Longitubae. Soixante-quatre composés, principalement aromatiques chez les Longitubae et aliphatiques chez les Brevitubae, ont été identifiés dans le parfum des fleurs des baobabs. Nos résultats portant sur la dispersion des graines montrent que la mégafaune disparue (tortues géantes) ou actuelle (grand bétail) a été (ou est) apte à assurer une dissémination des graines. La dispersion par hydrochorie des graines est également efficace, et peut expliquer la concentration spatiale à proximité des points d'eau de nombreux baobabs. L'importance des filtres environnementaux sur la distribution spatiale et sur la régénération naturelle des baobabs a également été mise en exergue. Enfin, des résultats préliminaires montrent que les achatines peuvent avoir une action prédatrice sur les jeunes plants de baobab et donc avoir un effet négatif sur leur régénération.

Abstract

Project EcoBao (Ecosystème Baobab) has developed a set of studies specifying a number of interacting factors between baobabs and other aspects of their ecosystems, thus complementing the scientific knowledge which enables the basis to be determined for the sustainable management of Malagasy baobabs and the ecosystems they occupy. These studies concentrate on the pollinators, the seed dispersers and the predators of young baobab plants. Our results show that baobabs are pollinated by bats, bees and mouse lemurs. However, the main pollinators are night moths of the Sphingidae family. Sphinx moths are adapted to each of the baobab species. The cohort of pollinators that visits baobabs of the Brevitubae section differ from that which visits the Longitubae. Sixty-four components have been identified in the floral fragrances of the baobab, predominately aromatic in the Longitubae section and aliphatic in the Brevitubae. Our results from studies of seed dispersal show that megafauna, such as the extinct giant tortoise, was capable, and in the case of large cattle, still is capable of ensuring the dissemination of seed. Dispersal of seed by hydrochory is also effective, which explains the spacial distribution of baobabs close to sites of water. The importance of environmental filters on the spacial distribution and on the natural regeneration of baobabs has also been highlighted. Finally, preliminary results show that land snails of the Achatinidae family may also exert a predatory action on young baobab plants, consequently impeding their regeneration.

Introduction

La conservation de la biodiversité et la gestion des ressources naturelles dans un contexte de changement global et en particulier climatique représentent un champ d'intervention où se développent les interactions entre politique et recherche. Ce dialogue doit être nourri des connaissances scientifiques.

Or, il existe à Madagascar, pourtant l'un des hotspots de la biodiversité mondiale (Myers *et al.*, 2000), un déficit de connaissances important sur l'état actuel de l'environnement, ses dynamiques, la place et l'impact des sociétés humaines dans et sur l'environnement. Malgré des travaux importants (Goodman & Benstead, 2005), le relatif vide scientifique concernant le fonctionnement des écosystèmes malgaches a pour conséquence le développement de controverses quant à l'état des ressources, aux conséquences des changements globaux (liés aux actions anthropiques, déforestation, changement d'affectation des terres, changement climatique) (Kull, 2004 ; Pollini, 2011) et aux modalités de gestion à mettre en place pour concilier durablement conservation et usages des populations (Marie *et al.*, 2009).

C'est dans ce contexte qu'un consortium de chercheurs appartenant à l'Université d'Antananarivo et au CIRAD a, dans le cadre du projet PARRUR, développé un projet de recherches en faisant un focus sur les baobabs et les écosystèmes à baobabs de Madagascar. Ce projet dont l'acronyme est EcoBao (Ecosystème Baobab) a pour intitulé « Pour une gestion durable des ressources naturelles et une conservation de la biodiversité à Madagascar : étude de l'impact des sociétés humaines sur la dynamique et la production des écosystèmes forestiers. Cas des écosystèmes à baobabs ». Il a pour objet d'étudier, selon une approche holistique, heuristique et interdisciplinaire, l'interface systèmes sociaux/systèmes écologiques dans un contexte en rapide mutation caractérisé par une grande vulnérabilité des sociétés et une forte diversité biologique. Il s'agit de proposer aux décideurs et aux gestionnaires de la biodiversité malgache des indicateurs et des modèles (représentations) permettant d'appréhender les changements sociétaux et environnementaux passés et d'anticiper, voire de piloter, les évolutions futures.

Les baobabs (genre *Adansonia*, famille des Malvaceae) représentent un patrimoine biologique non négligeable de Madagascar. Six espèces sur les neuf actuellement connues dans le monde étant endémiques de l'île. Trois sections taxonomiques ont été identifiées d'après les caractères morphologiques et les marqueurs moléculaires : la section Brevitubae, la section Longitubae et la section *Adansonia* (Baum, 1995, Pettigrew *et al.*, 2012, Leong Pock Tsy *et al.*, 2013). Les six espèces endémiques malgaches appartiennent aux deux sections : Brevitubae et Longitubae. Trois de ces espèces (*A. grandidieri*, *A. perrieri* et *A. suarezensis*) sont classées « En Danger » et les trois autres (*A. Madagascarensis*, *A. za* et *A. rubrostipa*) sont classées « Quasi Menacés » (IUCN, 2015). Plusieurs causes peuvent expliquer ce classement : le faible recrutement des jeunes individus (Baum, 1995) ; la disparition des disperseurs de graines (Andriantsaralaza *et al.*, 2013), le déficit de régénération naturelle liée à un défaut de la pollinisation ou encore les prédatrices subies par les jeunes plants.

Le projet ECOBAO a essentiellement abordé trois interactions entre les baobabs et les autres éléments des écosystèmes :

- La pollinisation des baobabs avec plusieurs candidats pollinisateurs (chauve-souris, sphinx ou papillons nocturnes, lémuriniens) dont le rôle était mal connu ;
- La dispersion des graines avec de multiples candidats : des espèces autochtones et parfois disparues (tortues géantes, oiseau-éléphant du genre *Aepyornis*) ou introduites par l'Homme (zébu, chèvre) ;
- La prédation qui limite la régénération et le renouvellement des générations : le rôle des achatines qui semblent consommer et détruire des jeunes plants de baobab.



Pollinisation des baobabs malgaches

La pollinisation réalisée par les animaux est considérée comme une relation mutualiste entre la fleur et le pollinisateur (Castro *et al.*, 2013). Le pollinisateur visite la fleur pour satisfaire un besoin nutritionnel en prélevant du nectar et/ou du pollen. En retour, il offre à la plante la possibilité d'assurer sa reproduction en transportant le pollen sur le stigmate d'une autre fleur, assurant ainsi le brassage génétique et la fécondation. L'efficacité d'un pollinisateur dépend de sa capacité à déposer les pollens compatibles en quantité suffisante pour une fécondation (Spears, 1983).

Cette étude est focalisée sur la relation entre traits floraux, types des pollinisateurs et l'efficacité des pollinisateurs chez les baobabs malgaches.

Les objectifs sont de (i) identifier des traits morphologiques et biochimiques impliqués dans le mécanisme de la pollinisation ; (ii) déterminer la fréquence des visites des pollinisateurs et (iii) connaître la capacité des pollinisateurs, en particulier des sphinx à décharger les pollens en quantité suffisante sur le stigmate et ainsi permettre la fécondation des ovules et la production des graines.

PHÉNOLOGIE FLORALE DES ESPÈCES

La figure 1 montre que les périodes de floraison des six espèces de baobabs malgaches s'étalent généralement sur deux ou trois mois pour chaque espèce. Les quatre espèces de Longitubae fleurissent entre les mois d'octobre et avril (période qui inclut la saison des pluies). Un décalage de floraison est constaté entre les espèces même si certaines espèces ont des floraisons qui se chevauchent partiellement en particulier *A. perrieri* et *A. za*, *A. za* et *A. rubrostipa* et *A. za*, *A. rubrostipa* et *A. Madagascariensis*. Les deux espèces de la section des Brevitubae fleurissent de façon synchrone, entre mai et septembre, essentiellement durant la saison sèche.

L'anthèse, définie comme l'ouverture florale, est crépusculaire et nocturne chez les Brevitubae (17 h à 18 h 30) ; elle est nocturne chez les Longitubae (18 h 30 - 20 h). Sur un même arbre, les ouvertures florales s'étalent sur une période d'un mois environ. Chaque soir, en moyenne, une douzaine de fleurs s'épanouissent de façon synchrone : toutes les fleurs s'ouvrent dans un intervalle très réduit de temps, inférieur à trois minutes. Vingt-quatre heures après l'anthèse, les fleurs ne sont plus attractives pour les visiteurs. Les pétales commencent à changer de couleur. La chute de la corolle survient entre 2 et 6 jours après l'anthèse (Figure 2).

MORPHOLOGIE DES FLEURS DES BAOBABS

La couleur, la structure et la morphologie des fleurs donnent de bons critères de détermination des deux sections taxonomiques des baobabs. Les pétales chez les Brevitubae sont blancs alors qu'ils sont jaunes, rouges, orange chez les Longitubae.

La longueur du tube staminal (chez les baobabs, les filets des étamines sont en effet soudés à la base en un tube staminal plus ou moins long) est également différente entre les deux sections (Figures 3 et 4). Les Longitubae possèdent un long tube staminal (en moyenne 110 mm) et les Brevitubae possèdent un court tube staminal (en moyenne 15 mm). Les fleurs des Longitubae mesurent le double de celles des Brevitubae : les longueurs moyennes des sépales sont respectivement de 203,3 ± 2,8 mm et de 93,9 ± 1,2 mm ($P < 0,0001$).

La longueur du pistil (organe femelle) est supérieure à celle de l'étamine (organe mâle) avec une différence allant jusqu'à 25,7 mm chez *A. suarezensis* et 37,2 mm chez *A. perrieri*. Les fleurs de baobabs sont donc hercogames.

CARACTÉRISTIQUES DE L'ODEUR FLORALE

Soixante-quatre composés appartenant à quatre classes chimiques dont 11 terpènes, 30 aromatiques, 17 aliphatiques et 7 tiglates ont été identifiés dans les parfums des fleurs des baobabs.

Parmi ces composés, 39 d'entre eux permettent de caractériser les deux sections (Figure 5), en particulier :

- Le 2-phénylacétonitrile à structure aromatique, avec une proportion moyenne de 58,3 ± 22,2 %, est identifié chez toutes les espèces de Longitubae alors qu'il est absent chez les Brevitubae ;
- L'heptadec-8-ène, composé à structure aliphatique, est en proportion élevée chez les Brevitubae alors qu'il est absent chez les Longitubae ;
- Le butanoate de (Z)-hex-3-ényle est spécifique de la section des Longitubae ;
- 6-méthyl-hept-5-èn-2-one, le farnésol, géranyl acétone, benzaldéhyde, l'alcool benzylique, le nonan-2-one, l'acide dodecanoïque et le dodecanoate d'éthyle sont spécifiques de la section des Brevitubae.

CARACTÉRISTIQUES DU NECTAR

Le volume moyen de nectar produit varie selon la section. Il est significativement plus élevé chez les Brevitubae comparé aux Longitubae : 423,5 ± 29,02 µl contre 105,6 ± 7,3 µl par fleur.

Les glucides majeurs identifiés dans le nectar de baobabs sont le glucose, le fructose et le saccharose. Le nectar est riche en saccharose avec un ratio hexose/saccharose de 1,2. Seule, la teneur en fructose est significativement différente entre les deux sections : 39,1 ± 1,7 g/l pour les Brevitubae et de 32,3 ± 1,4 g/l pour les Longitubae.

LES VISITEURS ET LES POLLINISATEURS DES FLEURS DE BAOBABS

Quatorze espèces de visiteurs floraux des fleurs de baobabs ont été identifiées grâce à des observations nocturnes et diurnes. Les pollinisateurs légitimes des baobabs sont essentiellement des sphinx, des chauves-souris, des microcèbes et des abeilles. Les sphinx (papillon de nuit) sont les visiteurs les plus importants par leur richesse taxonomique et par leur fréquence de visite (Tableau 1, Figure 6). Les chauves-souris ne visitent que les Brevitubae. D'autres espèces animales notamment les colibris visitent illégalement les fleurs de baobabs sans toucher les organes reproducteurs : ce sont des « voleurs » de nectar.



EFFICACITÉ DES POLLINISATEURS

La Figure 7 montre que le nombre des grains de pollen déposés après une unique visite de sphinx est faible et n'est pas suffisant pour féconder les ovules chez *A. grandidieri* et entraîne un faible niveau de fécondation chez *A. Madagascariensis* et *A. rubrostipa*.

Cependant, le nombre d'ovules fécondés après une pollinisation libre n'est pas significativement différent de celui obtenu après une seule visite de sphinx dans les seuils statistiques fixés, même si tendanciellement, il apparaît que la pollinisation libre aboutit à un nombre d'ovules fécondés globalement supérieur. Aucune fécondation n'est obtenue chez les témoins (individus émasculés et non visités).

Tableau 1 : Visiteurs floraux des baobabs malgaches, les récompenses qu'ils recherchent et le type d'interaction qu'ils entretiennent avec les baobabs

Groupes des visiteurs	Espèces visiteuses	Besoin alimentaire	Espèces visitées	Classification
Abeilles	<i>Apis mellifera</i>	Pollenivore	Longitubae, Brevitubae	Visiteur légitime
Chauves-souris	<i>Pteropus rufus</i>	Nectarivore, frugivore	Brevitubae	Visiteur légitime
Colibris	<i>Nectarina souimanga</i>	Nectarivore	Longitubae, Brevitubae	Voleur de nectar
	<i>Nectarinia notata</i>	Nectarivore	Longitubae, Brevitubae	Voleur de nectar
Lémuriens	<i>Eulemur fulvus</i>	Nectarivore	Longitubae	Voleur de nectar
	<i>Lepilemur</i>	Frugivore, nectarivore	Brevitubae	Prédateur
	<i>Microcebus griseorufus</i>	Nectarivore	Brevitubae	Visiteur légitime
Sphinx	<i>Phaner furcifer</i>	Nectarivore	Longitubae	Visiteur légitime
	<i>Agrius convoluli</i>	Nectarivore	Longitubae	Visiteur légitime
	<i>Coelonia solanii</i>	Nectarivore	Longitubae	Visiteur légitime
	<i>Hypothion celerio</i>	Nectarivore	Longitubae, Brevitubae	Voleur de nectar
	<i>Nephele comma</i>	Nectarivore	Longitubae, Brevitubae	Visiteur légitime
Sphinx	<i>Panogena jasmini</i>	Nectarivore	Longitubae, Brevitubae	Visiteur légitime
	<i>Xantopan morgani</i>	Nectarivore	Longitubae	Visiteur légitime

La Figure 8 montre que le nombre d'ovules fécondés augmente avec le nombre de pollen déposé sur le stigmate chez les trois espèces de baobabs étudiées. Elle montre qu'il faut un nombre minimal de grains de pollen pour déclencher la fécondation. En effet, le taux de fécondation est maximal après un dépôt d'environ 300 grains de pollens chez *A. grandidieri*, 200 chez *A. Madagascariensis* et 400 chez *A. rubrostipa*. La fécondation de la totalité des ovules est atteinte chez *A. rubrostipa* alors que seuls 80 % des ovules sont fécondés chez *A. grandidieri* et 65 % *A. Madagascariensis*.

CONCLUSION

Ce travail a permis de faire un état des lieux sur les différents aspects de la pollinisation des baobabs. Des différences significatives sont notées entre les deux sections sur la période de floraison, la morphologie florale, la composition de l'odeur florale et les caractéristiques du nectar qui déterminent le type de pollinisateur.

La plupart des visiteurs observés sont des animaux nocturnes ou crépusculaires. La disposition érigée des fleurs des baobabs et leur morphologie rendent difficiles l'accès aux récompenses (nectar) pour les pollinisateurs. Leurs odeurs, plus ou moins agréables, indiquent une pollinisation par des animaux de grande taille et/ou des papillons ayant une trompe suffisamment longue pour atteindre le nectar au fond des fleurs.

Plusieurs types de visiteurs ont été identifiés, des visiteurs légitimes qui entretiennent une relation mutualiste avec la fleur, des voleurs de nectar (notamment les colibris) et des prédateurs de fleurs (lémurien). Quatre groupes de pollinisateurs potentiels (légitimes) ont été observés : les chauves-souris, les Cheirogaleidae (petits primates lémuriformes), les abeilles et les sphinx.

Les pollinisateurs des baobabs appartenant à la section des Brevitubae sont différents de ceux des Longitubae. Les sphinx, par leur fréquence de visite élevée, pourraient réaliser la pollinisation des baobabs dont la réceptivité de la fleur est pourtant éphémère.

Un nombre minimal de grains de pollen doit être déposé pour permettre la fécondation des ovules et ultérieurement la production des graines.

Dispersion des semences de deux espèces de baobabs (*A. grandidieri* et *A. rubrostipa*) dans l'Ouest de Madagascar

Comprendre les processus biologiques qui interviennent dans la dispersion des graines de baobabs est essentiel afin d'en évaluer les conséquences sur la distribution spatiale des populations de baobabs.

Cette étude porte sur deux espèces, *A. grandidieri* et *A. rubrostipa* qui, comme toutes les espèces de baobabs, sont caractérisées par la production de fruits de grande taille. De ce fait, elles peuvent être sensibles à la disparition ou l'introduction de grands vertébrés dans leur écosystème.

La dispersion des semences des baobabs malgaches n'a jamais ou a été très peu étudiée. Les fruits de baobabs présentent une haute valeur nutritive pouvant attirer les animaux. L'hypothèse avancée par les auteurs est celle de l'implication des grands animaux éteints et des animaux introduits actuels, dans la dispersion des semences mais sans preuves expérimentales (Baum, 1995 ; Wickens, 2008). Razanameharizaka (2009) a noté un taux de régénération élevé chez l'espèce *A. grandidieri* dans le village de Tandila (Morondava). Cet auteur attribue ce résultat à l'implication des zébus dans la dispersion des graines. L'introduction des animaux domestiques peut alors avoir un impact sur la dispersion des graines des baobabs malgaches et remplacer ainsi les animaux disparus.

Nos recherches ont par conséquent évalué l'effet sur la dispersion des graines de baobab de (i) la disparition des grands vertébrés frugivores indigènes, dont la signature co-évolutive demeure sur les traits biologiques des plantes à gros fruits, et de (ii) l'introduction par l'homme d'animaux frugivores à des fins d'élevage ou de chasse.

Trois hypothèses ont été émises : (i) les vertébrés disperseurs actuels assurent une dispersion aussi efficace que leurs homologues disparus ; (ii) la taille actuelle des fruits, qui peut paraître étonnamment élevée, demeure en réalité compatible avec la mise en jeu des disperseurs actuels ; (iii) le grand bétail (zébus, chèvres) est impliqué dans les mécanismes de dispersion actuels.



EFFICACITÉ DES DISPERSEURS ACTUELS

L'analyse des processus de dispersion a été abordée par des expérimentations *ex situ* afin de préciser le rôle des animaux disperseurs pressentis sur la dissémination et la facilitation à la germination des graines.

Ce volet a mobilisé des vertébrés maintenus en captivité apparentés à des espèces éteintes afin de mimer le rôle des espèces disparues, en particulier les tortues géantes (*Aldabrachelys gigantea* / *A. abrupta*). Il a porté aussi sur des espèces liées à l'Homme comme les bovins et les caprins ou présents à l'état sauvage (les lémuriens) dans la zone étudiée.

Des essais de germination ont été entrepris sur des graines ingérées puis déféquées par les animaux afin de caractériser le rôle des animaux disperseurs dans la dissémination et la facilitation à la germination des graines de baobabs.

Ce travail a permis de préciser les relations de mutualisme au sein des écosystèmes permettant la dispersion et ainsi la régénération des baobabs. Nos résultats ont montré en particulier que (i) la mégafaune malgache disparue comme les tortues géantes a pu assurer une dissémination des graines (Figure 9A), (ii) le grand bétail peut remplacer la mégafaune malgache, le dépulpage des graines et la levée de la dormance tégumentaire étant facilités par le passage des graines dans le tractus digestif de ces animaux (Figure 9B), (iii) la taille élevée des fruits est compatible avec la mise en jeu des frugivores actuels comme les lémuriens et (iv) l'hydrochorie ou la dispersion par flottaison des diaspores peut se révéler être un mécanisme de dispersion efficace en l'absence des principaux animaux disperseurs.

DISTRIBUTION SPATIALE DES BAOBABS

L'analyse de la distribution spatiale a été abordée au niveau des populations de l'espèce *A. grandidieri*. L'étude vise à analyser les principaux déterminants de la distribution spatiale locale et l'effet des conditions environnementales du milieu sur les patrons spatiaux des populations d'*A. grandidieri*. Leur répartition actuelle est liée à la présence des points d'eau et des cours d'eau (Baum, 1995, Razanameharizaka, 2009). Cette distribution pourrait être la conséquence à long terme (il y a 1 000 ans) des changements de conditions environnementales, en particulier l'aridification du milieu. La question est de savoir dans quelle mesure la répartition spatiale des individus adultes peut donner des indications sur les conditions climatiques et écologiques passées des habitats de baobabs. Pour cela, le référencement spatial des individus adultes d'une population a été réalisé dans trois sites d'étude représentatifs de l'aire de distribution de l'espèce étudiée et sur la base d'un dénombrement des individus de baobabs visibles à partir des images à très haute résolution spatiale. Les données sont les classes de surface de couronnes de baobabs : A [100-200[m² ; B [200- 300[m² et C ≥ 300 m². Les baobabs de la classe A sont considérés comme étant les plus jeunes visibles sur les images satellites ; les baobabs de la classe C sont les plus vieux individus.

Cette étude démontre que la répartition spatiale des baobabs appartenant à ces trois classes d'âge est la résultante des modes de dispersion des semences et de l'action des filtres environnementaux. La dispersion des semences, assurée par l'eau ou par les animaux, permet aux baobabs d'occuper de nouveaux espaces. La dissémination des fruits par les eaux de ruissellement peut expliquer en effet la présence des baobabs dans des zones de basse altitude. Une fois la dispersion assurée, l'aridification du milieu ou les perturbations anthropiques peuvent entraîner la mortalité des individus. Ces facteurs environnementaux agissent donc comme un filtre. Les individus ayant pu franchir ces filtres sont ceux agrégés autour des points d'eau.

Cela explique la répartition spatiale agrégée des individus adultes de baobabs (Figure 10). Ces conditions jouent le rôle de filtre environnemental sélectionnant ou en contre-sélectionnant les individus de baobabs moins adaptés ou ceux éloignés des points d'eau.

CONCLUSION

L'approche utilisée ici a été axée sur l'étude des mécanismes biologiques intervenant dans les processus de dispersion des semences afin d'évaluer l'importance de la dispersion sur la structuration spatiale des baobabs adultes.

Les résultats ont montré que les animaux actuels (bovins) peuvent assurer le transport et la facilitation de la germination des graines au même titre que leurs homologues disparus (tortues géantes). La disparition des grands animaux disperseurs (Crowley *et al.*, 2011) potentiels n'entraîne donc pas nécessairement le déclin des baobabs. L'hydrochorie figure également parmi les modes de dispersion des semences de baobabs permettant aux individus d'occuper des milieux près des points d'eau. Cette proximité des points d'eau se caractérise par une agrégation spatiale des individus adultes à l'échelle locale, les conditions d'aridité ayant entraîné la mortalité des individus adultes trop éloignés des réseaux hydriques en surface. De manière complémentaire, l'étude de l'effet des facteurs environnementaux sur la distribution spatiale des populations de baobabs a mis en évidence les réponses spatiales et démographiques des individus de classes d'âge différents face à la variation des conditions environnementales. Les patrons spatiaux d'agrégation des individus adultes de baobabs résultent donc conjointement de la capacité de dispersion hydrochore des semences et de l'accès durable à un réseau hydrique dans un contexte d'aridification des habitats.

D'une manière générale, l'ensemble des résultats fait apparaître deux étapes majeures dans les mécanismes impliqués dans la répartition spatiale des baobabs. La première étape est la dispersion des semences qui peut être assurée par le grand bétail (zébus) ou par l'eau permettant l'établissement des juvéniles sous conditions d'une facilitation à la germination et d'un milieu favorable à l'installation des plantules. Les baobabs peuvent présenter un déficit de régénération si ces conditions ne sont pas remplies. Une fois la dispersion des semences assurée, les individus sont soumis à des filtres environnementaux. La deuxième étape est donc l'installation des individus ayant pu passer à travers ces filtres. Les habitats des individus adultes subissent des changements de conditions du milieu, ce qui détermine leur organisation spatiale à l'échelle locale.

Cette étude a permis de contribuer à la compréhension des processus de dispersion des semences de baobabs malgaches mais aussi de leur conséquence sur la dynamique et la distribution spatiale de leurs populations. Les connaissances de tels processus biologiques peuvent constituer un outil d'aide et d'orientation des programmes de conservation et de préservation des baobabs.

Les achatines, prédateurs des jeunes plants de baobab ?

Cette partie repose sur l'hypothèse que les baobabs pourraient subir un déficit de régénération du fait de prédateurs qui attaquent les jeunes plants (Figure 10). Les principaux prédateurs pourraient être les achatines, gastéropodes des régions tropicales qui comptent deux espèces très communes à Madagascar, *Achatina immaculata* et *A. fulica* (Raut & Barker, 2002, Goodman & Benstead, 2005).



Le présent travail tente d'apporter les premiers éléments de réponse à cette hypothèse. Les achatines sont considérées comme des herbivores, se nourrissant de matières végétales vivantes ou en décomposition. Chez *A. fulica*, il a été observé que les individus jeunes dont le diamètre de la coquille est compris entre 5 et 30 mm consomment de préférence les plantes vivantes alors que les individus matures sont plutôt détritivores voire opportunistes (carnivores et nécrophages) même s'ils continuent à consommer des plantes vivantes. Le calcium contenu dans le sol est un nutriment essentiel pour les achatines dont la quantité disponible influe sur la taille, le poids et la couleur de la coquille (Mead, 1979). Les besoins en minéraux nécessaires lors de la première année de vie de l'escargot sont très importants, vue la quantité de coquille à produire. Par exemple, chez l'adulte *A. achatin*, la coquille intervient pour un tiers du poids de l'escargot (Stievenart & Hardouin, 1990).

La prise de nourriture s'opère par le frottement de la langue chitineuse (radula) sur les végétaux. L'activité de recherche alimentaire est nocturne et se réalise comme suit : tout d'abord, l'escargot s'éloigne de son lieu de repos de la journée avant de commencer à se nourrir. Il peut être actif pendant plus d'une heure avant de localiser une plante hôte. La durée du temps de broutage dépend ensuite de la qualité et de la quantité des aliments. A l'approche de l'aube, l'animal stoppe son broutage et cherche un site de repos.

La distance parcourue par une achatine en une nuit est variable. Elle a été évaluée en Inde et est estimée entre 9 et 14 m suivant la saison et d'environ 1,5 m pour les escargots adultes recensés au Japon (Raut & Barker, 2002).

A ce jour, l'effet des achatines sur la flore malgache n'a, à notre connaissance, fait l'objet d'aucune étude. Cependant, les caractéristiques de ces espèces (fort potentiel reproductif, comportement dévastateur, augmentation des populations en milieu perturbés, préférence pour les jeunes plants et les plantules) laissent à penser que ces escargots pourraient être des prédateurs des jeunes baobabs et donc jouer un rôle dans le déficit de recrutement des espèces.

Notre étude a donc consisté à évaluer expérimentalement, en milieu contrôlé et sur le terrain, l'appétence des achatines pour les espèces du genre *Adansonia* et les dégâts qu'ils peuvent leur infliger. Ce travail a été mené selon trois modalités : des enquêtes auprès des populations locales, des observations in situ et des expérimentations en milieu contrôlé.

PERCEPTION À DIRE D'ACTEURS

Une enquête a été menée auprès des agriculteurs de la zone d'Andranomena, dans la région de Morondava, à l'Ouest de Madagascar. Elle a permis de recueillir leurs observations et de confirmer les points suivants :

- Les achatines se nourrissent principalement de feuilles en décomposition, de jeunes pousses d'herbes et des champignons (4 réponses/9) ;
- Les feuilles de baobabs (1/9) et la pulpe des fruits de baobabs ouverts après être tombés au sol (3/9) font aussi partie de leur alimentation ainsi que les plantules d'arbres sans distinction particulière d'espèces (2/9) ;
- Concernant les plantes cultivées, les achatines consomment les feuilles de riz (2/9), de maïs (2/9), d'arachide, et de cucurbitacées (4/9). Cependant, les agriculteurs ne semblent pas les considérer comme une menace car, d'après eux, ils préfèrent prospecter les zones de forêts où ils sont essentiellement présents.

SUIVI DE LA CONSOMMATION DES ACHATINES *IN SITU*

En saison des pluies, deux placettes comportant des jeunes plants d'*A. grandidieri* ont été délimitées en forêts dans le village d'Andranomena. Leur composition floristique est la suivante :

- Placette 1 : 2 jeunes plants d'*A. grandidieri*, 2 jeunes plants appartenant au genre *Diospyros* et 4 plantes de la famille des Poacées ;
- Placette 2 : 3 jeunes plants d'*A. grandidieri*, 4 plantes de la famille des Poacées.

Dans chaque placette, 24 jeunes achatines ont été introduites. Les dégradations (niveau de consommation des feuilles des plantules et la position des achatines par rapport aux plantes) ont été relevées chaque matin pendant 5 jours.

Les résultats obtenus sont présentés dans le Tableau 2 :

Tableau 2 : Évaluation in situ des attaques par de jeunes achatines (*A. immaculata*) des jeunes plants (*Adansonia grandidieri* et *Diospyros sp.*, Poacées) dans la forêt d'Andranomena
Notation du niveau de consommation : 0 : feuille intacte ; 1 : feuille légèrement attaquée ;
2 : feuille moyennement attaquée ; 3 : feuille fortement attaquée ;
4 : feuille intégralement ou quasi intégralement consommée

	Jour 1	Jour 2	Jour 3	Jour 4	Jour 5
Placette 1					
Niveau d'attaque	Aucun	Aucun	<i>Diospyros</i> : 1 <i>A. grandidieri</i> : 1	<i>Diospyros</i> : 1 <i>A. grandidieri</i> : 2	<i>Diospyros</i> : 1 <i>A. grandidieri</i> : 3
Position des achatines	sous ou sur la litière	7 proches d' <i>A. grandidieri</i>	-	2 proches d' <i>A. grandidieri</i>	5 proches d' <i>A. grandidieri</i> 4 proches de <i>Diospyros</i>
Placette 2					
Niveau d'attaque	Aucun	Aucun	Poacées : 1 <i>A. grandidieri</i> : 2	Poacées : 1 <i>A. grandidieri</i> : 3	Poacées : 1 <i>A. grandidieri</i> : 3
Position des achatines	sous ou sur la litière	sous ou sur la litière	sous ou sur la litière	1 proche de <i>A. grandidieri</i>	3 proches d' <i>A. grandidieri</i> 3 proches des Poacées

Dans les deux placettes d'études, les jeunes plants d'*A. grandidieri* ont été attaqués. Les autres espèces présentes l'ont été également mais de façon apparemment moindre. Par ailleurs, les achatines semblent préférer les feuilles mortes de la litière même s'il est difficile d'évaluer cette dégradation car les feuilles ont déjà été dégradées avant le début de l'expérience.



EXPÉRIENCE EN MILIEU CONTRÔLÉ

Afin d'évaluer l'appétence des achatines pour les baobabs par rapport aux autres espèces naturelles ou cultivées dans l'Ouest de Madagascar, une expérience a été menée en milieu contrôlé. Cinq achatines adultes appartenant à l'espèce *A. immaculata*, originaires de Morondava ont été prélevés dans leur milieu naturel et placés dans des châssis de bois d'un mètre de côté, aux parois fermées par un film plastique afin d'empêcher l'intrusion d'éléments extérieurs et la fuite d'achatines. Dans chaque châssis, ont été déposées des feuilles fraîches de l'une des espèces végétales suivantes (représentatives de la flore sauvage ou cultivée ou des forêts caducifoliées de l'ouest malgache).

- Quatre espèces de baobabs : *A. Madagascariensis*, *A. digitata*, *A. rubrostipa*, *A. grandidieri*,
- Des espèces d'arbres présentes en forêt du Menabe : *Colvillea racemosa*, (« sarongaza » en malgache), *Grewia grevei* (« katepoky »), *Baudouinia Madagascariensis* (« mpanjakaben' ny tany »), *Tamarindus indica* (« kily »).
- Des espèces cultivées : igname (*Dioscorea sp.*), maïs (*Zea mays*), pois du cap (*Phaseolus lunatus*), arachide (*Arachis hypogaea*).

L'intérieur du châssis est humidifié chaque jour à l'aide d'un pulvérisateur afin de garder des conditions d'humidité adéquates à l'activité des achatines, les conditions de lumière et de température ne sont pas contrôlées.

Les paramètres mesurés évaluent le niveau de consommation des feuilles de chaque espèce chaque matin durant trois jours, suivant le système de notation déjà décrit.

Tableau 3 : Niveau de consommation des feuilles de diverses espèces naturelles, introduites ou cultivées par des achatines (*A. immaculata*)

Notation du niveau de consommation : 0 : feuille intacte ;

1 : feuille légèrement attaquée ; 2 : feuille moyennement attaquée ; 3 : feuille fortement attaquée ;

4 : feuille intégralement ou quasi intégralement consommée. Moyenne de 3 répétitions.

	Espèces proposées aux achatines	Niveau de prédation de feuilles
Baobabs	<i>A. digitata</i>	1,3
	<i>A. Madagascariensis</i>	0,7
	<i>A. rubrostipa</i>	4,0
	<i>A. grandidieri</i>	2,3
Espèces ligneuses	<i>Colvillea racemosa</i>	3,3
	<i>Grewia sp.</i>	0,7
	<i>Baudouinia Madagascariensis</i>	0,7
	<i>Tamarindus indica</i>	0,3
Espèces cultivées	Igname	1,3
	Maïs	2,0
	Pois du cap	1,3
	Arachide	3,0

D'après le Tableau 3, cinq espèces présentent un indice de dégradation supérieur à 2 ce qui correspond à une dégradation moyenne des feuilles. L'espèce la plus consommée est *A. rubrostipa* (indice de 4 en moyenne), les feuilles ont totalement été consommées pour chaque réplification, la seconde espèce est forestière, il s'agit de *Colvillea racemosa* (indice de 3,3 en moyenne) et la troisième est l'arachide (*Arachis hypogaea*) (indice de 3,0 en moyenne). L'espèce *A. grandidieri*, quatrième espèce, a été moyennement consommée par les achatines (indice de 2,3) (Figure 12) de même que le maïs (indice de 2). Pour les autres espèces, l'indice est inférieur ou égale à 1,3 ce qui indique que ces espèces ont été faiblement consommées.

CONCLUSION

Les feuilles des espèces de baobabs présentes dans le Menabe ont été consommées par les achatines : *A. rubrostipa* est l'espèce la plus consommée avec un indice de dégradation de 4 en moyenne et *A. grandidieri* présente un indice de 2,3 en moyenne. Les feuilles d'*A. Madagascariensis* semblent moins appétantes pour les achatines.

Nos résultats, certes préliminaires, montrent que les achatines présentes dans les écosystèmes à baobabs peuvent avoir durant leur période d'activité, une action prédatrice sur les jeunes plants de baobab et un effet négatif sur la régénération des différentes espèces du genre *Adansonia*.

Conclusion générale

Les travaux entrepris dans le cadre du projet PARRUR ont permis d'apporter des connaissances nouvelles sur les relations que les baobabs malgaches entretiennent avec les autres éléments de la biocénose. Les résultats obtenus sont encore très préliminaires et incomplets. Ils mettent cependant en lumière ou précisent des informations sur les modalités de la pollinisation des baobabs, de la dispersion de leurs semences et renseignent sur les prédatations que peuvent subir les jeunes plants.

Ces résultats sont importants sur le plan de la connaissance des espèces et du fonctionnement des écosystèmes malgaches. Ils ouvrent des portes pour de nouvelles recherches qu'il serait important d'initier afin de mieux poser les bases scientifiques de la conservation et de la gestion de ces espèces emblématiques et du réseau de relations synécologiques qu'ils entretiennent au sein des biocénoses. A titre d'exemple, rien n'est encore connu sur le cycle de vie des principaux pollinisateurs des baobabs, les sphinx. On ignore l'impact de la déforestation sur les baobabs qui paraissent immuables et épargnés de leur méfaits, et les transforme en arbres « hors forêts ». D'autres champs d'investigation sont encore à explorer, en particulier ceux qui impliquent la faune ou la flore du sol en lien avec les systèmes racinaires.

Ainsi, ces quelques travaux, pionniers pour certains, ont ouvert des axes de recherches à investir pour assurer la conservation des baobabs et des écosystèmes qui les abritent. En espérant que d'autres équipes et d'autres bailleurs prendront le relais...



Références bibliographiques

Andriantsaralaza, S., Pedrono, M., Tassin, J., Roger, E., Rakouth, B. & Danthu, P. 2013 : The role of extinct giant tortoises in the germination of extant baobab *Adansonia rubrostipa* seeds in Madagascar, *African Journal of Ecology* 52: p. 1-4.

Baum, D. A. 1995 : A systematic revision of *Adansonia* (*Bombacaceae*). *Annals of the Missouri Botanical Garden* 82: p. 440-470.

Castro, S., Loureiro, J., Ferrero, V., Silveira, P. & Navarro, L. 2013 : So many visitors and so few pollinators: variation in insect frequency and effectiveness governs the reproductive success of an endemic milkwort. *Plant Ecology* 214: p. 1233-1245.

Crowley, B.E., Godfrey, L.R. & Irwin, M.T., 2011 : A glance to the past: subfossils, stable isotopes, seed dispersal, and lemur species loss in southern Madagascar. *American Journal of Primatology* 73 : p. 25-37.

Goodman, S. M. & Benstead, J. P. 2005 : Updated estimates of biotic diversity and endemism for Madagascar. *Oryx* 39: p. 73-77.

Kull, C. A. 2004 : *Isle of fire: the political ecology of landscape burning in Madagascar* (University of Chicago Press).

Leong Pock Tsy, J.-M., Lumaret, R., Flaven-Noguier, E., Sauve, M., Dubois, M.-P. & Danthu, P. 2013 : Nuclear microsatellite variation in Malagasy baobabs (*Adansonia*, *Bombacoideae*, *Malvaceae*) reveals past hybridization and introgression. *Annals of botany* 112: p. 1759-1773.

Maloo, J. E. & Inouye, D. W. 2000 : Are nectar robbers cheaters or mutualists? *Ecology* 81: p. 2651-2661.

Marie, C. N., Sibelet, N., Dulcire, M., Rafalimaro, M., Danthu, P. & Carrière, S. M. 2009 : Taking into account local practices and indigenous knowledge in an emergency conservation context in Madagascar. *Biodiversity and Conservation* 18: p. 2759-2777.

Mead, A.R. 1979 : *Economic malacology with particular reference to Achatina fulica*. Pp. 28-43 in Fretter, V. & Peake, J. (ed.). The Pulmonates, Vol. 2B. Academic Press, New York.

Menzel, R., Gumbert, A., Kunze, J., Shmida, A. & Vorobyev, M. 1997 : Pollinators' strategies in finding flowers. *Israel Journal of Plant sciences* 45: p. 141-156.

Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., Da Fonseca, G. A. & Kent, J. 2000 : Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: p. 853-858.

Pettigrew, F. R. S., Jack, D., Bell, K. L., Bhagwandin, A., Grinan, E., Jillani, N., Meyer, J., Wabuyele, E. & Vickers, C. E. 2012 : Morphology, ploidy and molecular phylogenetics reveal a new diploid species from Africa in the baobab genus *Adansonia* (*Malvaceae: Bombacoideae*). *Taxon* 61: p. 1240-1250.

Pollini, J. 2011. The difficult reconciliation of conservation and development objectives: The case of the Malagasy Environmental Action Plan. *Human Organization* 70: p. 74-87.

Raut, S. & Barker, G. 2002 : *Achatina fulica* *Bowdich and other Achatinidae pest in tropical agriculture*. Pp. 55-114 in Barker, G. (ed.). Molluscs as crop pest (CABI Publishing). New York.

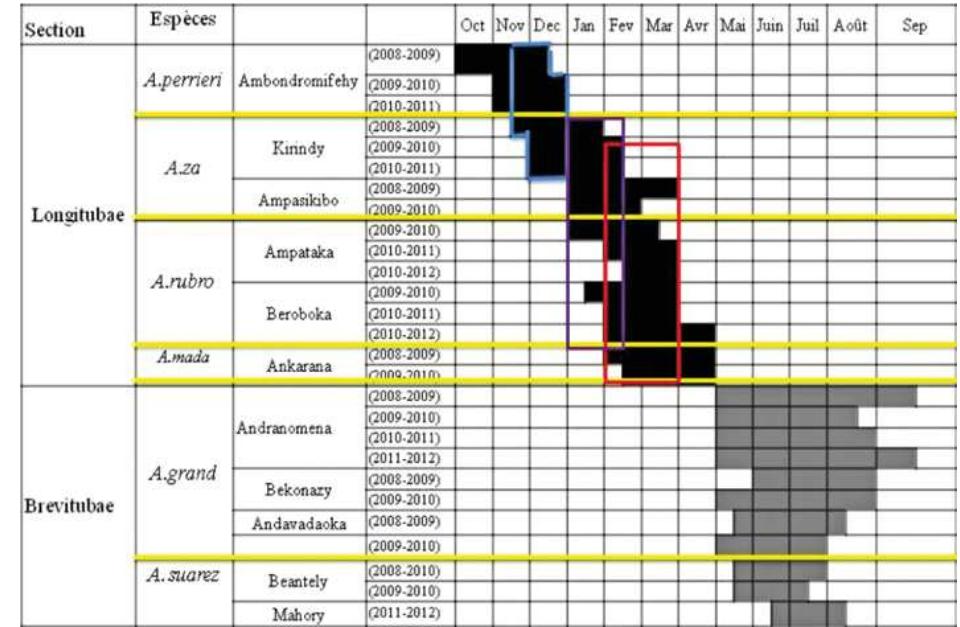
Razanameharizaka, J. H. H. 2009 : Régénération, démographie, physiologie de la graine et des plantules du genre *Adansonia* à Madagascar. Antananarivo. 170 pp.

Spears, E. E. J. 1983 : A direct measure of pollinator effectiveness. *Oecologia* 57: p. 196-199.

Stievenart, C. & Hardouin, J. 1990 : *Manuel d'élevage des escargots géants africains sous les tropiques* (Centre technique de coopération agricole et rurale (CTA)). Wageningen. 40 pp.

The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2015-4. < www.iucnredlist.org >. Downloaded on 09 december 2015.

Wickens, G. E. 2008 : *The Baobabs: Pachycauls of Africa, Madagascar and Australia*. Berlin, New York: Springer Verlag. 498 pp.



A. rubro : *A. rubrostipa* *A. mada* : *A. Madagascariensis* *A. grand* : *A. grandidieri* *A. suarez* : *A. suarezensis*

■ Période de floraison des Longitubae ■ Période de floraison des Brevitubae □ Chevauchement de floraison d'*A. perrieri* et *A. za*
 □ Chevauchement de floraison d'*A. za* et *A. rubrostipa* □ Chevauchement de floraison d'*A. za*, *A. rubrostipa* et *A. Madagascariensis*

Figure 1 : Calendrier de floraison des six espèces de baobabs malgaches selon une évaluation interannuelle et interspécifique

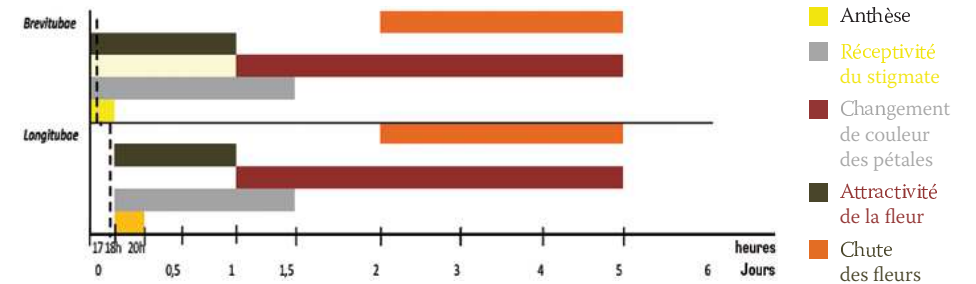


Figure 2 : Phénologie florale comparée des deux sections de baobabs malgaches

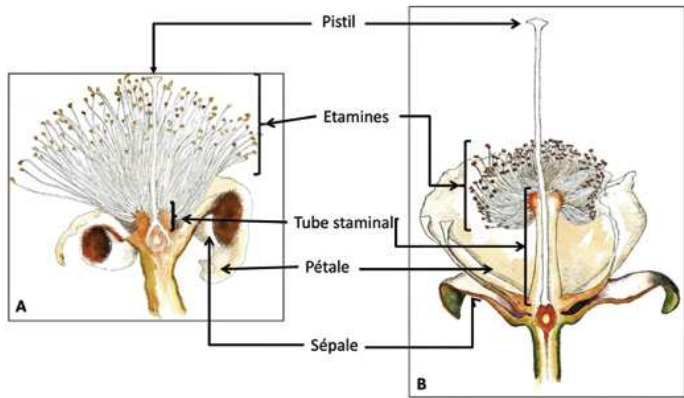


Figure 3 : Schéma d'une fleur de *Brevitubae*
(illustration de Grazyna Krecka-Duchaufour)

Figure 4 : Schéma d'une fleur de *Longitubae*
(illustration de Grazyna Krecka-Duchaufour)

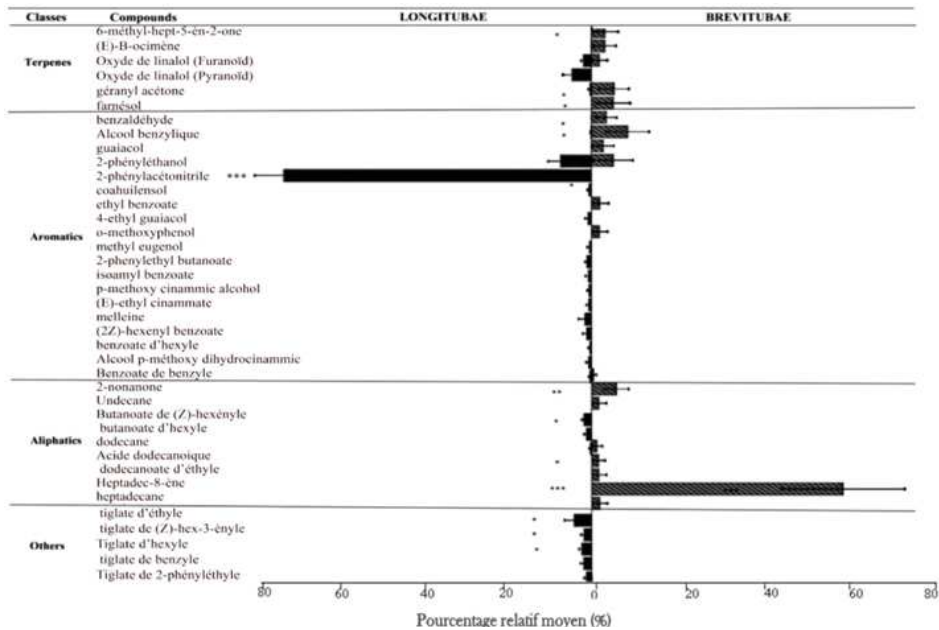


Figure 5 : Composition des parfums des fleurs des deux sections de baobabs
(pourcentage relatif supérieur ou égal à 5 % dans au moins un échantillon)

* : significatif $P < 0,05$; ** : très significatif $P < 0,001$; *** : fortement significatif $P < 0,0001$ (test de Mann Withney)

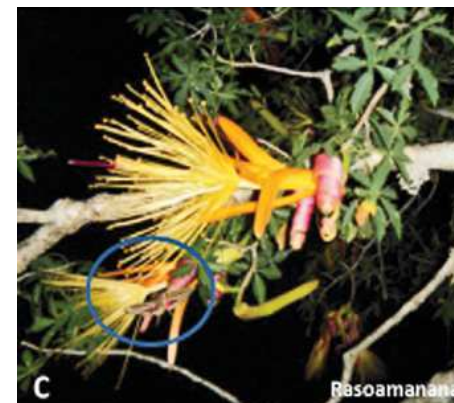


Figure 6 : Quelques visiteurs des fleurs des *Brevitubae*

A : *Nephelocoma* (sphinx) visitant légitimement une fleur d'*A. grandidieri*

B : *Apis mellifera* (abeilles) récoltant les pollens des fleurs d'*A. grandidieri*

C : *Coelonia solanii* (sphinx) visitant une fleur d'*A. Madagascariensis*

D : *Hippotion celerio* (sphinx) récoltant le nectar à la base de la fleur d'*A. rubrostipa*

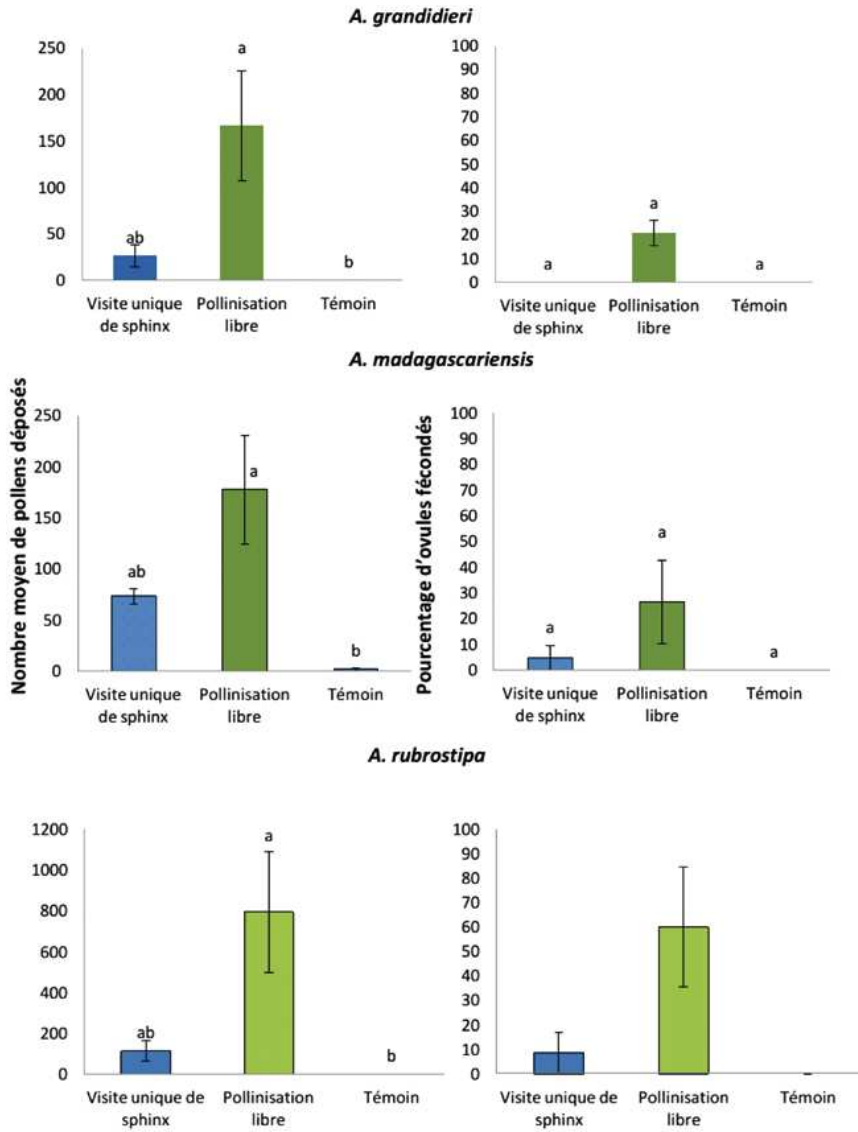


Figure 7 : Nombre moyen de grains de pollen déposés sur le stigmate et pourcentage d'ovules fécondés en fonction des modes de pollinisation
Les barres représentent l'erreur standard moyenne. Les lettres différentes indiquent les différences significatives entre les groupes d'après le test de Kruskal Wallis. $P < 0,05$

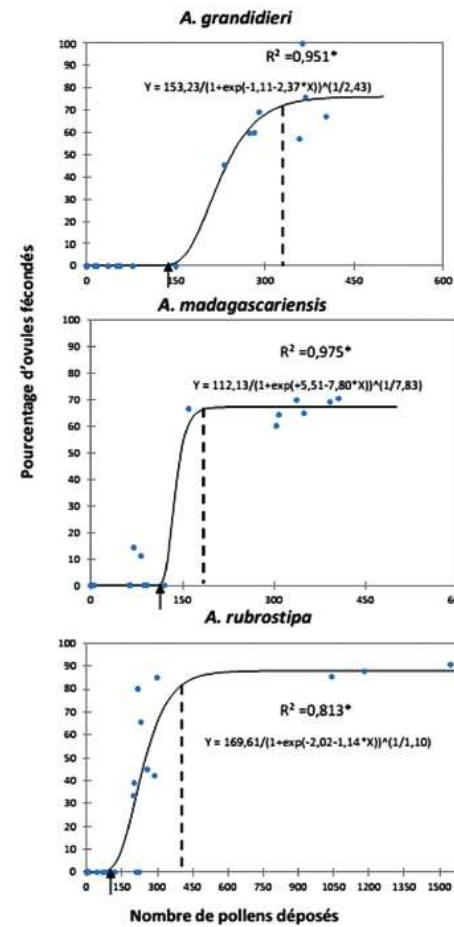


Figure 8 : Effet de la quantité de grains de pollen déposés sur le nombre d'ovules fécondés
La courbe représente la régression linéaire.
La barre verticale représente le seuil de nombre de pollens pour un maximum d'ovules fécondés
* : $P < 0,05$

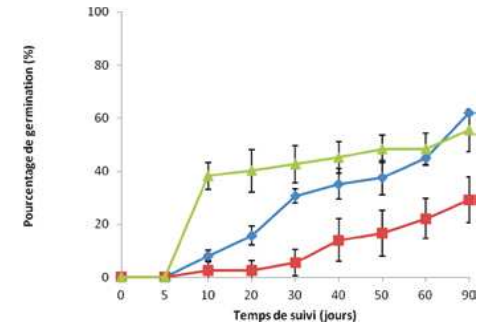


Figure 9A : Evolution des pourcentages de germination des graines d'*A. rubrostipa* après les trois traitements suivants
Rouge : graines intactes non ingérées
Vert : graines dépulpées non ingérées
Bleu : graines ingérées par les tortues

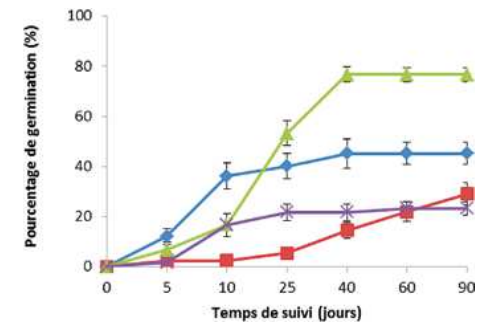


Figure 9B : Evolution des pourcentages de germination des graines d'*A. rubrostipa* après les quatre traitements suivants
Rouge : graines non ingérées, non dépulpées
Bleu : graines non ingérées mais dépulpées
Vert : graines ingérées par les bovins
Violet : graines ingérées par les caprins

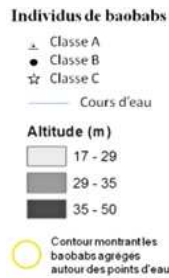
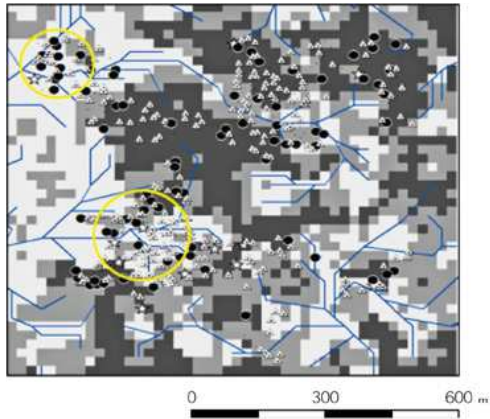


Figure 10 : Répartition spatiale des baobabs dans un des sites d'étude de l'Ouest de Madagascar
 (Source : carte FTM, BD 500)
 Les classes représentent des surfaces de couronnes de baobabs :
 A [100-200[m²
 B [200-300[m²
 et C ≥ 300 m²



Figure 12 : Dégâts d'une achatine (*A. immaculata*) sur un jeune plant d'*A. grandidieri*



Figure 11 : Jeune achatine sur un plant de baobab juvénile

Résilience de systèmes agroécologiques de la région Est de Madagascar Cas de stockage de carbone et de fertilité du sol dans le cadre de la REDD+ Resilience of agroecological systems of Eastern Madagascar Carbon storage and soil fertility within «REDD+» initiative



- A. ANDRIAMANANJARA¹
- N. RAMIFEHIARIVO^{1,2}
- T. RAZAFIMBELO¹
- J. RANDRIANARISOA³
- N. N. RASOLO^{1,2}
- A. L. RAZAKAMAHEFA^{1,2}
- H. G. SANEHO⁴
- J. F. LEMARAINA⁴
- T. CHEVALLIER⁵
- M. BERNOUX⁵
- E. BLANCHART⁵
- T. BECQUER⁵
- T. RAFOLISY¹
- M.-P. RAZAFIMANANTSOA¹
- E. MIASA³
- J. MICHEL⁶
- L. RABEHARISOA^{1,2}
- H. RAZAKAMANARIVO¹

(1) Laboratoire des Radiosotopes, Université d'Antananarivo, Madagascar
 (2) Ecole Supérieure des Sciences Agronomiques, Université d'Antananarivo, Madagascar
 (3) Conservation International Madagascar, Villa Hajanirina, lot II W 27D, Rue Vittori Francois, Ankorahotra, 101 Antananarivo, Madagascar
 (4) Institut Supérieur des Sciences, Environnement et Développement Durable (ISSEDD)-Université de Toamasina, Madagascar
 (5) Institut de Recherche pour le Développement, UMR Eco&Sols, Montpellier
 (6) Centre Technique et Horticole de Tamatave (CTHT), Madagascar