Mémoire de Master 2 - sta2e

Parcours « Ingénierie Biologique pour l'Environnement »

Gestion des savanes de La Réunion : caractérisation de la végétation, suivi des effets des feux dirigés et mesure de la qualité fourragère des espèces dominantes de la savane du Cap La Houssaye.

CIRAD, UMR Peuplements Végétaux et Bioagresseurs en Milieu Tropical, Université de La Réunion

Auteur :
Maëva Tangama

Directeur de stage :
Claudine Ah-Peng

15 février 2018 - 15 août 2018

REMERCIEMENTS

Je tiens tout d'abord à remercier Monsieur Bernard Reynaud de m'avoir accueillie au sein de l'UMR PBVMT (Peuplements végétaux et Bioagresseurs en Milieu Tropical) basée au CIRAD (Centre de coopération Internationale en Recherche Agronomique pour le Développement) de l'Île de La Réunion.

Je remercie également Olivier FLORES, Jacques ROCHAT, Vincent LEGROS, Nicholas WILDING, Cédric LEPERLIER pour leur accueil chaleureux au pôle de protection des plantes.

Je tiens vivement à remercier Claudine AH-PENG, mon maître de stage, pour m'avoir fait confiance et transmis son professionnalisme et également pour ses précieux conseils, lectures et correction de mon mémoire.

Un immense merci à toutes les personnes travaillant au CIRAD, ayant contribué à la réalisation de mon stage. Merci à Éric RIVIERE, assistant de recherche, pour sa précieuse aide dans l'identification des espèces végétales, Mathieu ROUGET, chercheur, pour son aide sur le terrain. Olivia FONTAINE, ingénieure zootechnicienne, pour la transmission de ses connaissances sur les pratiques d'élevage à La réunion ainsi que ses précieux conseils pour la réalisation du protocole de la mesure de la qualité fourragère. Serge NABENEZA Technicien pour son aide et le temps qu'il m'a accordé lors des séances de mesure de qualité fourragère. Jean-Philippe CHOISIS, ingénieur de recherche en zootechnie, pour m'avoir épaulé pour les calculs des besoins d'entretien des animaux ainsi que la relecture de mon rapport de stage.
Merci à Vincent BOULLET, phytosociologue, pour m'avoir initié à la description de paysage de savane ainsi que Quentin RIVIERE, chargé de mission au Conservatoire du Littoral (CDL) pour sa disponibilité et ses conseils lors de la mise en place des nouvelles zones d'études.
Merci infiniment à Frédéric CHIROLEU, chercheur au CIRAD et Anna DOIZY, ingénieure d'étude statistique, pour le rôle majeur qu'ils ont joué dans mon travail d'analyses statistiques.

Enfin, je tiens à remercier Louïse GUEROT, stagiaire M1 BioGet pour notre soutien mutuel tout au long de nos stages ainsi que son aide sur le terrain. Merci infiniment à Raphaël SOLESSE, mon super binôme de terrain, pour son courage d'avoir affronté la savane à mes côtés, toujours dans la joie et la bonne humeur !

Sommaire

INTRODUCTION 7

MATERIELS & METHODES 14

1. Site d'étude : Les savanes du Cap La Houssaye à l'Ile de La Réunion 14

2. Caractérisation de la végétation de savane le long d'un court gradient altitudinal. 15

2.1 Les sites étudiés 15

2.2 Protocole de mesure de la richesse spécifique 17

3. Gestion et conservation de la savane par les feux dirigés : efficacité des feux dirigés. 18

3.1 Réalisation des brûlages dirigés 18

3.2 Protocole de mesure de l'impact du feu sur la végétation 18

4. Gestion de la savane par les activités pastorales à La Réunion : mesure de la qualité fourragère des espèces dominantes de la savane 20

4.1 Présentation des quatre espèces dominantes de la savane du Cap La Houssaye 20

4.2 Echantillonnage des espèces végétales de la savane 21

4.3 Mesure de la qualité fourragère : utilisation de la méthode SPIR (Spectrométrie dans le Proche Infrarouge) 23

5. Analyses statistiques 25

5.1Caractérisation de la végétation le long d'un court gradient altitudinal 25

5.2 Suivi de l'impact du feu sur la végétation de la zone haute (253 m) 27

5.3 Suivi de la qualité fourragère des espèces végétales dominantes de la savane du Cap La Houssaye (sur la zone haute, 253 m). 28

RÉSULTATS 31

1. Caractérisation de la végétation et de la composition floristique le long d'un court gradient altitudinal au sein de la savane du Cap La Houssaye. 31

1.1 Variation de la richesse spécifique totale 31

1.2 Composition floristique et patron de diversité β 33

Variation de la diversité β entre les transects de chaque zone d'étude 33

Variation de la diversité β le long du gradient d'altitude 34

1.3 Structure de la végétation 35

1.4 Facteurs influençant la richesse spécifique totale et le recouvrement des ligneux au sein de la savane du Cap La Houssaye. 38

2. Suivi de l'impact du feu sur la végétation de la zone haute (253 m) 39

2.1 Effets du feu sur la richesse spécifique 39

2.2 Turnover de la végétation après le passage du feu 42

2.3 Evolution dans le temps du nombre de ligneux dominants de la savane du Cap La Houssaye. 43

3. Qualité fourragère des 4 espèces végétales dominantes de la savane du Cap La Houssaye. 45

3.1 Evolution dans le temps des constituants glucidiques 45

3.2 Evolution dans le temps des matières azotées telles que les protéines brutes et la digestibilité des 4 espèces végétales dominantes 49
3.3 Valeurs nutritives des espèces végétales dominantes de la savane 53
DISCUSSION 58
CONCLUSION ET PERSPECTIVES 66
BIBLIOGRAPHIE....67
ANNEXES 73
RÉSUMÉ....76
ABSTRACT 77

Table des illustrations

Figure 1. Photographies de la savane située au Cap La Houssaye montrant l'évolution du paysage et son embroussaillement entre 2002 et 2018. a : Photo réalisée par Serge Briffaud 2002, b : Photographie prise par Tangama Maëva 2018. 10
Figure 2. Localisation des trois zones d'études au sein de la savane du Cap La Houssaye (Zone haute à 253 m, zone intermédiaire à 185 m et zone basse à 26 m d'altitude). 16
Figure 3. Brûlage dirigé réalisé par les sapeurs-pompiers en novembre 2016 dans la savane du Cap La Houssaye. 18
Figure 4. Localisation des transects étudiés sur la zone haute (253 m) visualisée à l'aide de Qgis. 19
Figure 5. Schéma des parties aériennes des espèces ligneuses, en A: L. leucocephala, en B: V. farnesiana. Les encadrés rouge correspondent aux parties qui sont récoltées pour la mesure de la qualité fourragère. Illustrations issues de la base de donnée Tropicos. 21
Figure 6. Schéma des différentes étapes pour la mesure de la qualité fourragère des espèces végétales à l'aide d'un SPIR. 22
Figure 7. Les étapes de la calibration et de la prédiction des valeurs fourragères pour la méthode SPIR utilisées pour la mesure de la qualité fourragère des espèces. Schéma inspiré de Serge Nabeneza. 24
Figure 8. Richesse spécifique totale au sein de la savane du Cap La Houssaye, selon les transects et en fonction de l'altitude (n=15) 31
Figure 9. Répartition des espèces selon leur fréquence d'occurrence en fonction de l'altitude. Zone haute= 253 m, zone intermédiaire = 185 m et zone basse= 26 m. 32
Figure 10. Classification de la composition floristique pour chaque transect, par zone d'étude, selon l'indice de Sorensen (βsor). 34
Figure 11. Répartition de la richesse spécifique totale aux différentes altitudes (zone haute= 253 m, zone intermédiaire = 185 m et zone basse = 26 m) selon le type biologique (herbacée, arbre ou arbuste et liane) (n=15) au sein de la savane du Cap La Houssaye. 36
Figure 12. Hauteur des individus de *H. contortus* (HETCON) selon l'altitude (*Kruskal wallis*) 37
Figure 13. Hauteur des individus de *L. leucocephala* (LEULEU), selon l'altitude. Les effectifs des individus sont de 115 à 253 m et de 41 à 26 m (*Test de Wilcoxon*). 38
Figure 14. Analyse en Composante Principale (ACP) sur les variables quantitatives pouvant affecter la richesse spécifique totale (RS_tot) et le recouvrement des ligneux (rec_ligneux) 39
Figure 15. Histogramme représentant la richesse spécifique selon les familles rencontrées sur les 10 transects de 100 m² suivis de T0 à T18 (novembre 2016 à juillet 2018) dans la zone haute (253 m). 40
Figure 16. Histogramme de fréquence d'occurrence de chaque espèce rencontrée sur l'ensemble des 10 transects entre T0 et T18 (novembre 2016 à juillet 2018) dans la zone haute (253 m). Les espèces peu fréquentes (fréquence d'apparition <5) ne sont pas représentées ici. 41
Figure 17. Richesse spécifique totale en fonction du temps dans la zone haute (253 m) (n=10). De T1 à T6 : données de Gaud (2017), de T6 à T18 : données de ce rapport. Les feux sont représentés par un trait plein (1er feu de novembre 2016) et un trait pointillé (2nd feu de novembre 2017). (Test de Tukey) 42
Figure 18. Pourcentage de turnover temporel de la composition spécifique après le passage des feux, sur la zone haute (253 m). De T1 à T6 : données de Gaud (2017), de T6 à T18 : données de ce rapport. Les feux sont représentés par un trait plein (1er feu de novembre 2016) et un trait pointillé (2nd feu de novembre 2017). 43
Figure 19. A) Evolution temporelle du nombre d'individus de *L. leucocephala* (LEULEU). B) Evolution temporelle du nombre d'individus de *V. farnesiana* (VACFAR), de T0 à T18. De T1 à T6 : données de Gaud (2017), de T6 à T18 : données de ce rapport. Les feux sont représentés par un trait plein (1er feu de novembre 2016) et un trait pointillé (2nd feu de novembre 2017). 44
Figure 20. Variation de la teneur moyenne en NDF (Neutral Detergent Fiber) pour les 4 espèces végétales dominantes de la savane du Cap La Houssaye tous temps confondus. (Test de comparaison multiple avec Tukey, n=117). HETCON : *H. contortus*, LEULEU : *L. leucocephala,* PANMAX : *P. maximum*, VACFAR : *V. farnesiana*. 45

Figure 21. Evolution dans le temps de la teneur en NDF des espèces végétales dominantes de la savane du Cap La Houssaye. HETCON : H. contortus, LEULEU : L. leucocephala, PANMAX : P. maximum, VACFAR : V. farnesiana. sur la zone haute. (Test de comparaison multiple avec Tukey, (n=117).....46
Figure 22. Variation de la teneur moyenne en ADL (Acid Detergent Lignin) pour les 4 espèces végétales dominantes de la savane du Cap La Houssaye tous temps confondus, sur la zone haute. (Test de comparaison multiple avec Tukey, n=117). HETCON : H. contortus, LEULEU : L. leucocephala, PANMAX : P. maximum, VACFAR : V. farnesiana.....47
Figure 23. Evolution dans le temps de la teneur en ADL des espèces végétales dominantes de la savane du Cap La Houssaye. HETCON : *H. contortus*, LEULEU : *L. leucocephala*, PANMAX : *P. maximum*, VACFAR : *V. farnesiana.* sur la zone haute. (Test de comparaison multiple avec Tukey, (n=117). 48
Figure 24. Variation de la teneur moyenne en protéines brutes pour les 4 espèces végétales dominantes de la savane du Cap La Houssaye tous temps confondus, sur la zone haute. (Test de comparaison multiple avec Tukey, n=117). HETCON : *H. contortus,* LEULEU : *L. leucocephala*, PANMAX : *P. maximum*, VACFAR : *V. farnesiana*.....49
Figure 25. Evolution dans le temps de la teneur en protéines brutes des espèces végétales dominantes de la savane du Cap La Houssaye. HETCON : *H. contortus*, LEULEU : *L. leucocephala*, PANMAX : *P. maximum*, VACFAR : *V. farnesiana.* sur la zone haute. (Test de comparaison multiple avec Tukey, (n=117). 50
Figure 26. Variation de la digestibilité de la matière sèche pour les 4 espèces végétales dominantes de la savane du Cap La Houssaye tous temps confondus sur la zone haute. (Test de comparaison multiple avec Tukey, n=117). HETCON : *H. contortus*, LEULEU : *L. leucocephala*, PANMAX : *P. maximum*, VACFAR : *V. farnesiana*.....51
Figure 27. Evolution dans le temps de la digestibilité de la MS des espèces végétales dominantes de la savane du Cap La Houssaye. HETCON : *H. contortus*, LEULEU : *L. leucocephala*, PANMAX : *P. maximum*, VACFAR : *V. farnesiana.* sur la zone haute. (Test de comparaison multiple avec Tukey, (n=117). 52
Figure 28. Analyse en composante principale (ACP) des paramètres physico-chimiques des 4 espèces végétales dominantes de la savane du Cap La Houssaye. NDF : teneur en cellulose+lignine+hemicellulose, ADL : teneur en lignine, PROTEIN : teneur en protéines brutes, DMSauf : Digestibilité de la MS. Les autres paramètres n'ont pas été traités lors de cette étude.....53
Figure 29. Représentation des pourcentages de temps qu'une chèvre du troupeau passe sur les diverses espèces végétales rencontrées dans la savane du Cap La Houssaye, le 27 juin 2018. Le suivi du comportement alimentaire a été réalisé dans la matinée, de 8h40 à 11h40. La chèvre s'est alimentée sur un temps total de 1h13.....65

Tableau 1. Dynamique de la végétation et les espèces représentées, issue de V. Boullet (2018)..... 15
Tableau 2. Analyse du sol de la zone haute (253 m). Deux analyses ont été réalisées: au centre de la zone supérieure (SAV8) ainsi qu'au centre de la zone inférieure (SAV12). pH eau, pH KCL, NDumas : azote total, Corg : C organique, P O-Dabin = phosphore Olsen-Dabin, Ca éch, Mg éch, K éch, Na éch : calcium, magnésium, potassium et sodium échangeable, CEC : capacité d'échange cationique..... 17
Tableau 3. Indices de dissimilarité de Sorensen (βsor), entre les 5 transects de chaque zone d'étude (haute, intermédiaire et basse) et ses deux composantes (βsim = spatial turnover ou remplacement d'espèces, βnes = gain ou pertes d'espèces) (Baselga, 2012)..... 33
Tableau 4. Indice de dissimilarité de Sorensen (βsor) entre les zones d'étude, tous transects confondus sur chacune des zones. Les deux composantes (βsim, βnes) de l'indice de Sorensen sont également représentées..... 35
Tableau 5. Tableau des P-values des comparaisons entre espèces, pour la teneur en NDF (Neutral Detergent Fiber)..... 45
Tableau 6. Tableau des P-values des comparaisons entre espèces pour la teneur en ADL (Acid Detergent Lignin)..... 47
Tableau 7. Tableau des P-values des comparaisons entre espèces pour la teneur en protéines brutes..... 49

Tableau 8. Tableau des P-values des comparaisons entre espèces pour la digestibilité de la matière sèche (MS). 51
Tableau 9. Besoins d'entretien d'une vache allaitante type "bœuf moka" estimés à partir de l'ouvrage d'Agabriel (2010) basée sur une vache à viande française. 54
Tableau 10. Apports énergétiques des espèces végétales dominantes de la savane du Cap La Houssaye au mois de mars, pour une vache allaitante. 54
Tableau 11. Apports en azote des espèces végétales dominantes de la savane du Cap La Houssaye au mois de mars, pour une vache allaitante. 55
Tableau 12. Besoins d'entretien d'une chèvre laitière, estimés à partir de l'ouvrage d'Agabriel (2010). 56
Tableau 13. Apports énergétiques des espèces végétales dominantes de la savane du Cap La Houssaye au mois de mars, pour une chèvre laitière. 56
Tableau 14. Apports en azote des espèces végétales dominantes de la savane du Cap La Houssaye au mois de mars, pour une chèvre laitière 56
Tableau 15. Estimation des apports d'associations d'espèces végétales pour couvrir les besoins alimentaires journaliers d'une vache allaitante type Moka de 340 kg, lors d'un pâturage itinérant. 57
Tableau 16. Estimation des apports d'associations d'espèces végétales pour couvrir les besoins alimentaires journaliers d'une chèvre péï, lors d'un pâturage itinérant. 57

Annexe 1. Table des paramètres de valeurs alimentaires des fourrages obtenues par le SPIR : définitions, abréviations et unités 73
Annexe 2. Tableau récapitulatif des codes issus du CBNM des espèces répertoriées au sein de la savane du Cap La Houssaye en mai 2018. 74
Annexe 3. Photographies des espèces végétales dominantes de la savane du Cap La Houssaye à La Réunion. A: Poaceae dominantes, en fin de saison des pluies : H. contortus à gauche; P. maximum à droite. B : Fabaceae dominantes : L. leucocephala à gauche et V. farnesiana à droite. (R. Solesse, P. Gaud) 75

INTRODUCTION

Les savanes tropicales sont des écosystèmes ouverts s'étalant sur approximativement 20% de la surface terrestre. Elles occupent une place importante dans l'économie, par les activités pastorales et agricoles qui y sont développées. En effet, celles-ci représentent et constituent des milieux de vie pour plus de 20 % de la population humaine et leur bétail (Prior *et al.*, 2009; Sankaran et al., 2005; Scholes and Archer, 1997). Les savanes tropicales sont souvent caractérisées par une strate herbacée continue et d'une strate arborée et arbustive discontinue (Gaud, 2017; Prior et *al.*, 2009; Sankaran *et al.*, 2004; Scholes and Archer, 1997). Deux types de savanes tropicales existent: les savanes arides ou semi-arides et les savanes mésiques recevant respectivement moins et plus de 650 mm d'eau par an (Sankaran *et al.*, 2004; Scholes and Archer, 1997).

Les strates arborées, arbustives et herbacées des savanes tropicales sont soumises à de nombreuses variations dans le temps et dans l'espace (Scholes and Archer, 1997). De nombreuses interactions positives ou négatives entre les différentes strates ont lieu et sont régies principalement par différents facteurs incluant les conditions climatiques, la topographie, les caractéristiques du sol, la géomorphologie, l'herbivorie et les feux (van Langevelde *et al.*, 2003; Sankaran *et al.*, 2004, 2005; Scholes and Archer, 1997). Des études dans les savanes tropicales d'Afrique ont montré que la croissance de la strate arborée et arbustive peut inhiber celle des herbacées, cela étant dû à une meilleure compétitivité des ligneux pour l'accès à l'eau dans le sol, aux nutriments et à la lumière (Ludwig *et al.*, 2001, 2004a; Scholes and Archer, 1997). Au contraire, il existe des interactions positives au sein des savanes tropicales entre les ligneux et les herbacées, permettant la coexistence des deux strates. En effet, les ligneux sont capables de faciliter la croissance des herbacées. Ils peuvent limiter l'évapotranspiration de ces dernières à l'aide de leur couvert végétal, ainsi que d'améliorer la montée de l'eau depuis les profondeurs du sol grâce à leurs racines et enfin d'améliorer la disponibilité en nutriments dans le sol (Ludwig *et al.*, 2004a, 2008; Scholes and Archer, 1997).

Les feux sont des composantes naturelles de la dynamique des savanes et des prairies en Afrique et en Australie. Les feux fréquents surviennent notamment dans les savanes tropicales où la forte production d'herbacée lors de la saison des pluies constitue une grande réserve de combustible lors de la saison sèche (Higgins *et al.*, 2000). La cause naturelle des feux dans les savanes tropicales est la foudre lors des saisons sèches mais depuis les dix derniers milliers d'années l'homme utilise le feu comme outil d'aménagement des terres pour la préparation de cultures, améliorer la qualité du pâturage pour le bétail (Frost and Robertson, 1987). Le feu a aussi été utilisé comme éléments stabilisants et prévenants la fermeture des savanes par les arbres ou arbustes

notamment dans les savanes africaines ou australiennes (Bond *et al.*, 2005). Selon des simulations réalisées lors de l'étude de Bond *et al* (2005), le couvert forestier pourrait doubler de 26,9% à 56,4% en absence de feux dans les savanes tropicales d'Afrique. Ainsi, les feux seraient un outil majeur de conservation de ces savanes tropicales. Le feu a divers effets sur la végétation, dépendant du régime du feu, c'est-à-dire de leur sévérité, leur fréquence et leur intensité (Bond *et al.*, 2005; Govender *et al.*, 2006). Il peut y avoir des effets sur la survie et la croissance des individus. En effet, ces feux peuvent diminuer la densité des ligneux en entrainant la mort totale ou la mort par « *topkill* » (représentant la mort de la biomasse aérienne-des individus) des individus de faibles diamètres, mais aussi maintenir par « *topkill* » les juvéniles au stade de plantules ou jeunes arbres (Frost and Robertson, 1987; Hoffmann and Solbrig, 2003; Sankaran *et al.*, 2008; Werner, 2005). Il a également été montré que les feux tardifs et extrêmes, dans les savanes tropicales d'Australie, réduisent la croissance des ligneux adultes, respectivement de 0,22 et de 0,08 cm par an (Prior *et al.*, 2006). De plus, les feux peuvent également avoir un effet négatif sur la strate herbacée. Une étude réalisée au sein d'une savane du sud-ouest de Madagascar a montré que les feux annuels diminuent le recouvrement herbacé et provoquent le retardement du développement de ces derniers (Rakotoarimanana *et al*, 2008). Outre l'impact des feux sur la biomasse totale des savanes, les feux ont des effets sur la structure et donc la dynamique et la composition des savanes (Frost *et al.*, 1986). Ces changements de structure au sein de la végétation de savane peuvent affecter le microclimat et la disponibilité de l'eau dans les sols, ainsi que les nutriments, et la lumière (Higgins *et al.*, 2007; Ludwig *et al.*, 2004b).

Un second phénomène ayant lieu dans les savanes tropicales est l'herbivorie. Le terme "herbivore" fait référence à toute espèce animale dont le régime alimentaire est exclusivement composé de matériel végétal (Boulanger, 2010). Les herbivores ont des effets directs sur la végétation, par consommation (défoliation) et des effets indirects tels que, la dispersion des graines (fèces, poils), l'apport d'éléments fertilisants à travers les urines ou les fèces, ou encore l'ouverture du milieu par piétinement (Baxter and Getz, 2005). L'effet direct de l'herbivorie sur la végétation dépend de l'intensité de celle-ci, représentée comme unité d'élevage d'animaux par unité de surface (« UBT/ha ») (Roques *et al.*, 2001) et de la fréquence de pâture (Savadogo *et al.*, 2007). De nombreuses études ont été réalisées sur l'importance des grands herbivores tels que des éléphants, buffles, girafes et des antilopes, mais également des petits herbivores (lapins, lièvres) pour l'équilibre entre les espèces herbacées et ligneuses des savanes africaines (van Langevelde *et al.*, 2003). En effet, les grands herbivores peuvent réduire la biomasse des ligneux ou limiter leur régénération (Augustine and Mcnaughton, 2004; Macias *et al.*, 2014). Il a été montré qu'ils peuvent aussi faciliter leur régénération en supprimant la biomasse herbacée (Goheen *et al.*, 2009).

Un troisième phénomène qui a lieu dans les savanes tropicales est l'envahissement des ligneux. C'est un phénomène qui a été observé et beaucoup reporté dans les savanes d'Afrique et d'Australie depuis la première moitié du 20ème siècle (O'Connor *et al.*, 2014). Ce phénomène est assez étudié dû à l'ampleur de ses effets et de sa dynamique (Asner *et al.*, 2003; Kraaij and Ward, 2006). En Afrique du sud, les savanes tropicales seraient menacées par la fermeture du milieu sur environ 13 millions d'hectares (Roques et al., 2001). La fermeture du milieu par les arbres et arbustes entraine l'altération des facteurs tels que l'humidité du sol, les nutriments et les conditions microclimatiques et supprime ainsi la productivité des herbacées et donc la diversité spécifique (Roques *et al.*, 2001; Stevens *et al.*, 2017). De plus, cela réduit également le potentiel de pâturage de ces savanes (Angassa, 2014). Les causes de ce phénomène ne sont actuellement pas entièrement comprises, mais il est avancé que la diminution des activités pastorales (par suppression des feux ou arrêt des élevages) depuis le 19ème siècle dans les savanes, les variations climatiques, la disparition des prédateurs ou encore l'introduction d'espèces non natives, pourraient avoir accentués la croissance des ligneux (Archer, 2010; Eldridge *et al.*, 2011; O'Connor *et al.*, 2014).

Afin de minimiser l'envahissement des ligneux exotiques dans les savanes, les feux et l'herbivorie peuvent être utilisés en tant qu'outils de gestion. Les feux peuvent induire la levée de dormance des graines des ligneux dans le sol (Tadros *et al.*, 2011a), d'où l'importance de mettre en place de l'herbivorie après la passage du feu pour limiter l'établissement des plantules ou limiter la croissance des jeunes pousses (Pellew, 1983; Prins and van der Jeugd, 1993; Staver *et al.*, 2009). Afin d'assurer l'efficacité des feux sur le long terme, il est important que la pression des herbivores soit contrôlée (van Langevelde *et al.*, 2003). En effet, une pression d'herbivorie trop importante peut entrainer une diminution de la biomasse herbacée ou de combustible et entrainer ainsi la diminution de l'intensité des feux et son efficacité. Cela peut tendre à engendrer l'envahissement des ligneux exotiques (van Langevelde *et al.*, 2003; Roques *et al.*, 2001).

La mise en place de cette gestion pastorale, après un brûlage dirigé, nécessite de mesurer au préalable la qualité nutritive des fourrages. Ce paramètre est la combinaison de sa valeur nutritive (valeur énergétique, protéique, azotée et teneurs en minéraux) et de son ingestibilité (quantité ingérée par l'animal recevant un fourrage à volonté comme seul aliment). Cette mesure est importante puisqu'elle mesure l'aptitude du fourrage à couvrir les besoins nutritionnels de l'animal (entretien et production) (Agabriel, 2010; Barbet-Massin *et al.*, 2004). La valeur alimentaire varie sous l'effet d'un certain nombre de facteurs tels que l'âge de la repousse, le stade de végétation, la saison, la nature du fourrage, ainsi que le mode de présentation (Barbet-Massin *et al.*, 2004). En effet, l'âge de la repousse est l'un des premiers facteurs influençant la valeur alimentaire du fourrage dû à la lignification des parois végétales du fourrage âgé impliquant ainsi l'ingestibilité de la lignine.

En effet, celle-ci empêche l'attaque des éléments digestibles du fourrage par les microbes présents dans le rumen. De même, le taux de matière sèche et de fibres augmente avec l'âge de la plante (Cuvelier and Dufrasne, 2015). Un second facteur est le stade de végétation et la saisonnalité. Ranaivoarivelo (2001) a réalisé une étude sur une poacée dominante, *Heteropogon contortus* (L.) P.Beauv., de savane tropicale de Madagascar, sur uniquement les parties de la plante potentiellement ingérées par les animaux. Les résultats indiquent que les valeurs azotées diminuent de plus de 50 % entre le stade de repousses en décembre et la fin de la floraison en mars, avant fructification. De plus, en fin de saison sèche, lorsque les plantes sont à l'état de paille, le taux de cellulose brut atteint son maximum.

Les savanes de l'Île de La Réunion sont présentes principalement sur la côte ouest de l'île sur environ 480 hectares et s'étendent entre le littoral et 400 m d'altitude (Strasberg *et al.*, 2005). Celles-ci ne seraient que secondaires puisqu'elles résulteraient d'un défrichement (emprise des activités agricoles ou d'élevage et extension de l'urbanisation) d'une forêt semi-xérophile naturelle (Cadet, 1977; Lacoste and Picot, 2014). Dans ces savanes de l'ouest de La Réunion, uniquement une seule espèce indigène a été recensée jusqu'à maintenant, *Heteropogon contortus*. Depuis l'arrêt des activités pastorales suivant les feux, ces savanes sont menacées de fermeture, par des espèces exotiques qui ont été principalement introduites par l'homme en tant que fourrage dès le XIXème siècle, notamment des ligneux tels que *Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit et *Vachellia farnesiana* (L.) Wight & Arn (Boullet, 2007) (**Figure 1**). Dès les années 1994, Gauvin *et al.* (1995) ont montré que les effectifs de *L. leucocephala* avaient doublé en deux ans, en absence de feux, sur des parcelles de 5 700 m² et 4300 m² situées dans les savanes de La Réunion dans la commune de Trois-Bassins.

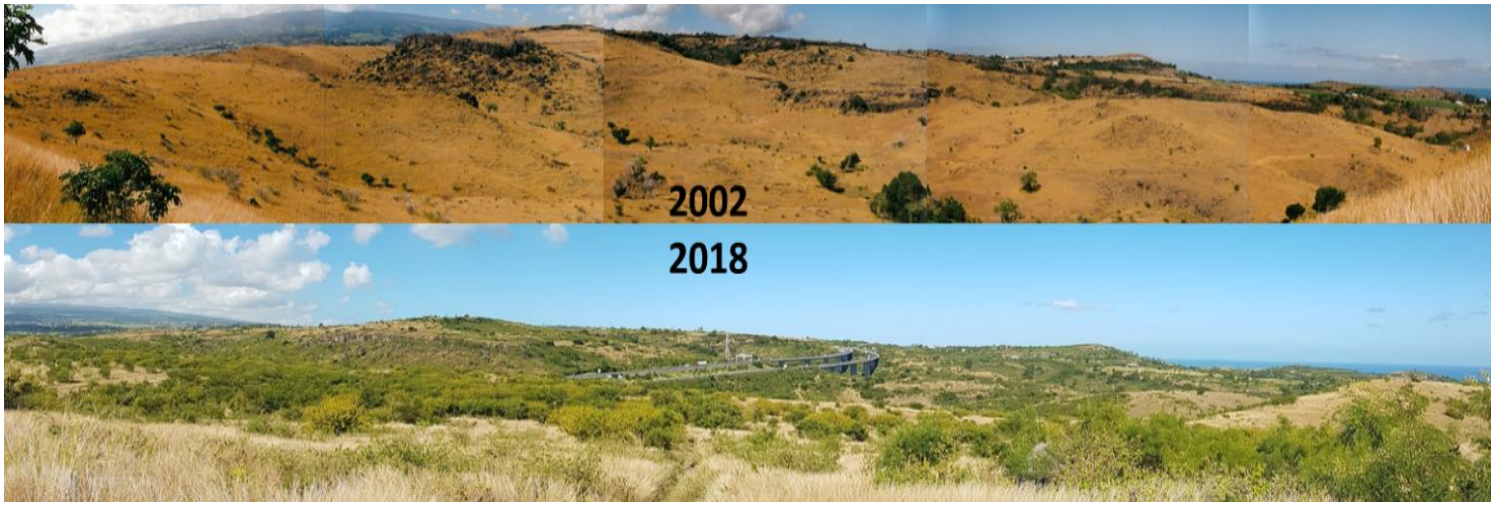


Figure 1. Photographies de la savane située au Cap La Houssaye montrant l'évolution du paysage et son embroussaillement entre 2002 et 2018. a : Photo réalisée par Serge Briffaud 2002, b : Photographie prise par Tangama Maëva 2018.

Un projet de recherche et de gestion intitulé « Les savanes de la côte sous le vent à La Réunion : une approche interdisciplinaire et expérimentale de la connaissance et de la gestion des environnements littoraux », s'est donc développé depuis 2016 et est financé par la Fondation de France ainsi que le Conservatoire du Littoral. Ce projet vise principalement à :

(1) Délimiter la zone de « savane de la côte sous le vent ». Ce zonage permet de caractériser la végétation des savanes de la côte ouest et est important pour que l'ensemble des acteurs du projet travaille à la même échelle,
(2) Mettre en place des brûlages dirigés dans le but de lutter contre l'envahissement des ligneux exotiques et de maintenir le milieu ouvert,
(3) Créer un cheptel constitué principalement d'animaux de races locales récemment reconnues (chèvres péi et bœufs mokas) pour la mise en place d'un pâturage dirigé et itinérant dans les zones de savanes suivant les brûlages dirigés, dans le but de limiter l'envahissement des ligneux exotiques, tout en valorisant ces races locales au sein de l'Île de La Réunion,
(4) Enfin, le but est de rassembler le maximum de connaissances sur la savane: historique de l'occupation des sols, caractérisation des paysages et de la végétation.

Ces actions sont réalisées par de nombreux acteurs rassemblant le Conservatoire du littoral, le CNRS de Bordeaux via l'UMR PASSAGES, l'Office Nationale des Forêts (ONF), l'UMR PVBMT (Unité Peuplement Végétaux et Bioagresseurs en Milieu Tropical) du CIRAD (Centre de coopération Internationale en Recherche Agronomique pour le Développement), l'Université de La Réunion, le CREGUR (Centre de Recherches et d'Etudes en Géographie de l'Université de La Réunion), l'association APPER (Association pour la Promotion du Patrimoine et de l'Ecologie à la Réunion), la sécurité civile ainsi que la SDIS 974 (Service Départemental d'Incendie et de Secours de La Réunion). Ce projet a mis en place un premier brûlage en novembre 2016. Une étude a été réalisée dans le cadre d'un stage de Master 1 BioGet (Gaud, 2017) afin d'identifier l'impact de ce feu sur la dynamique de végétation de la savane du Cap La Houssaye. Celle-ci a révélé un impact négatif du feu sur les ligneux, entrainant une mortalité de 19,90% pour les *L. leucocephala* et de 23,26% concernant les *V. farnesiana*, pour des individus respectivement de diamètre inférieur à 1 cm et 2 cm. Par contre, sans le passage de feu, une abondance de 5 plantules de *L. leucocephala* a été reportée et après le passage du feu, une abondance de 30 plantules a été observée. Le feu induirait donc la levée de dormance des graines de cette espèce exotique envahissante (EEE). Au vu de ce dernier résultat, il serait nécessaire d'aménager une activité pastorale, qui pourrait succéder à la mise à feu et ainsi exercer une pression de pâture suffisante permettant le contrôle des repousses des ligneux exotiques.

Le long d'un gradient altitudinal, les changements de conditions climatiques telles qu'une différence de température, de précipitations ou d'ensoleillement, peuvent influencer la diversité végétale (Lee *et al.*, 2013). De nombreuses études ont été réalisées le long d'un gradient altitudinal sur des espèces de forêts tropicales ou de montagnes mais peu d'études ont été faites sur les plantes vasculaires dans ce système de savane. Ces études portant sur les gradients d'altitudes ont montré que la richesse spécifique des plantes vasculaires atteint une valeur maximale à une altitude intermédiaire (Grytnes *et al.*, 2006). Lors de ce stage, il a tout d'abord été question d'évaluer la diversité végétale de la savane du Cap La Houssaye le long d'un gradient altitudinal court de 0 m à 250 m d'altitude. Cette caractérisation le long de ce gradient fournira quelques éléments de réponses au premier enjeu du projet sur « les savanes de la côte ouest sous le vent », concernant la délimitation de la zone d'étude. Il s'agira donc de répondre aux questions suivantes :

- Comment se caractérise la richesse spécifique et la structure de la végétation le long de ce gradient altitudinal ? Comment se réparti les espèces le long de ce gradient ?
- Comment se caractérise la diversité béta (β)/composition floristique (*turnover*) le long de ce gradient ?
- Quels sont les paramètres qui influent le plus la richesse spécifique et le recouvrement des ligneux dans ce système de savane ?

Les hypothèses posées sont :

(1) La richesse spécifique augmente le long du gradient altitudinal court au sein du système de savane.
(2) La composition floristique est plutôt liée à un remplacement en espèces qu'à un enrichissement d'espèces.

Dans un deuxièmement temps, ce stage a pour but d'évaluer l'efficacité des feux dirigés, dans le cadre du second enjeu du projet. Cependant, étant donné que le second feu dirigé, effectué en novembre 2017, n'a pas fonctionné correctement, le présent stage s'est donc attaché à continuer l'étude réalisée après le premier feu en novembre 2016, par Gaud (2017). Les questions suivantes ont été traitées:

- Comment se caractérise la diversité végétale des savanes du Cap La Houssaye avant et après le passage du feu. Quelle est son évolution dans le temps ?
- Comment se caractérise la composition floristique (*turnover*) après le passage du feu ?
- Comment évolue le nombre d'individus de ligneux exotiques dans le temps après le passage du feu?

Les hypothèses sont :

(1) Les feux ont un impact sur la diversité végétale au sein de ce système de savane.
(2) Les feux influencent la composition floristique de ce système de savane.
(3) Les feux ont un impact sur la survie des ligneux.

Enfin, dans un dernier temps, dans le but de répondre au troisième enjeu du projet, ce présent stage s'est intéressé également à suivre la qualité fourragère des quatre espèces dominantes de la savane. Deux herbacées de la famille des Poaceae et deux ligneux de la famille des Fabaceae sont suivies au cours du temps (de mars à juin 2018) afin de définir leurs valeurs alimentaires, les rations nécessaires au bétail, et les teneurs en composés secondaires. Ces données sont fournies par la méthode de spectrométrie dans le proche infrarouge (SPIR) et permettent de répondre aux questions suivantes nécessaires à la mise en place d'un troupeau composés de races locales:

- Quelle est l'évolution de la qualité fourragère des espèces dominantes au cours du temps, dans une période allant de mars à juin?
- Les quatre espèces végétales sont-elles capables de couvrir les besoins d'entretien du cheptel ?

Les hypothèses sont :

(1) La qualité fourragère des espèces dominantes diminue au cours de l'année pour les Fabaceae ainsi que les Poaceae.
(2) Les Poaceae ne sont pas suffisantes pour couvrir les besoins d'entretien d'une chèvre et d'une vache de races locales.

MATÉRIELS & MÉTHODES

1. Site d'étude : Les savanes du Cap La Houssaye à l'Île de La Réunion

L'Île de La Réunion (55°39' E; 21°00' S) est une île d'origine volcanique de 2512 km² qui se situe dans l'Océan Indien, dans l'Archipel des Mascareignes. Les savanes sont représentées principalement sur la côte ouest de l'île et s'étendent sur environ 4810 hectares (Strasberg *et al.*, 2005). Elles sont classées en ZNIEFF de type II (« grands ensembles naturels riches et peu modifiés, offrant des potentialités biologiques importantes »). Dans un contexte d'intensification de l'urbanisation sur la côte ouest de La Réunion, le Conservatoire du Littoral s'est impliqué dans une politique de sauvegarde et de préservation sur 193 hectares de savanes au Cap La Houssaye, depuis 2003. Ce milieu est une des dernières grandes zones de milieux ouverts, qui semble être menacé par la fermeture par des ligneux exotiques (Lacoste & Picot, 2014). Le substrat de ces savanes est composé de sols bruns peu épais et pauvres, caillouteux et présente en général une forte acidité. Différents systèmes de pentes sont présents, de moyennes à fortes ainsi que des parois, des falaises et quelques replats (Lacoste & Picot, 2014). Ces savanes occupent une zone proche du littoral, la plus chaude et la plus ensoleillée de l'île, où les précipitations moyennes n'atteignent pas les 1000 mm par an (Boullet, 2007).

Les analyses phytosociologiques de la végétation des savanes du Cap La Houssaye réalisées par (Boullet, 2018) ont révélé l'enchainement de différents stades de végétation (**Tableau 1**). Cette dynamique reflète le passage d'une savane ouverte à une savane presque entièrement boisée (pré-forêt). Afin d'avoir une vision globale de cette dynamique et des espèces qui sont représentées dans chaque stade, ceux-ci ont été décrits ci-dessous (Boullet, 2018). Les premiers stades correspondant aux « tonsures pionnières », « pelouses pionnières » et « pelouses post-pionnières » ne sont pas abordés dans le cadre de cette étude.

Tableau 1. Dynamique de la végétation et les espèces représentées, issue de V. Boullet (2018).

Savane	Savane ourlet ou stade de vieillissement	Le stade de « Ourlet »	Le stade de « Prémanteau »	Le stade de « Manteau bas et élevé » (MB-ME)	Le stade de « Préforêt »
En général : *Heteropogon contortus, Tephrosia purpurea* (L.) Pers, *Cajanus scarabaeoides* (L.). En savane ouverte: *Heteropogon contortus , Indigofera linifolia* (L. f.) Retz., *Alysicarpus monilifer* (L.) DC et *Zornia gibbosa* Span. En savane en voie de fermeture : *Cajanus scarabaeoides* et *Rhynchosia malacophylla* (Spreng.) Bojer.	*Heteropogon contortus et C. scarabaeiodes,* des sous-arbrisseaux comme *Desmanthus virgatus* (L.) Willd, ou des herbacées hautes telles que *Desmodium gangeticum* (L.) DC, *Melochia nodiflora* Sw. et des lianes comme *Clitoria ternatea* L., *R. malacophylla* et *Macroptilium atropurpureum* (DC.) Urb.	*Achyranthes aspera* L.et *Leonotis nepetifolia* (L.) R. Br.	*Lantana camara* L., soit *Dichrostachys cinerea* (L.) Wight & Arn. *Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit, *Vachellia farnesiana* (L.) Wight & Arn. et *Ehretia cymosa* Thonn.	MB : Végétation <4 m de hauteur : *Vachellia farnesiana*, *Leucaena leucocephala*, *E. cymosa* et *Prosopis juliflora* (Sw.) DC. sont les principales espèces exotiques de ce type de manteau ME : végétation >4 m : *Leucaena leucocephala* , *Ehretia cymosa* , *Schinus terebinthifolia* Raddi, *Albizia lebbeck* (L.) Benth.	Formation arbustive > 8 m de hauteur. *Tamarindus indica* L., *Pithecellobium dulce* (Roxb.) Benth. et *Albizia lebbeck*.
 Photo. de M. Tangama (2018)	 Photo de V. Boullet (2018)	 Photo de V. Boullet (2018)		 Photo. de M. Tangama (2018)	 Photo de R. Solesse (2018)

2. Caractérisation de la végétation de savane le long d'un court gradient altitudinal.

2.1 Les sites étudiés

Différentes zones ont été étudiées, à 3 altitudes différentes (**Figure 2**). La première zone d'étude (55°25E;21°03'S) se situe sur la parcelle brûlée en novembre 2016, au sud d'Hélilagon à 253 m d'altitude (zone haute). La végétation est assez hétérogène sur cette zone. Elle est en effet caractérisée par un fort piquetage en *Leucaena leucocephala* et en *Vachellia farnesiana*. Cette formation végétale est caractéristique, selon la classification de V. Boullet (2018), du stade de manteau élevé (**Tableau 1**). Sur les 10 transects posés sur la zone haute, 5 transects ont été étudiés pour la caractérisation de la végétation le long du gradient altitudinal. La seconde zone d'étude (55°25E;21°02'S) se situe à 185 m d'altitude (zone intermédiaire) et présente une faible hétérogénéité de végétation. En effet, les poacées telles que *Heteropogon contortus* recouvre majoritairement cette zone et sont assemblées à des lianes telles que *Cajanus scarabaeoides*. Un faible

piquetage par les ligneux est observé sur cette zone. L'ensemble de ces caractéristiques tend à montrer que cette formation végétale serait caractéristique du stade de savane en voie de fermeture (**Tableau 1**). Enfin, la troisième zone d'étude (55°23E;21°02'S) se situe à entre 26 m et d'altitude (zone basse), proche de l'océan. Cette zone se situe proche d'un axe routier (RN1). Un fort recouvrement en *H. contortus* est observé et un piquetage plus prononcé en *L. leucocephala* est observé. Sur la zone basse, des feux ont été recensés en 2005, 2008, 2012 et 2013. Sur la zone intermédiaire un feu a été noté en 2014. Cette année le projet prévoit d'expérimenter un nouveau brûlage dirigé sur ces deux zones.

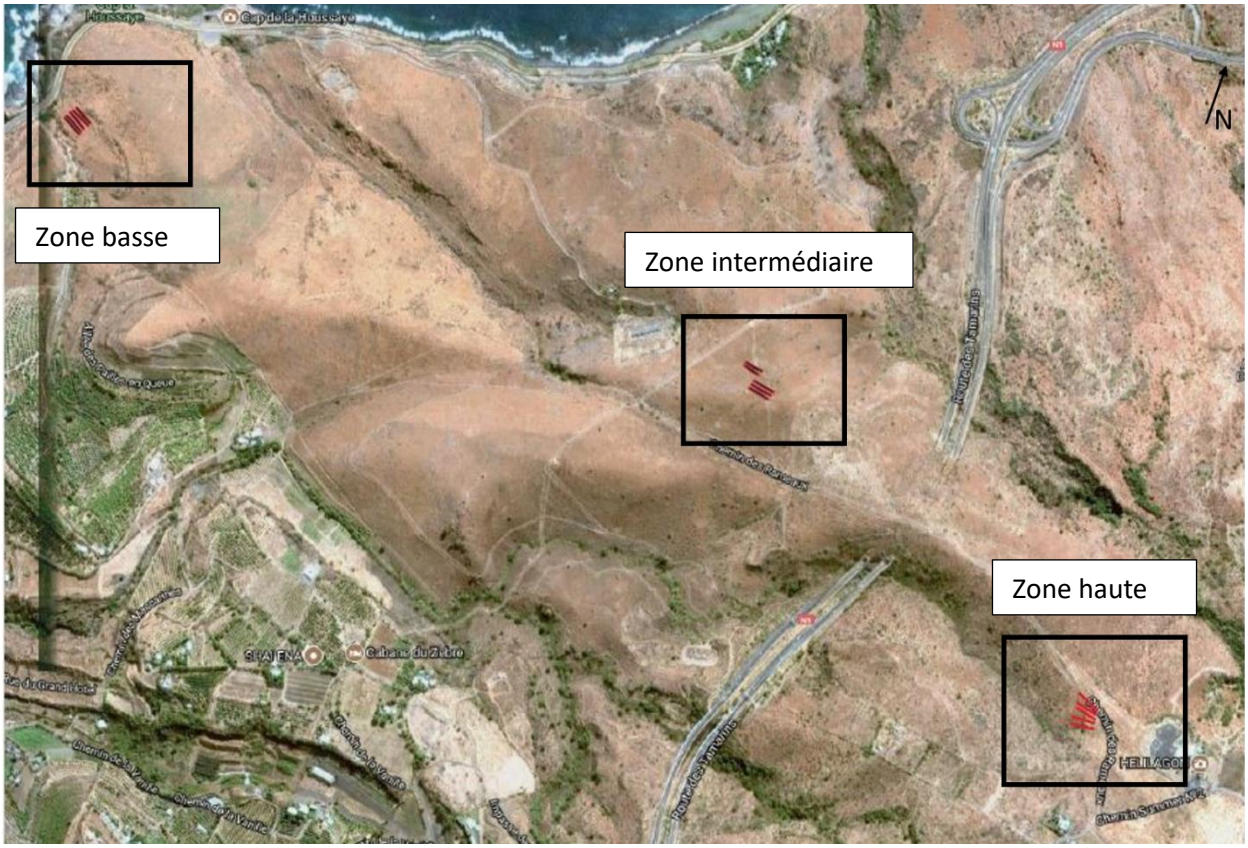


Figure 2. Localisation des trois zones d'études au sein de la savane du Cap La Houssaye (Zone haute à 253 m, zone intermédiaire à 185 m et zone basse à 26 m d'altitude).

Une analyse de sol a été réalisée uniquement sur la zone haute (253 m). Elle a été effectuée au centre de la zone supérieure et au centre de la zone inférieure (**Tableau 2**). La capacité d'échange cationique (CEC) du sol, correspondant au nombre de cations que peut retenir celui-ci sur son complexe absorbant, est comprise entre 23 et 25 mé/100g. Le pH de ces sols est peu acide. Une forte concentration en calcium (Ca) et en magnésium (Mg) dans le sol est à noter en comparaison au potassium (K) et au sodium (Na).

Tableau 2. Analyse du sol de la zone haute (253 m). Deux analyses ont été réalisées: au centre de la zone supérieure (SAV8) ainsi qu'au centre de la zone inférieure (SAV12). pH eau, pH KCL, NDumas : azote total, Corg : C organique, P O-Dabin = phosphore Olsen-Dabin, Ca éch, Mg éch, K éch, Na éch : calcium, magnésium, potassium et sodium échangeable, CEC : capacité d'échange cationique.

	pH eau	**pH KCL**	**N Dumas**	**C orga**	**P O-Dabin**	**CEC**	**Ca éch**	**Mg éch**	**K éch**	**Na éch**
	pH	pH	g/kg MS105	g/100g MS105	mg/kg MS105	mé/100g sec	mé/100g sec	mé/100g sec	mé/100g sec	méq/100g sec
SAV 8	6.400	5.310	3.759	6.852	11.870	39.592	23.441	17.485	0.551	0.212
SAV 12	6.790	5.480	2.909	4.748	7.766	44.109	25.882	20.389	0.732	0.218

2.2 Protocole de mesure de la richesse spécifique

Des relevés floristiques ont été réalisés sur un total de 15 transects de 100 m² : 5 en zone haute (SAV17, SAV7, SAV8, SAV9, SAV10), 5 en zone intermédiaire (SAV31, SAV32, SAV33, SAV34, SAV35) et 5 en zone basse (SAV36, SAV37, SAV38, SAV39, SAV40) (**Figure 2**). Sur chaque zone, les transects sont espacés entre eux de 8 m à 10 m et éloignés au minimum de 2 m des sentiers, souvent empruntés par la population. Ces relevés floristiques ont été réalisés en mai 2018. Le protocole de suivi de la végétation de Gaud (2017) a été utilisé. Chaque transect de 100 m² a été divisé en 10 bandes de 2 m x 5 m. La présence des espèces a été notée. Concernant les herbacées, leur abondance a également été relevée au sein de chaque bande. Les arbres et arbustes appartenant à cette strate ont été dénombrés au sein des 15 transects. La strate arbustive a été définie comme contenant tous les ligneux d'une hauteur supérieure ou égale à 1 m. Les lianes sont définies comme toute plante grimpante utilisant d'autre végétaux comme support. Leur stade phénologique a été noté. La hauteur et le/les diamètre(s) du tronc à hauteur de poitrine (DBH) des deux arbustes les plus abondants (*L. leucocephala* et *V. farnesiana*) ont été également relevés et les individus de plus de 1 m 30 ont été marqués à l'aide d'étiquettes en aluminium. L'identification des espèces a été faite à l'aide du guide de végétation de la savane crée l'année dernière par Gaud (2017). Le référentiel taxonomique utilisé est celui du Conservatoire National Botanique des Mascareignes ("CBNM - Index de la flore."). Les trois premières lettres de l'espèce et les trois premières lettres du genre ont été utilisées pour distinguer les espèces. Par exemple, pour *Vachellia farnesiana* le code sera VACFAR. Cette codification est utilisée pour la présentation des résultats. Lorsque la détermination n'a pas pu se faire sur le terrain, des échantillons, des photos et des informations morphologiques ont été relevés pour ensuite être analysés en laboratoire.

3. Gestion et conservation de la savane par les feux dirigés : efficacité des feux dirigés.

3.1 Réalisation des brûlages dirigés

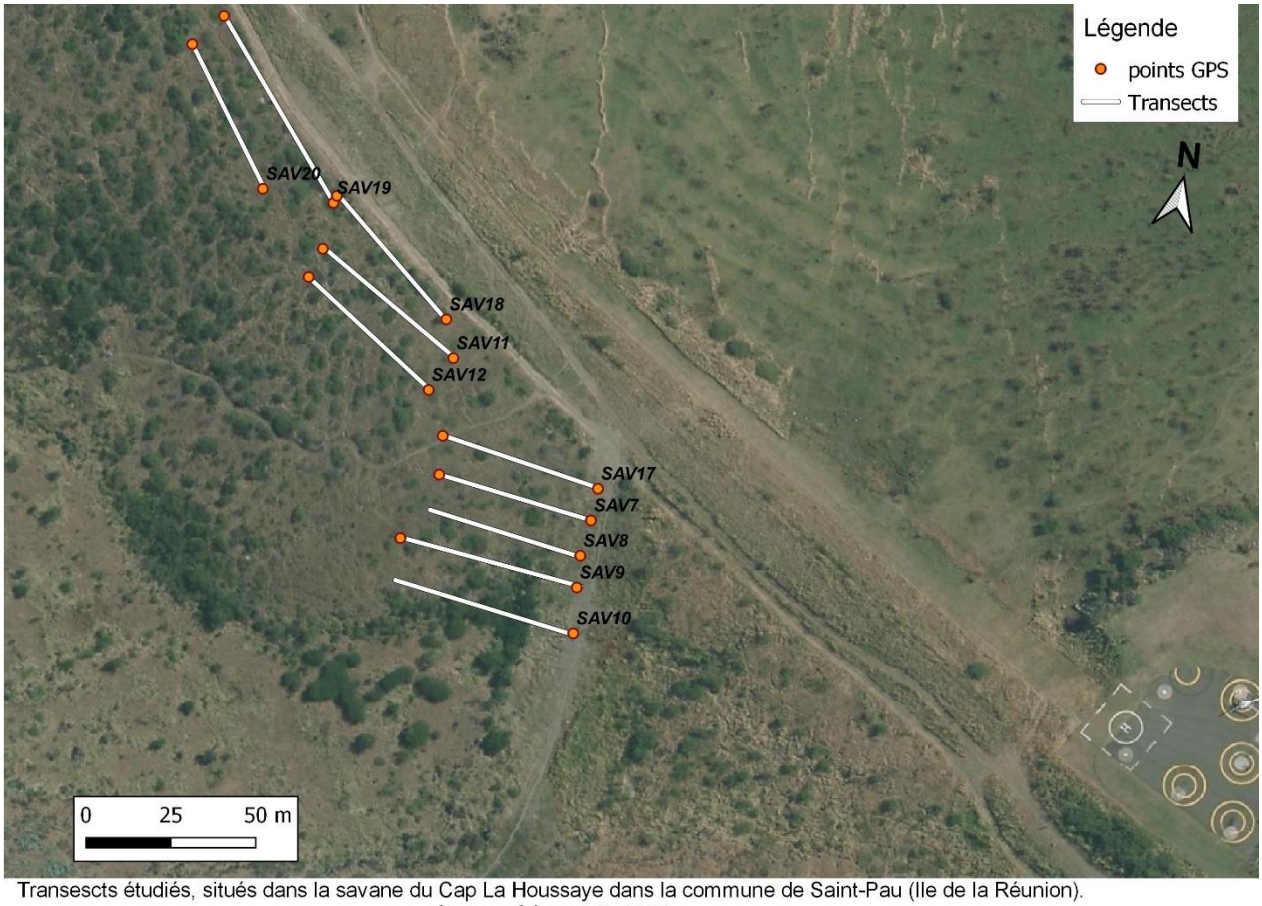
Un premier brûlage dirigé a eu lieu en novembre 2016 sur 4 hectares de savanes, dans la commune de St Paul au lieu-dit l'Eperon (**Figure 3**). Les relevés de végétation ont été réalisés suite à ce premier feu (Gaud, 2017). Un second feu a été réalisé en novembre 2017 mais n'a pas fonctionné correctement. En effet, plusieurs piquets en plastiques ont été retrouvés intacts. Un pare-feu de 5 m a été créé au préalable autour de la zone à brûler par une des équipes de l'ONF à chaque feu, pour éviter la propagation des feux et protéger les habitations aux alentours.

Figure 3. Brûlage dirigé réalisé par les sapeurs-pompiers en novembre 2016 dans la savane du Cap La Houssaye.

3.2 Protocole de mesure de l'impact du feu sur la végétation

Afin de mesurer l'efficacité du feu sur la dynamique de végétation, des relevés floristiques ont été réalisés sur 10 transects sur la zone haute (253 m d'altitude). La zone haute se découpe en deux sites : un premier site avec 5 transects (SAV17, SAV7, SAV8, SAV9, SAV10) qui sont situés en moyenne entre 248 et 253 m d'altitude, et un second site avec 5 autres transects (SAV11, SAV12, SAV18, SAV19, SAV20) qui sont situés plus bas, en moyenne entre 238 m et 252 m d'altitude (**Figure 4**). Le même relevé floristique utilisé par Gaud (2017) a été réalisé ici. Les relevés ont débuté avant la mise à feu en novembre 2016 (= T0) puis ont été continués tous les mois pendant 6 mois suivant la mise à feu (T1= décembre 2016, T2= janvier 2017, T3=février 2017, T4=mars

2017, T5= avril 2017, T6= juillet 2017) par Gaud (2017). Cette année, ces relevés ont été continués tous les deux mois (T14= mars 2018 T16= mai 2018, T18= juillet 2018).



Transescts étudiés, situés dans la savane du Cap La Houssaye dans la commune de Saint-Pau (Ile de la Réunion).
Source: Géoportail, 2017

Figure 4. Localisation des transects étudiés sur la zone haute (253 m) visualisée à l'aide de Qgis.

4. Gestion de la savane par les activités pastorales à La Réunion : mesure de la qualité fourragère des espèces dominantes de la savane

4.1 Présentation des quatre espèces dominantes de la savane du Cap La Houssaye

Espèces	Caractéristiques
Heteropogon contortus (HETCON)	- Herbacée vivace, environs 70 cm de hauteur de la famille des Poaceae. Les épillets sont munis d'un callus allongé et piquant. - Elle est retrouvée au stade de jeune plantule dès le début de la saison des pluies, en décembre et la production d'épis se produit au mois d'avril. La mise en disposition de ce type de fourrage pour l'alimentation des bovins est possible mais préférable en début de saison lorsque l'herbe est encore verte et que les épis ne sont pas encore présents (Corniaux et al., 1994) - La levée de dormance des graines est favorisée par les composants issus de la fumée (Baldos, 2013) - Espèce indigène de La Réunion
Panicum maximum (PANMAX)	- Herbacée de la famille des Poaceae. Plante fourragère importante dans les pays chauds. Elle forme des touffes denses dressées pouvant atteindre 2 m de haut, composées de longues feuilles et surmontées de tiges fertiles. - La floraison a lieu vers mars/avril. La qualité fourragère chute en fonction de la saison (Corniaux et al., 1994). - Espèce adventice à La Réunion.
Leucaena leucocephala (LEULEU)	- Espèce ligneuse de la famille des Fabacées. Arbre à croissance rapide. Ses longues feuilles alternes, bipennées sont composées de 5-10 paires de folioles ayant une quinzaine de paires de foliolules linéaires. Les fleurs forment des glomérules blancs et ses fruits sont de longues gousses plates vertes virant au brun à maturité. - La levée de dormance des graines est favorisée par les feux (Gaud, 2017 ; Tadros, 2011) - Sa valeur nutritionnelle avec au moins 30% de protéines ainsi qu'une bonne digestibilité de ces protéines et de la matière sèche font du LEULEU, une bonne espèce fourragère pour l'alimentation du bétail (Ahmed, Sánchez, Avilés, Mahdy, & Camaal, 2017; Barros-Rodríguez et al., 2014; Corniaux et al., 1994; Giang, Wanapat, Phesatcha, & Kang, 2016). - Espèce originaire du Mexique. Elle a été introduite à La Réunion comme fourrage pour le bétail entre 1820-1830 et est actuellement une espèce envahissante.
Vachellia farnesiana (VACFAR)	- Espèce ligneuse de la famille des Fabacées. Cet arbre possède des branches composées de nombreuses épines et les feuilles caduques sont composées et bipennées. Les fleurs sont des glomérules jaunes et les fruits sont des gousses cylindriques brunes à noirâtres. - La levée de dormance est favorisée par les feux mais peut être inhibée par des parasites (Erkovan, 2013). - Originaire d'Amérique tropicale, elle a été introduite à La Réunion et devenue envahissante

4.2 Echantillonnage des espèces végétales de la savane

L'échantillonnage des quatre espèces dominantes de la savane (HETCON, PANMAX, LEULEU, VACFAR) a été réalisé au sein des placettes brûlées en 2016, sur la zone haute (253 m), tous les mois entre mars et juin 2018. A l'aide d'un sécateur, la biomasse végétale a été récoltée dans un quadrat de 0,25 m² (0,5x0,5 m). Pour les deux espèces ligneuses, uniquement les tiges tendres et ses feuilles ont été récoltés, comme indiqué en **Figure 5**.

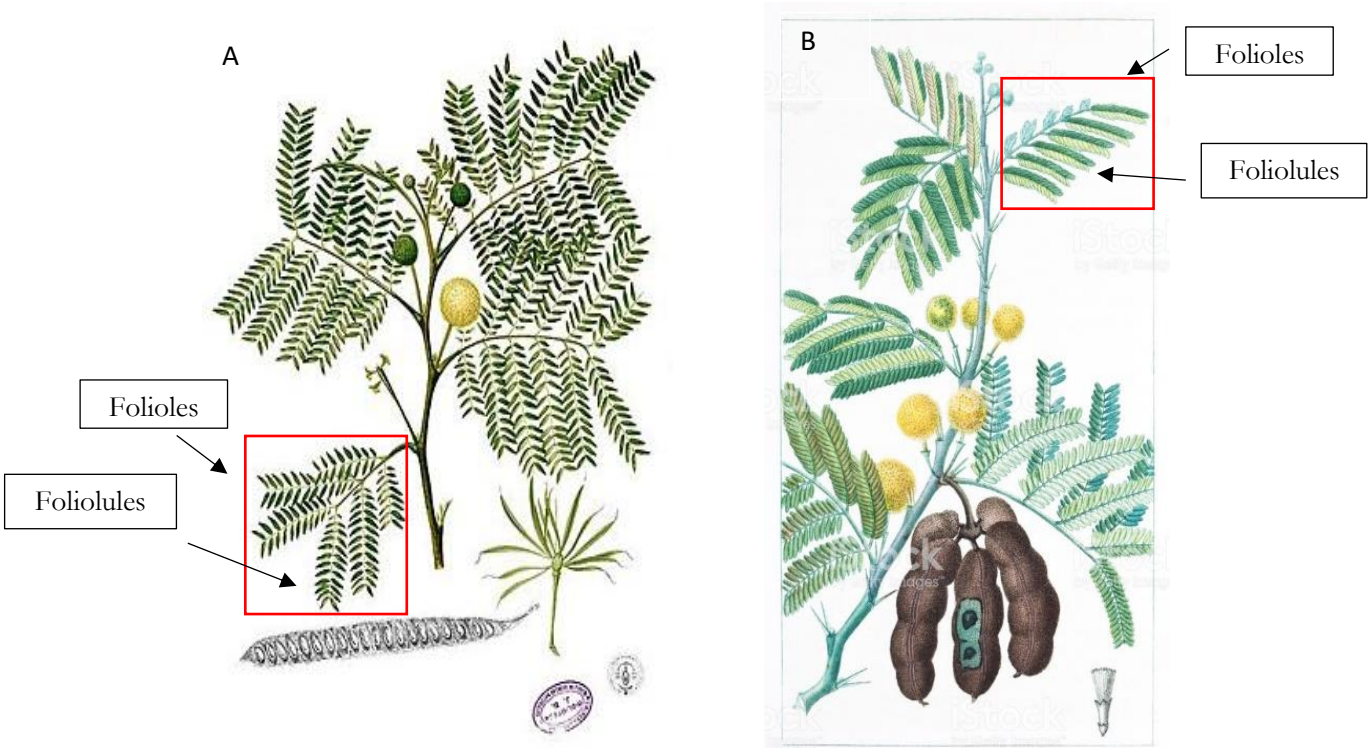


Figure 5. Schéma des feuilles des espèces ligneuses, en A: *L. leucocephala, en B: V. farnesiana.* Les encadrés rouge correspondent aux folioles et leurs foliolules qui sont récoltées pour la mesure de la qualité fourragère. Illustrations issues de la base de donnée Tropicos.

Une seule récolte par espèce entre chaque placette de 100 m² a été réalisée, sur sept points d'échantillonnage. Un total de 117 échantillons a été obtenu sur 4 mois. Concernant les ligneux dominants, seules les feuilles avec les jeunes tiges des individus ont été récoltées, afin de faciliter et de ne pas biaiser les mesures au SPIR. Chaque échantillon a été pesé, pour chaque espèce, par site, permettant d'avoir ainsi une estimation du rendement à l'échelle de la parcelle de la matière sèche (tonnes de matière verte par hectare ou tonnes de matière sèche par hectare). Jusqu'à 500 grammes de biomasse de chaque échantillon a été placé en étuve à 70°C pendant 48h, dans des contenants spécifiques. Des mesures de poids frais avant le passage à l'étuve et de poids sec après le passage à

l'étuve ont été réalisées. Ces échantillons séchés ont ensuite été réduits en poudre afin d'effectuer les mesures de qualité fourragère au spectromètre (**Figure 6**).

Figure 6. Schéma des différentes étapes pour la mesure de la qualité fourragère des espèces végétales à l'aide d'un SPIR.

4.3 Mesure de la qualité fourragère : utilisation de la méthode SPIR (Spectrométrie dans le Proche InfraRouge)

La spectrométrie dans le proche infrarouge (SPIR) est une technique basée sur des analyses de références et des propriétés d'absorption des rayonnements infrarouges par les molécules organiques. Elle utilise la lumière proche infrarouge s'étendant sur une gamme de longueur d'inde allant de 800nm (limite avec le visible) à 2500 nm (limite avec le moyen infrarouge) (Cen & He, 2007). L'absorption des rayonnements par les échantillons dépend de la composition de l'échantillon. En effet, les liaisons chimiques sont capables d'absorber les rayonnements correspondant à des fréquences particulières (Cen & He, 2007; Wang & Paliwal, 2007). Ainsi, c'est par cette propriété des liaisons chimiques des molécules organiques que la spectroscopie dans le proche infrarouge va pouvoir faire le lien entre l'absorption de la lumière et la nature de l'échantillon (Cirad-Campus international de Baillarguet, 2007). L'appareil va envoyer des faisceaux lumineux de longueurs d'ondes dans le proche infrarouge, par pas de 2, de 1100 nm à 2500 nm. L'absorption de la lumière à chacune de ces longueurs d'onde va constituer le spectre de l'échantillon, à l'aide d'une base de référence de 8134 échantillons. Cette base contient des valeurs de référence de fourrages de Mayotte, d'Australie, d'Israël et de la Sardaigne. A partir de ce spectre, une analyse en composante principale (ACP) est réalisée. L'ensemble des échantillons de références (8134) et les nouveaux échantillons (117) y sont projetés. Une distance, nommée GH, est calculée entre le centre de gravité du point de référence et les points des nouveaux échantillons. Cette distance représente la fiabilité de la prédiction. Un GH <3 indique une adéquation entre l'échantillon d'intérêt et l'échantillon de référence. Des analyses statistiques complexes sont nécessaire afin d'effectuer la calibration, qui va permettre de relier les spectres et les analyses chimiques. Cette calibration se fait en utilisant des techniques de régression aux moindres carrés partiels (PLS) et va permettre de prédire les teneurs des constituants organiques des échantillons d'intérêts (**Figure 7**).

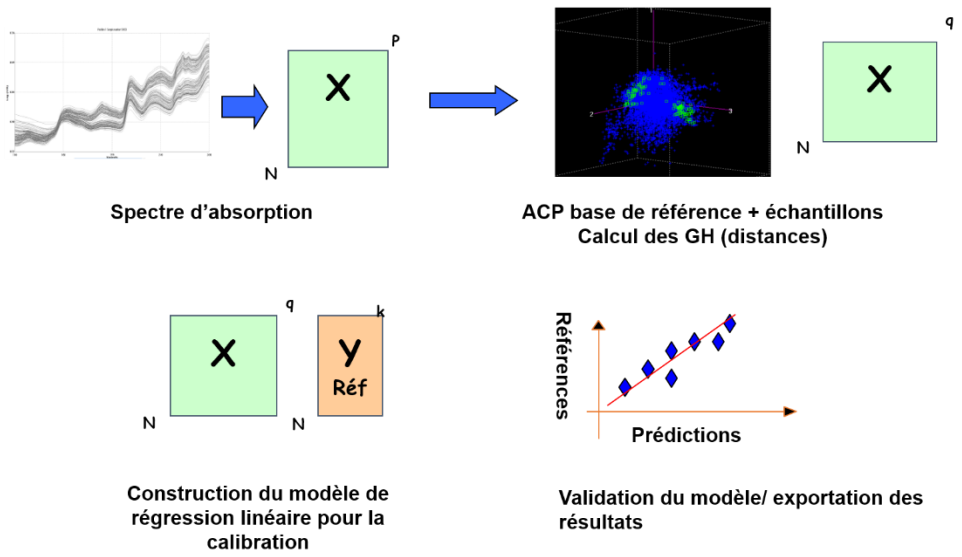


Figure 7. Les étapes de la calibration et de la prédiction des valeurs fourragères pour la méthode SPIR utilisées pour la mesure de la qualité fourragère des espèces. Schéma inspiré de Serge Nabeneza.

Les constituants prédits par le SPIR sont représentés en **Annexe 1**. Les quatre paramètres suivants ont été exploités afin d'étudier la variation des constituants glucidiques selon les familles d'espèces végétales ainsi que leur variation dans le temps (Agabriel, 2010) :

- La teneur en NDF (*Neutral Detergent Fiber*), correspondant à la teneur de l'ensemble cellulose, lignine et hémicellulose. La cellulose est le constituant principal des parois des cellules végétales. Elle est responsable de la rigidité de la tige et est très peu digestible. La lignine représente le constituant le plus rigide des végétaux et est pratiquement indigestible. Enfin, l'hémicellulose sont liés à la lignine et sont donc moins digestible que la cellulose.
- La teneur en ADL (*Acid Detergent Lignin*) représente la teneur en lignine.
- La teneur en protéines brutes correspond à la proportion en protéines brutes.
- La digestibilité de la matière sèche (MS) correspond à l'efficacité (ou rendement) de la digestion. La digestibilité est dépendante de la composition des fourrages en constituants organique tels que la cellulose et la lignine.

Afin d'évaluer l'efficacité des espèces végétales dominantes de la savane à couvrir les besoins d'entretien et de production de lait de la vache allaitante type Moka et de la chèvre laitière péï, les paramètres suivant ont été utilisés:

- Unité Encombrement Lait (UEL), indique l'encombrement crée par le fourrage dans le rumen. Plus ce paramètre est élevé, moins l'animal consommera ce fourrage.
- Unité Fourragère Lait (UFL) : quantité d'énergie nette pour la production laitière contenue dans un kg de matière sèche. Elle est exprimée en unité fourragère (UFl/kgMS).
- PDI : apport en azote du fourrage selon l'azote (PDIN) ou l'énergie contenue (PDIE). Les PDIN sont les protéines digestibles dans l'intestin permises par l'azote de la ration et les PDIE sont les protéines digestibles dans l'intestin permise par l'énergie de la ration.
- BalPDI ou équilibre PDIN et PDIN, traduit l'excès ou un déficit d'azote du fourrage.

5. Analyses statistiques

L'ensemble des analyses statistiques a été réalisé sous R Studio, avec la version de R 3.5.1 (R Core Team, 2018). L'effectif total de transects étudiés pour la caractérisation de la végétation le long du gradient altitudinal est de 15. Concernant l'étude de l'effet du feu sur la végétation, 10 transects ont été étudiés.

5.1 Caractérisation de la végétation le long d'un court gradient altitudinal

5.1.1Variation de la richesse spécifique

Un modèle linéaire généralisé (*glm*) (McCulloch, 2000) a été utilisé afin de voir comment se caractérise la végétation le long du gradient altitudinal. La richesse spécifique totale a été calculée pour chaque transect et pour chaque zone d'étude (haute, intermédiaire et basse).

5.1.2 Variation de la diversité béta

Sur le logiciel R, le package *Betapart* (1.5.0) a été utilisé pour analyser les changements de composition végétale le long du gradient altitudinal. Ce package permet d'obtenir la beta diversité, qui représente la variation en composition d'espèce entre différents sites d'étude. Cette beta diversité peut résulter d'un remplacement d'espèces (*turnover spatial*) ou d'un enrichissement en espèces ou perte d'espèces entre sites. Le package permet donc de calculer la beta diversité par l'indice de dissimilarité totale de Sorensen ainsi que leur différentes composantes (*turnover* et

enrichissement). L'indice de Sorensen prend en compte le nombre d'espèces communes entre 2 sites ainsi que le nombre d'espèces total présent au sein des différents sites. Cet indice de dissimilarité proche de 0 indique une forte similarité de composition végétale entre différents sites. A l'inverse, un indice proche de 1 montre une différence totale de composition végétale entre 2 sites.

$$\beta_{sor} = \beta_{sim} + \beta_{nes} = \frac{b+c}{2a+b+c}$$

Avec :

- β_{sim}, indice de dissimilarité de Simpson ou *turnover*
- β_{nes} Enrichissement en espèces
- β_{sor}, indice de dissimilarité totale de Sorensen
- a, le nombre d'espèces en commun entre 2 sites
- b, le nombre d'espèces uniquement retrouvées dans le site le plus pauvre
- c, le nombre d'espèces uniquement retrouvées dans le site le plus riche

Cet indice de dissimilarité de Sorensen a été tout d'abord calculé pour voir s'il existe des variations de composition végétale entre les transects au sein de chaque zone d'étude. Puis ces indices ont été calculés entre les différentes zones, tous transects confondus. Des clusters (*hcclust*) ont été réalisés afin de visualiser ces résultats .

5.1.3 Structure de la végétation le long du gradient altitudinal

Un test de Kruskal-Wallis (KW) a été réalisé afin de voir comment se caractérise la hauteur des herbacées dominantes telles que *H. contortus,* selon l'altitude. L'argument « pairwise.wilcox.test » a été utilisé afin de comparer les hauteurs des individus en fonction des différentes altitudes. Pour les ligneux envahissants dominants, un test de Wilcoxon (TW) a été effectué afin de comparer la hauteur des individus de ligneux envahissants dominants, *L. leucocephala*, entre la zone haute (253 m) et basse (26 m).

5.1.4 Facteurs influençant la richesse spécifique totale et le recouvrement des ligneux exotiques envahissants.

Une Analyse en Composante Principale (ACP) a été réalisée afin de visualiser les variables quantitatives expliquant le plus la richesse spécifique totale au sein de chaque transect ainsi que leur recouvrement global en ligneux. Pour chacun des 15 transects étudiés, les variables suivantes ont été utilisées:

- « sentier »: distance des transects à un sentier (m)
- « rec_ligneux » : recouvrement globale de la strate arborée/arbustive (%)
- « dbh_moy » : diamètre moyen des ligneux (m)
- « canop_moy » : hauteur moyenne des ligneux (m)
- « rec_sol » : recouvrement en sol nu (%)
- « rec_herb » : recouvrement de la strate herbacée (%)
- « RS_tot » : richesse spécifique totale
- « pente_moy » : pente moyenne (%)

5.2 Suivi de l'impact du feu sur la végétation de la zone haute (253 m)

5.2.1 Effets du feu sur la richesse spécifique

La fréquence d'occurrence des espèces correspond au nombre de fois où une espèce est retrouvée au long du suivie de T0 à T18. Les espèces qui ont été retrouvées moins de 5 fois ont été dénommées comme « espèces peu fréquentes ». Au contraire, les espèces retrouvées plus de 5 fois ont été appelées « espèces communes ». Un test de Tukey (*t.test*) a été réalisé afin de comparer la richesse spécifique totale (espèces communes + peu fréquentes) des différents temps avec T0.

5.2.2 Turnover de la végétation après le passage du feu

Afin de visualiser l'effet du feu sur la composition végétale, une classification ascendante hiérarchique a été faite. Celle-ci permet de visualiser les similitudes de composition végétale entre chaque temps. La classification a été réalisée à l'aide du lien moyen par l'indice de Jaccard, permettant d'obtenir des distances de dissimilarité de communautés végétales entre deux temps. De plus, pour compléter cette première analyse, l'indice de *turnover* (Tveg) a été calculé. Il permet de visualiser les changements de composition végétale au cours du temps (Cleland *et al.*, 2013). Ce dernier représente le renouvellement des espèces entre une période de temps, c'est-à-dire la proportion d'espèces gagnées ou perdues rapportée sur le total d'espèces observées au cours des deux périodes :

$$Tveg = \left(\frac{I + E}{T}\right)$$

Avec :

- I = nombre de nouvelles espèces
- E = nombre d'espèces perdues
- T = nombre total d'espèces présentes aux deux temps

Cet indice a été initialement choisi dans le travail précédent (Gaud, 2017) et a été maintenu ici afin de garder une homogénéité de lecture des résultats obtenus depuis 2017.

5.2.3 Evolution du nombre de ligneux dominants de la savane du Cap La Houssaye

Un modèle linéaire à effets mixtes généralisés (*glmer*) (Bates, Mächler, Bolker, & Walker, 2014) a été utilisé à l'aide du package *lme4*, afin d'étudier l'effet du temps sur le nombre d'individus de deux ligneux dominants (LEULEU, VACFAR), en intégrant le facteur « transect » comme variable aléatoire. Des comparaisons multiples entre les différents temps ont été réalisées (*glht*) à l'aide du package *multcomp* (Hothorn *et al.*, 2017).

5.3 Suivi de la qualité fourragère des espèces végétales dominantes de la savane du Cap La Houssaye (sur la zone haute, 253 m).

5.3.1 Evolution dans le temps de la qualité fourragère des 4 espèces dominantes étudiées

Tout d'abord, un modèle linéaire (*lm*) a été réalisé afin de voir l'effet de l'espèce (*H. contortus, P. maximum, L. leucocephala, V. farnesiana*) et du site sur chaque paramètre obtenu par le SPIR (NDF, ADL, protéines brutes et digestibilité de la matière sèche). Le premier site correspond à la zone située entre 248 et 253 m d'altitude, tandis que le second se situe légèrement plus bas entre 238 m et 252 m d'altitude. Une comparaison multiple (*glht*) a ensuite été réalisée sur ce modèle afin de comparer les valeurs des différents paramètres entre chaque espèce. Ensuite, afin de voir l'effet du temps (mois) sur chaque paramètre, un modèle linéaire a été réalisé pour chaque espèce. Au total, 4 analyses ont été effectuées pour chaque paramètre. Des comparaisons multiples ont été ensuite réalisées afin de comparer deux à deux les temps (mois) par espèce. Aucune comparaison entre les espèces n'a été faite ici.

5.3.2 Valeurs nutritives des 4 espèces dominantes

Les valeurs nutritives des 4 espèce dominantes du mois de mars 2018, mesurées par l'analyse SPIR, ont servi à évaluer la capacité de chacune d'elle à couvrir les besoins d'entretien des animaux (vache allaitante type Moka et chèvre laitière péï). Les besoins d'entretien, en énergie et protéines, d'une vache allaitante type Moka, d'un poids moyen de 340 kg, et d'une chèvre laitière d'un poids moyen de 56 kg, ont été estimés à partir des équations produites par l'INRA (Agabriel, 2010). Le poids vif (PV) d'une vache de race Moka étant bien inférieur aux poids vif des races à viande françaises, les besoins ont été corrigés sur la base du poids métabolique ($PV^{0,75}$). Concernant la chèvre laitière, les besoins d'entretien ont été calculés selon une relation de proportionnalité, en se référençant à une chèvre de 60 kg avec des besoins énergétiques de 0,79 UFL/j , 50 g de protéines et une CI de 1,41 kgMS/j (Agabriel, 2010).

Les calculs suivants ont été effectués :

(1) Les besoins d'entretien en énergie d'une vache tarie et d'une vache en lactation :

$$\textbf{Besoins en énergie} = 0{,}041 \times (PV^{0,75})$$

Avec : - Besoins en énergie en UFL/j
- PM ou poids métabolique = PV (poids vif) à la puissance 0,75.

(2) Les besoins d'entretien en azote (ou protéines) d'une vache tarie et d'une vache en lactation :

$$\textbf{Besoins en protéines} = 3{,}25*(PV^{0,75})$$

Avec : - Besoins en protéines en g
- PM ou poids métabolique = PV (poids vif) à la puissance 0,75.

(3) Les quantités de fourrages ingérées par la vache allaitante de race Moka ont été estimées à partir de la capacité d'ingestion et de la valeur d'encombrement des fourrages (en UEL). Elles correspondent donc au rapport entre la capacité d'ingestion (8,7 kgMS/j) et l'unité d'encombrement (UEL) du fourrage.

Les apports des fourrages, en énergie et en protéines, pour la vache allaitante de race Moka et la chèvre laitière, ont été calculés en multipliant les quantités ingérées par la valeur unitaire des fourrages. Ces apports ont ensuite été comparés aux besoins théoriques.

(4) L'énergie apportée par chaque fourrage dépend de la capacité d'ingestion (CI) et l'énergie contenue dans le fourrage (UFL):

Energie app/fourrage = E contenue dans le fourrage x CI

Avec : - Energie apporté/fourrage en UFL/j
- Capacité d'ingestion en kgMS/j
- Energie contenue dans le fourrage en UFL/kgMS

(5) Les PDIE apportés par les fourrages sont calculés tels que :

Protéines app/fourrage = PDIE du fourrage x CI

Avec :
- Protéines app/fourrage en g
- PDIE du fourrage en g/kgMS
- CI en kgMS

(6) Enfin la production laitière permise par l'énergie et par les protéines pour une vache allaitante ou une chèvre laitière adulte a été calculée comme suit :

$$\text{Production de lait permise par l'énergie} = \frac{\text{Energie app par fourrage} - \text{besoins en énergie}}{0{,}44}$$

$$\text{Production de lait permise par les protéines} = \frac{\text{PDIE ou PDIN app par fourrage} - \text{besoins en protéines}}{48}$$

Avec :

- Production de lait permise par l'énergie et par les protéines en L/j pour la vache allaitante et en kg/j pour la chèvre laitière.
- Energie apportée par fourrage en UFL/j
- Protéines (PDIN ou PDIE) apportés par le fourrage (g)
- Besoins en énergie en UFL/j et besoins en protéines en g
- Pour un litre de lait, 0,44 UFL/j et 48 g de protéines sont nécessaires

RÉSULTATS

1. Caractérisation de la végétation et de la composition floristique le long d'un court gradient altitudinal au sein de la savane du Cap La Houssaye.

Le long du gradient altitudinal, sur l'ensemble des 3 zones étudiées (haute, intermédiaire et basse), 34 espèces ont été répertoriées en mai 2018. Globalement, le recouvrement en herbacées est plus important sur la zone basse et intermédiaire, par rapport à la zone haute où le recouvrement de la strate arborée/arbustive domine.

1.1 Variation de la richesse spécifique totale

Sur les 5 transects étudiés (100 m²) pour chaque zone (H,I,B), la richesse spécifique totale (RS) varie peu. A l'exception de la zone haute (253 m) où un transect SAV10 possède la diversité la plus élevée des 15 transects avec un total de 22 espèces (**Figure 8**). De plus, la RS totale la plus élevée se situe sur la zone haute, avec un total de 30 espèces, tandis que la RS est de 6 espèces sur la zone intermédiaire (185 m) et de 10 espèces sur la zone basse (26 m). Il n'y a pas de différence significative de RS entre la zone basse et la zone intermédiaire (P-value=NS). Une différence très significative de la RS est observée entre la zone haute et intermédiaire (P-value <1e-04***) et entre la zone haute et la zone basse (P-value <1e-04***).

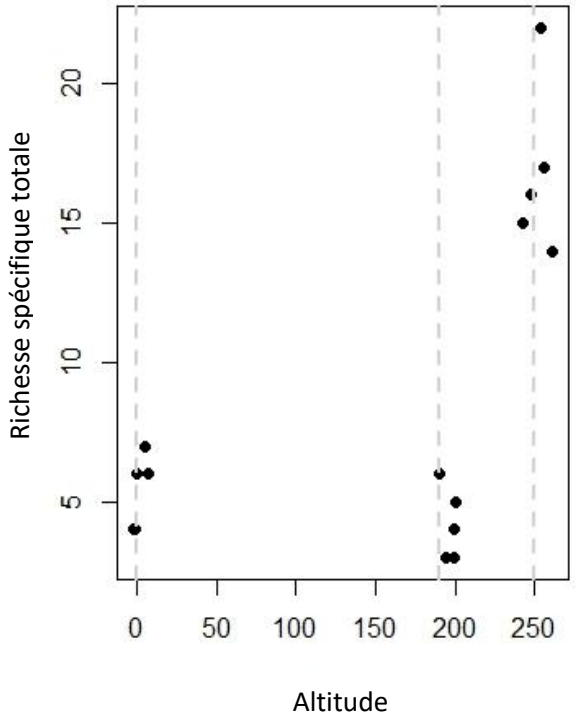


Figure 8. Richesse spécifique totale au sein de la savane du Cap La Houssaye, selon les transects et en fonction de l'altitude (n=15)

Les espèces sont réparties différemment sur les 3 altitudes (**Figure 9**). En effet, 23 espèces se retrouvent uniquement en zone haute (***Annexe 2***) dont 1 Anacardiaceae, 1 Boraginaceae, 3 Convolvulaceae, 1 Euphorbiaceae, 8 Fabaceae, 1 Lauraceae, 2 Malvaceae, 1 Passifloraceae, 3 Poaceae, 1 Verbenaceae et 1 espèce non identifiée. De plus, 6 espèces sont communes entre la zone intermédiaire et la zone haute dont 4 Fabaceae, 1 Nyctaginaceae et 1 Poaceae. Entre la zone basse et la zone haute, 6 espèces sont également communes, dont 3 Fabaceae, 1 Nyctaginaceae,1 Passifloraceae, et 1 Poaceae. Toutes les espèces retrouvées sur la zone intermédiaire sont aussi présentes soit sur la zone haute soit sur la zone basse. Une plus forte occurrence (fréquence d'occurrence supérieure de 115) pour l'espèce ligneuse exotique et envahissante telle que *Leucaena leucocephala* (LEULEU) est observée sur la zone haute par comparaison à la zone intermédiaire et basse. La seconde espèce dominante exotique, *Vachellia farnesiana* (VACFAR) ne se retrouve qu'en zone haute, avec une fréquence d'occurrence de 48 individus. Quatre espèces dont 2 identifiées sont uniques à la zone basse : *Clitoria ternatea* (CLITER) et *Indigofera linifolia* (INDLIN). Une importante occurrence est observée pour trois espèces sur la zone intermédiaire : *Cajanus scarabaeoides* (CAJSCA) avec une fréquence d'occurrence de 49, *Tephrosia purpurea* (TEPPUR) avec une fréquence d'apparition supérieure de 12 et *Crotalaria retusa* (CRORET) dont la fréquence d'occurrence est de 17.

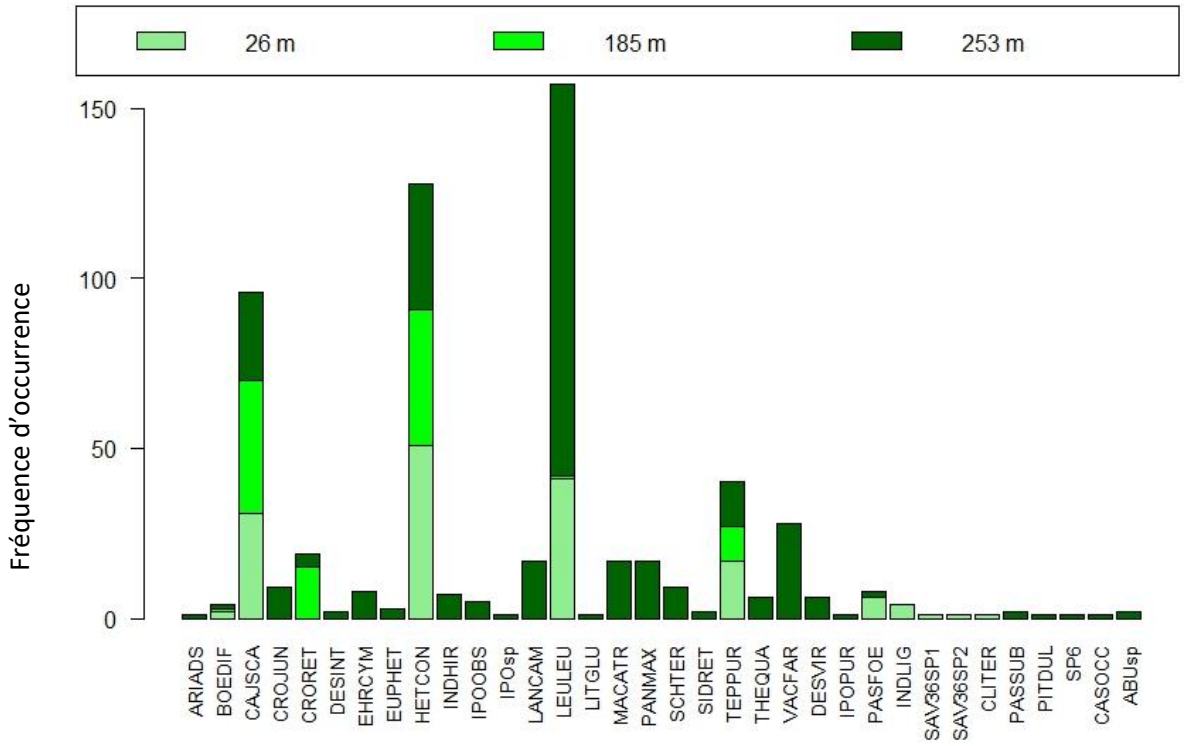


Figure 9. Répartition des espèces selon leur fréquence d'occurrence en fonction de l'altitude. Zone haute= 253 m, zone intermédiaire = 185 m et zone basse= 26 m. Les noms latins des espèces sont reportés en **Annexe 2**.

1.2 Composition floristique et patron de diversité β

Variation de la diversité β entre les transects de chaque zone d'étude

La composition végétale entre chaque transect de chaque zone d'étude est différente (**Tableau 3**). Les indices de dissimilarité de Sorensen retrouvés entre les 5 transects pour les zones basse (B) et hautes (H) sont similaires (βsor=0,47). Cet indice de dissimilarité est plus faible pour la zone intermédiaire où il semble que la composition floristique entre les 5 transects étudiés soit plus homogène (βsor=0,37). En zone haute et en zone basse, cette dissimilarité est principalement liée à une βsim plus élevée (βsim = 0,366), c'est-à-dire à un remplacement d'espèces entre chaque transect. Cela n'est pas observé pour la zone intermédiaire.

Tableau 3. Indices de dissimilarité de Sorensen (βsor), entre les 5 transects de chaque zone d'étude (haute, intermédiaire et basse) et ses deux composantes (βsim = *spatial turnover* ou remplacement d'espèces, βnes = gain ou pertes d'espèces) (Baselga, 2012).

Dissimilarité entre les 5 transects	**Zone haute**	**Zone intermédiaire**	**Zone basse**
$\boldsymbol{\beta_{sor}}$	0,47	0,37	0,47
β_{sim}	0,36	0,06	0,30
β_{nes}	0,11	0,31	0,17

Le dendrogramme de classification de la composition floristique montre des groupes de transects avec des similarités de composition végétale, au sein de chaque zone d'étude (**Figure 10**). En effet, au sein de la zone haute, des similitudes de composition végétale est observée entre les transects SAV17, SAV7 et SAV8. Cependant, une forte dissimilarité est observée entre les transects SAV9 et le reste. Au sein de la zone intermédiaire, l'indice de Sorensen montre également des similarités entre les transects SAV33 et SAV35 ainsi que SAV31 et SAV32 de la zone intermédiaire. Une forte dissimilarité est observée entre SAV34 et les autres transects. Des similarités sont également observées entre les transects de la zone basse tels que SAV37 et SAV38 ainsi que SAV39 et SAV40. Il est à noter qu'une forte dissimilarité est observée entre le SAV36 et les autres transects.

Au sein d'une même zone, il est à noter que pour des transects espacés de 8 à 10 m, des dissimilarités floristiques sont observées, illustrant une certaine hétérogénéité du milieu, avec la zone intermédiaire étant la plus homogène.

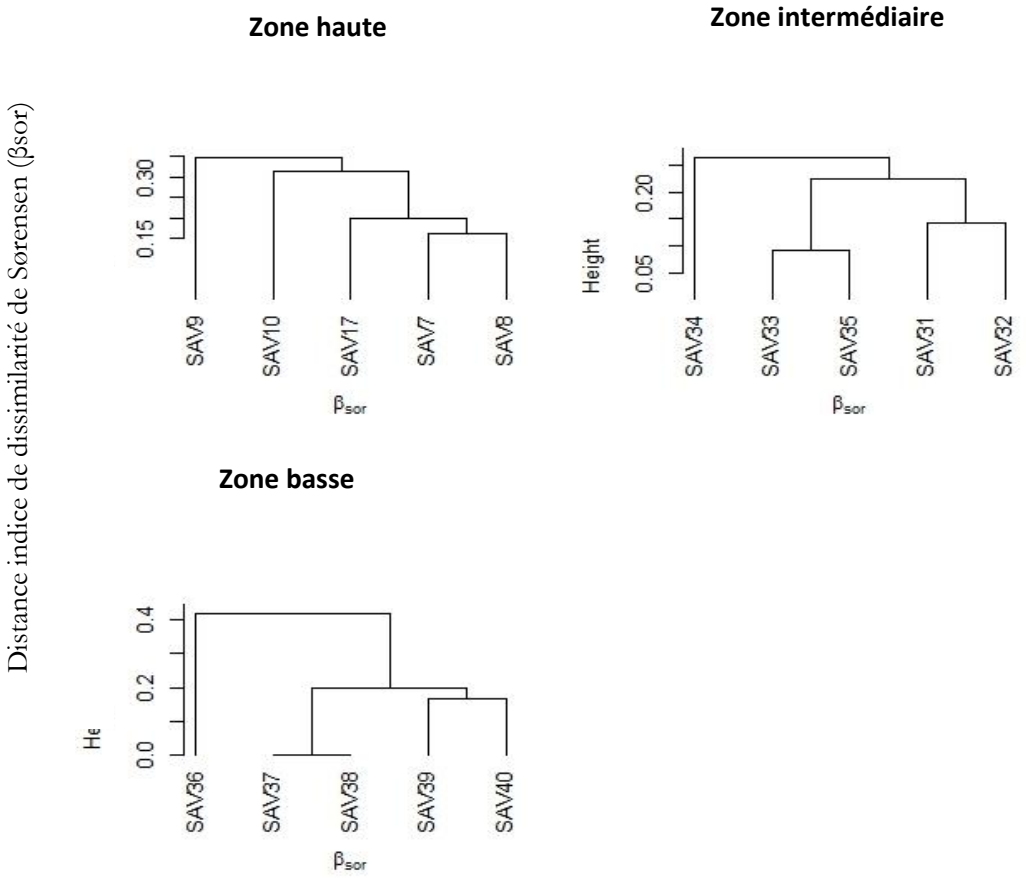


Figure 10. Classification de la composition floristique pour chaque transect, par zone d'étude, selon l'indice de Sorensen (βsor).

Variation de la diversité β le long du gradient d'altitude

Des différences de composition végétale entre les zones d'études sont observées (**Tableau 4**). La composition floristique entre la zone basse et la zone intermédiaire est similaire (βsor = 0,37) (**Tableau 4**). Il est observé une forte différence de composition floristique entre la zone basse et la zone haute (βsor = 0,70). Cette dissimilarité est principalement expliquée par un remplacement d'espèces (βsim=0,40). La composition floristique est également hétérogène entre la zone haute et la zone intermédiaire (βsor = 0,67). Cette dissimilarité est expliquée principalement par un gain d'espèces (**Figure 8**) entre la zone intermédiaire et la zone haute (βnes=0,67) .

Ainsi, il est observé le long de ce petit gradient plusieurs processus qui semble influencer l'assemblage des plantes sur ces 3 zones. Principalement, un remplacement d'espèces avec l'altitude est observé.

Tableau 4. Indice de dissimilarité de Sorensen (βsor) entre les zones d'étude, tous transects confondus sur chacune des zones. Les deux composantes (βsim, βnes) de l'indice de Sorensen sont également représentées.

Dissimilarité entre zones	**β sor**	**β sim**	**β nes**
Zone haute vs. zone intermédiaire	0,67	0	0,67
Zone haute vs. zone basse	0,70	0,40	0,30
Zone intermédiaire vs. zone basse	0,38	0 ,17	0,21

1.3 Structure de la végétation

La structure de la végétation est différente entre les trois zones altitudinales étudiées (**Figure 11**). Sur un total de 29 espèces sur la zone haute, il a été recensé 14 espèces d'herbacées, ainsi que 7 espèces d'arbres ou arbustes et 8 espèces de lianes. Sur les 6 espèces retrouvées en zone intermédiaire, 4 sont des herbacées, 1 est une espèce ligneuse et 1 est une liane. Enfin, sur les 10 espèces de la zone basse, il a été recensé 3 espèces d'herbacées, 1 espèce d'arbre ou arbuste et 3 espèces de lianes. Ainsi, pour chaque étage altitudinal étudié, la strate herbacée domine en terme de nombre d'espèces (RS), suivie par le type biologique « liane » puis par les ligneux (arbres et arbustes). Au sein des trois zones étudiés, l'herbacée la plus dominante est *Heteropogon contortus* (HETCON). Dans la strate arborée/arbustive, l'espèce dominante est *L. leucocephala* (LEULEU). Enfin, la liane la plus fréquente principalement associées aux tiges apicales des *H. contortus* (HETCON), est *C. scarabaeoides* (CAJSCA).

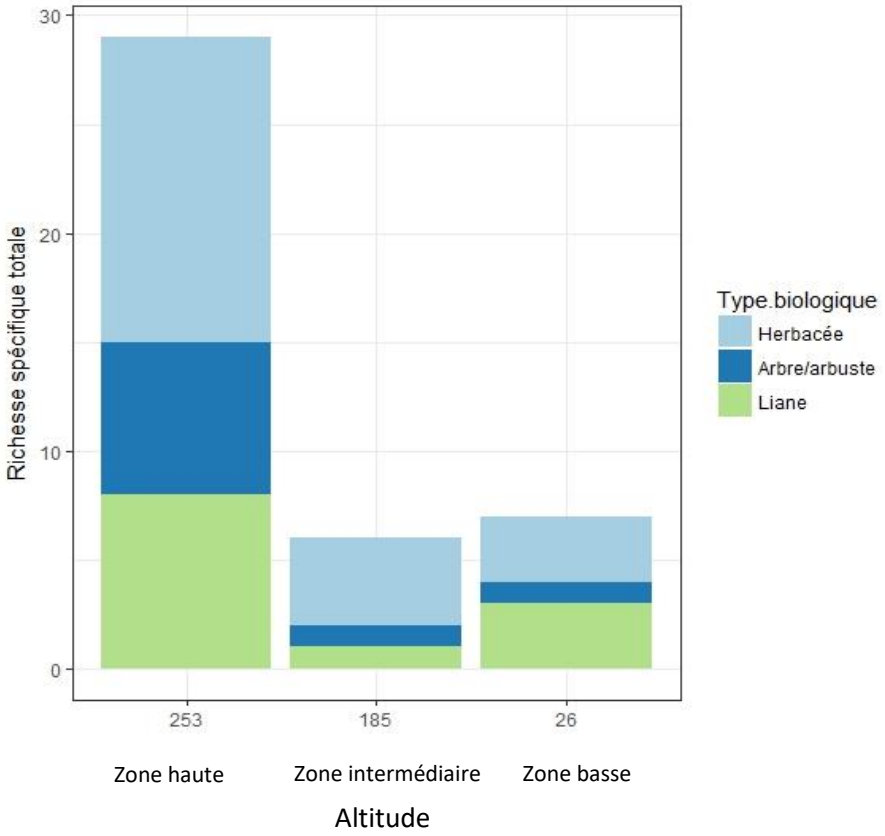


Figure 11. Répartition de la richesse spécifique totale aux différentes altitudes (zone haute= 253 m, zone intermédiaire = 185 m et zone basse = 26 m) selon le type biologique (herbacée, arbre ou arbuste et liane) (n=15) au sein de la savane du Cap La Houssaye.

Concernant la hauteur de végétation, la taille des Poaceae dominantes de la savane du Cap La Houssaye telles que *H. contortus* (HETCON) a été reportée (**Figure 12**). La taille maximale est de 1,30 m sur la zone haute (253 m), de 1,06 m sur la zone intermédiaire (185 m) et de 1,16 m sur la zone basse (26 m). Globalement la hauteur moyenne des *H. contortus* est significativement plus petite sur la zone intermédiaire par comparaison à la zone haute (Kruskal wallis, P-value= 2,3e-15 ***) ainsi que sur la zone basse par comparaison à la zone haute (Kruskal wallis, P-value= 3,5e-12 ***). La hauteur moyenne de *H. contortus* n'est significativement pas différente entre la zone intermédiaire et la zone basse (Kruskal wallis, P-value= NS).

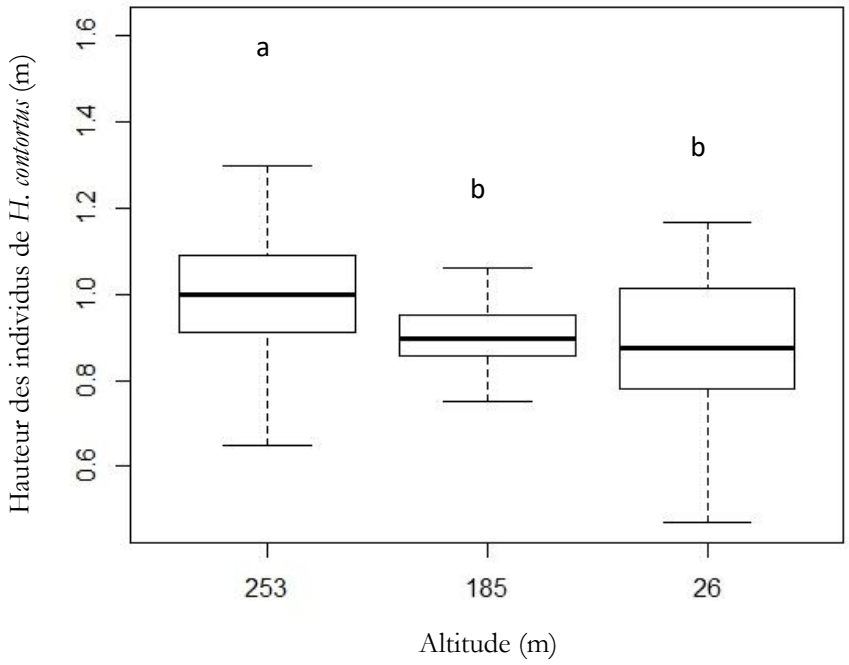


Figure 12. Hauteur des individus de *H. contortus* (HETCON) selon l'altitude (Kruskal wallis)

En se focalisant uniquement sur l'espèce ligneuse envahissante, dominante de la savane du Cap La Houssaye telle que *L. leucocephala* (LEULEU), il est observé que la hauteur maximale de ses individus est de 2,38 m sur la zone basse à 26 m d'altitude et pouvant atteindre 6 m sur la zone haute à 253 m d'altitude (**Figure 13**). Globalement, la hauteur des LEULEU est significativement plus faible sur la zone basse (Test de Wilcoxon, *P*-value= 1,589e-07***). Aucune comparaison n'a pu être faite avec la zone intermédiaire puisque seuls 2 ligneux ont été observés sur cette zone.

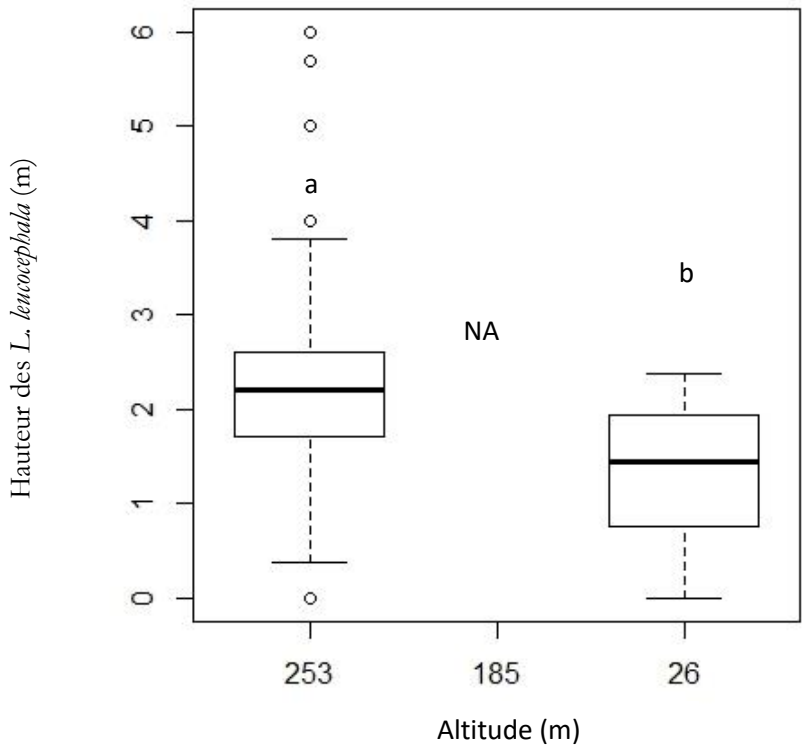


Figure 13. Hauteur des individus de *L. leucocephala* (LEULEU), selon l'altitude. Les effectifs des individus sont de 115 à 253 m et de 41 à 26 m (Test de Wilcoxon).

1.4 Facteurs influençant la richesse spécifique totale et le recouvrement des ligneux au sein de la savane du Cap La Houssaye.

Les deux premiers axes de l'ACP (**Figure 14**) explique 83,88% de la variance totale (axe 1 = 58,21%, axe 2 = 25,67%). L'ensemble des variables quantitatives utilisées a généré 3 groupes distincts. Ces groupes représentent les différentes altitudes. Les variables expliquant le plus le premier axe et distinguant donc les 3 groupes sont le recouvrement des ligneux et la richesse spécifique. La richesse spécifique totale semble être corrélée au recouvrement des ligneux. Comme attendu, on observe une corrélation négative entre le recouvrement des ligneux et le recouvrement des herbacées.

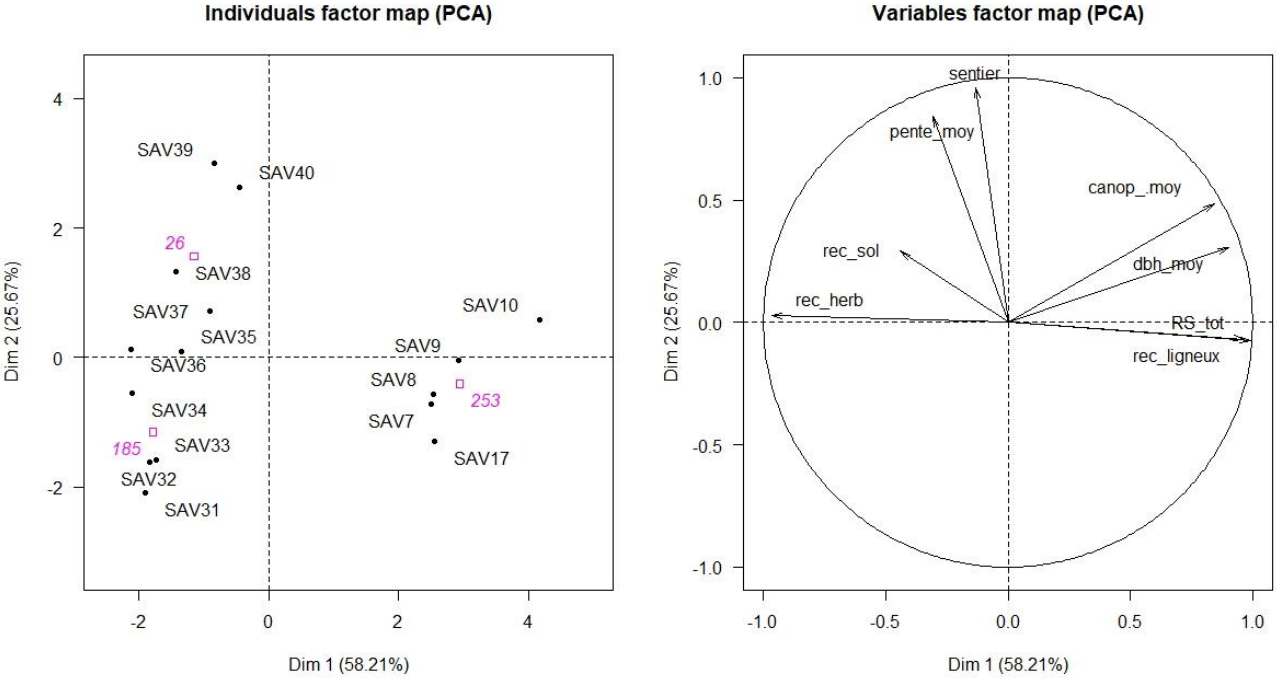


Figure 14. Analyse en Composante Principale (ACP) sur les variables quantitatives pouvant affecter la richesse spécifique totale (RS_tot) et le recouvrement des ligneux (rec_ligneux).

2. Suivi de l'impact du feu sur la végétation de la zone haute (253 m)

Deux feux dirigés ont été réalisés en zone haute (253 m) en novembre 2016 et en novembre 2017. L'effet de ces feux sur la végétation a été analysée.

2.1 Effets du feu sur la richesse spécifique

Un nombre total de 18 familles a été inventorié sur les 10 transects étudiés entre T0 et T18 dans la zone haute (25 m). Les deux familles les plus communes sont les Fabaceae avec 18 espèces et les Poaceae avec 9 espèces (**Figure 15**).

Sur les 10 transects de 100 m² étudiés, 71 espèces ont été recensées entre T0 (avant le feu de novembre 2017) et T18 (un an et six mois après le feu). Lors de ce suivi, 37 espèces communes (= dont la fréquence d'occurrence est supérieure à 5) et 34 espèces peu fréquentes(= nombre d'apparition de moins de 5) ont été répertoriées. La richesse spécifique (uniquement des espèces communes) à T0 est de 17, à T6 de 31 et à T18 de 33 espèces. Uniquement des espèces exotiques ont été observées sur cette placette, à l'exception d'une espèce indigène de La Réunion: *Heteropogon contortus* (HETCON). Les espèces les plus retrouvées entre T0 et T18 sont HETCON et LEULEU avec respectivement une occurrence de 809 et de 862 (**Figure 16**).

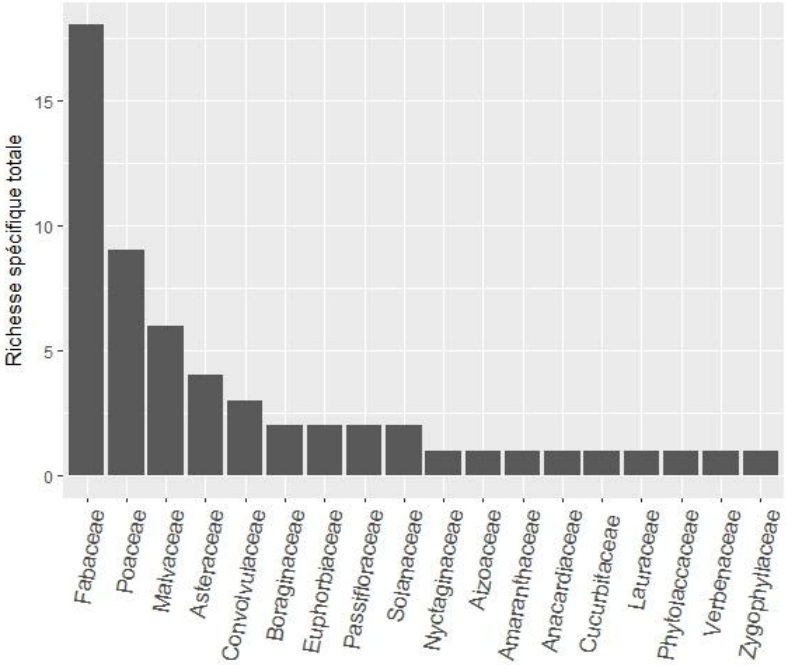


Figure 15. Histogramme représentant la richesse spécifique selon les familles rencontrées sur les 10 transects de 100 m² suivis de T0 à T18 (novembre 2016 à juillet 2018) dans la zone haute (253 m).

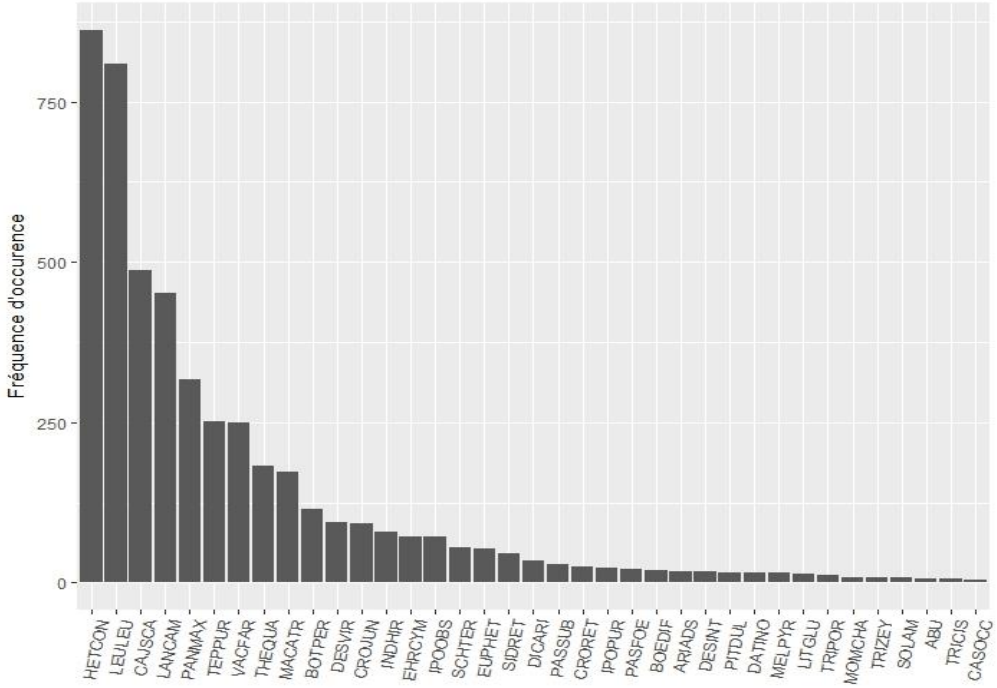


Figure 16. Histogramme de fréquence d'occurrence de chaque espèce rencontrée sur l'ensemble des 10 transects entre T0 et T18 (novembre 2016 à juillet 2018) dans la zone haute (253 m). Les espèces peu fréquentes (fréquence d'apparition <5) ne sont pas représentées ici.

La RS totale (espèces communes et peu fréquentes) diminue de T0 à T1 sans que celle-ci soit significative (P-value=0.1830), puis la RS totale augmente dès deux mois après le feu de novembre 2016, à T2 (**Figure 17**). A partir de ce deuxième mois, la RS augmente et est significativement supérieure à T0. Cependant, une diminution de la RS est observée dès T14, tout en étant toujours supérieure à la RS à T0. Les P-values son comprises entre 0,03 et 5,6e-05*** de T2 à T18. Le feu a un effet positif sur la RS totale. Cependant, le pic d'augmentation de RS après le premier feu de novembre 2016 n'est pas observé après le second feu de novembre 2017, ceci en raison d'un manque d'observation entre novembre 2017 et mars 2018 où les suivis ont été recommencés.

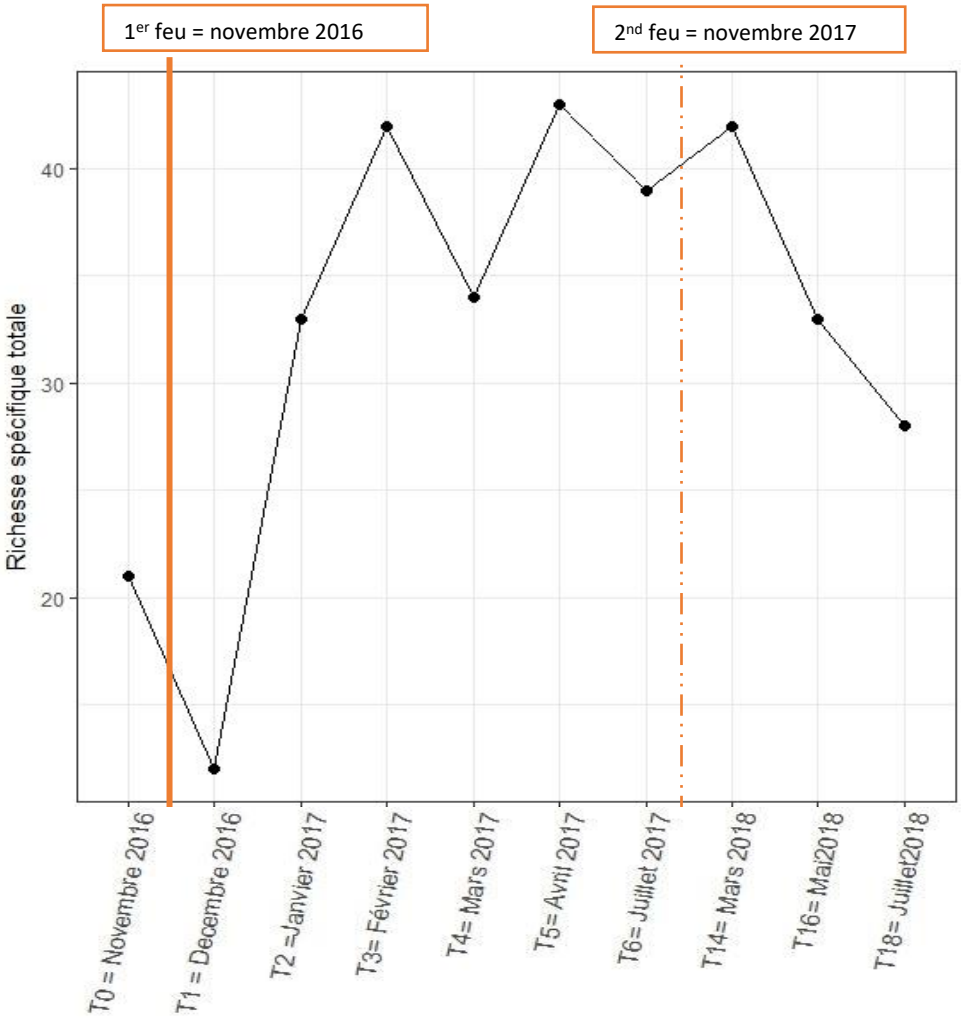


Figure 17. Richesse spécifique totale en fonction du temps dans la zone haute (253 m) (n=10). De T1 à T6 : données de Gaud (2017), de T6 à T18 : données de ce rapport. Les feux sont représentés par un trait plein (1er feu de novembre 2016) et un trait pointillé (2nd feu de novembre 2017). (Test de Tukey)

2.2 Turnover de la végétation après le passage du feu

Suite au premier feu de 2016, des changements de composition végétale entre chaque temps sont observés (**Figure 18**). Un mois après le feu, une perte de 50% d'espèces est observée. Ensuite à T2, un « pic » de *turnover* est observé. Ce « pic » est notamment expliqué par un fort gain d'espèce avec 65% d'apparition d'espèces entre T1 et T2. Depuis le T6, peu de variations de ce *turnover* est observé. Il est également à noter que le deuxième feu a eu peu d'impact sur la végétation par comparaison au premier feu (**Figure 18**).

Le premier feu a permis le renouvellement d'espèces au cours du temps au sein de la savane du Cap La Houssaye. Le second feu n'a pas apporté de grandes variations de compositions floristiques au sein de cette savane. Les relevés réalisés 4 mois après le second feu ne permettent pas ici de mesurer l'impact de ce second feu. De plus les observations terrain ont mis en évidence une mauvaise mise à feu des sites à brûler. Le second feu n'a ainsi pas apporté de grandes variation de composition floristique au sein de cette savane.

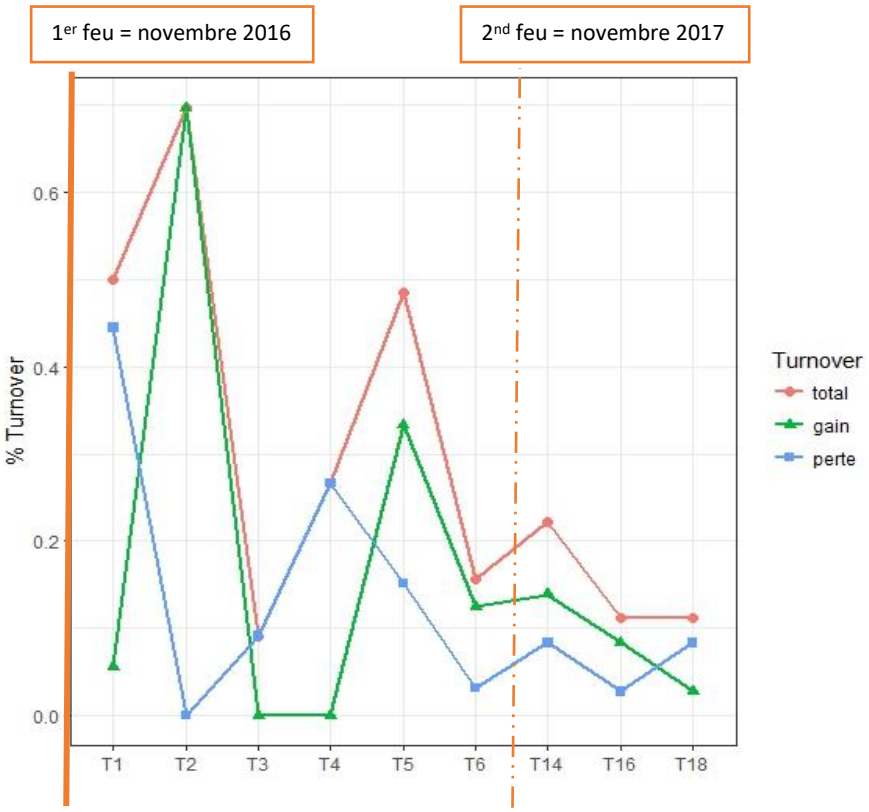


Figure 18. Pourcentage de *turnover* temporel de la composition spécifique après le passage des feux, sur la zone haute (253 m). De T1 à T6 : données de Gaud, de T6 à T18 : données de ce rapport. Les feux sont représentés par un trait plein (1er feu de novembre 2016) et un trait pointillé (2nd feu de novembre 2017).

2.3 Evolution dans le temps du nombre de ligneux dominants de la savane du Cap La Houssaye

Le nombre d'individus des ligneux majoritairement représentés, *L. leucocephala* (LEULEU) et *V. farnesiana* (VACFAR), a été recensé sur deux périodes : de T0 à T6 puis de T14 à T18 (**Figure 19**). Sur l'ensemble des transects étudiés, le nombre de *L. leucocephala* est plus important que le nombre de *V. farnesiana*. En effet le nombre maximal de *L. leucocephala* sur les transects étudiés est de 538 individus et le nombre maximal de *V. farnesiana* est de 48 individus (**Figure 19**).

Le nombre d'individus de *L. leucocephala* baisse significativement dès un mois après le feu (P-value=3,17^{e}-04 ***) (**Figure 19**). A partir de T1, 323 individus sont dénombrés contre 538 individus à T0. Le nombre de *L. leucocephala* reste ensuite significativement plus bas comparé à T0, sur l'ensemble du suivi. Le nombre d'individus de *V. farnesiana* diminue significativement deux mois après le feu (P-value=5 ,29 ^{e}-04 ***) (**Figure 19**). En effet, 48 individus sont reportés à T0, contre 24 individus à T2. Cependant, les mois suivants, le nombre d'individus n'est significativement pas différent de T0.

Le feu a ainsi eu un impact sur le nombre d'individus de *L. leucocephala*, ce qui n'est pas le cas pour l'autre espèce de ligneux envahissante *V. farnesiana*.

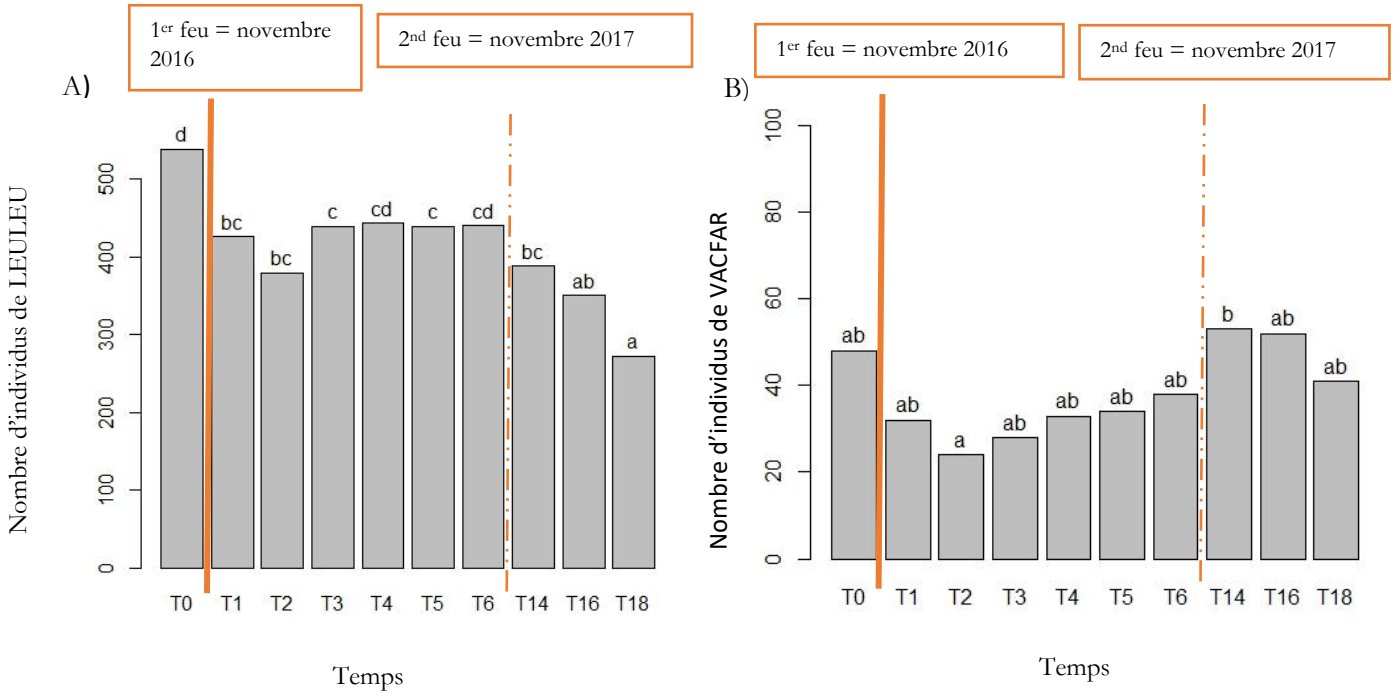


Figure 19. A) Evolution temporelle du nombre d'individus de *L. leucocephala* (LEULEU).
B) Evolution temporelle du nombre d'individus de *V. farnesiana* (VACFAR), de T0 à T18. De T1 à T6 : données de Gaud (2017), de T6 à T18 : données de ce rapport. Les feux sont représentés par un trait plein (1er feu de novembre 2016) et un trait pointillé (2nd feu de novembre 2017).

3. Qualité fourragère des 4 espèces végétales dominantes de la savane du Cap La Houssaye.

3.1 Evolution dans le temps des constituants glucidiques

La teneur en NDF qui correspond à la composition en cellulose, lignine et hemicellulose chez les espèces ne varie pas selon le site considéré (P-value=NS). La teneur en NDF a été observée pour chaque espèce végétale (**Figure 20**). Celle-ci varie selon la famille et l'espèce considérée (P-value<2e-16 ***). Chez les Poaceae (*H. contortus* et *P. maximum*) la teneur en NDF est plus élevée, avec une teneur moyenne d'environ 80% en comparaison aux Fabaceae (*L. leucocephala* et *V. farnesiana*) avec une teneur en NDF d'environ 40% (**Figure 20**,**Tableau 5**).

Tableau 5. Tableau des P-values des comparaisons entre espèces, pour la teneur en NDF (*Neutral Detergent Fiber*).

NDF	P-values
HETCON-PANMAX	<1e-04***
HETCON-LEULEU	<1e-04***
HETCON-VACFAR	<1e-04***
PANMAX-LEULEU	<1e-04***
PANMAX-VACFAR	<1e-04***
VACFAR-LEULEU	<0,001***

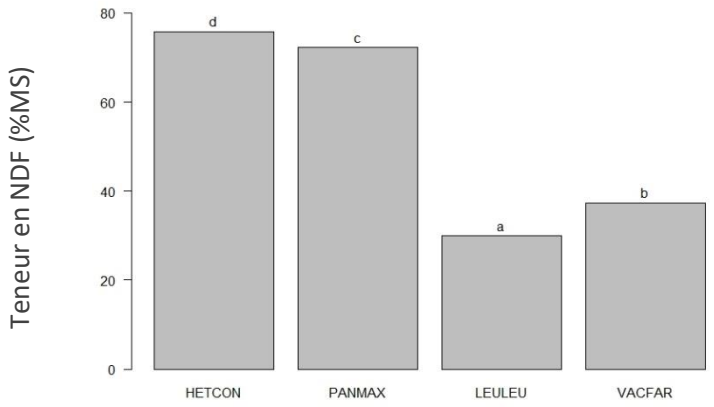


Figure 20. Variation de la teneur moyenne en NDF (*Neutral Detergent Fiber*) pour les 4 espèces végétales dominantes de la savane du Cap La Houssaye tous temps confondus. (Test de comparaison multiple avec Tukey, n=117). HETCON : *H. contortus*, LEULEU : *L. leucocephala*, PANMAX : *P. maximum*, VACFAR : *V. farnesiana.*

La teneur moyenne en NDF selon l'espèce considéré en fonction du temps a été représenté (**Figure 21**). Une variation dans le temps est observée uniquement chez les espèces telles que *H. contortus* et *V. farnesiana*. En effet, concernant *H. contortus*, la teneur est la plus élevée au mois d'avril comparée aux mois de mars (P-value < 0,001 ***), comparée au mois de mai (P-value= 0,00828 **) et comparée au mois de juin (P-value= 0,04475*). Pour *V. farnesiana,* la teneur en NDF est plus élevée au mois de mai et juin. Celle-ci est plus élevée au mois de mai comparée au mois de mars (P-value <0,001 ***) et comparée au mois d'avril (P-value <0,001 ***). De plus, la teneur est plus élevée au mois de juin comparée au mois de mars (P-value= 0.0253 *) et en comparaison au mois d'avril (P-value= 0,0348*).

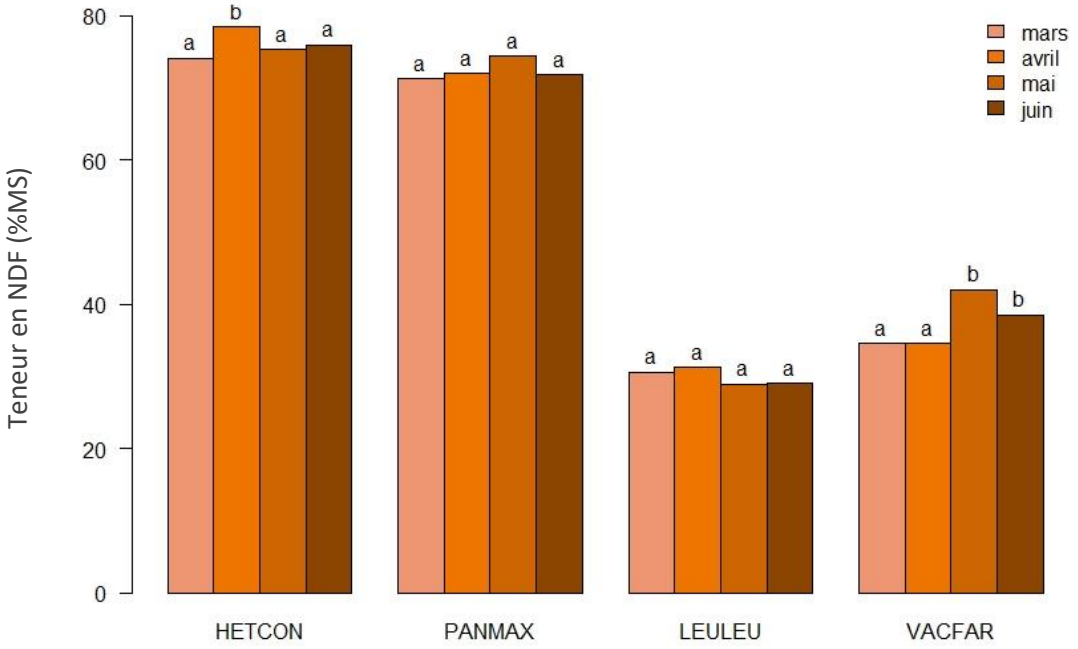


Figure 21. Evolution dans le temps de la teneur en NDF des espèces végétales dominantes de la savane du Cap La Houssaye. HETCON : *H. contortus*, LEULEU : *L. leucocephala*, PANMAX : *P. maximum*, VACFAR : *V. farnesiana*. sur la zone haute. (Test de comparaison multiple avec Tukey, (n=117).

La teneur en ADL ou *Acid Detergent Lignin* chez les espèces végétales ne varie pas selon le site considéré (P-value=NS). Celle-ci varie selon l'espèce considérée (P-value= 5.89e-07 ***) (**Figure 22**). La teneur en ADL est significativement plus importante chez *H. contortus* et *V. farnesiana,* atteignant environ 10%. Il n'y a pas de distinction entre Fabaceae et Poaceae (**Figure 22**, **Tableau 6**).

Tableau 6. Tableau des P-values des comparaisons entre espèces pour la teneur en ADL (*Acid Detergent Lignin*).

ADL	P-values
HETCON-PANMAX	<0,001***
HETCON-LEULEU	<0,001***
HETCON-VACFAR	NS
PANMAX-LEULEU	NS
PANMAX-VACFAR	0,0252
VACFAR-LEULEU	<0,001***

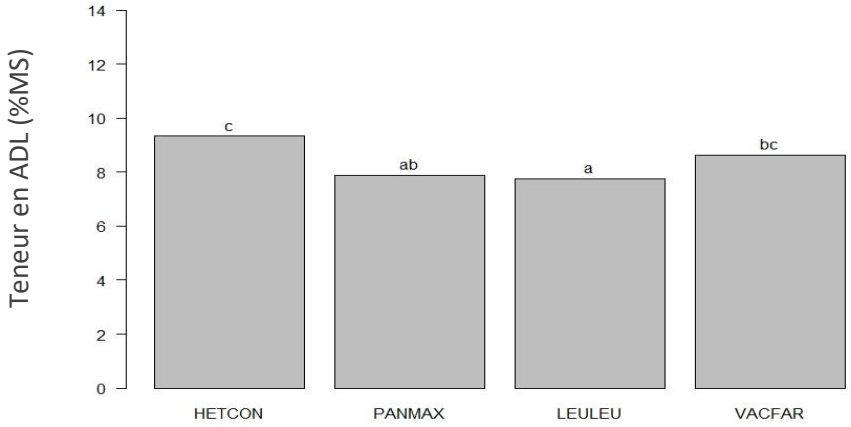


Figure 22. Variation de la teneur moyenne en ADL (*Acid Detergent Lignin*) pour les 4 espèces végétales dominantes de la savane du Cap La Houssaye tous temps confondus, sur la zone haute. (Test de comparaison multiple avec Tukey, n=117). HETCON : *H. contortus*, LEULEU : *L. leucocephala*, PANMAX : *P. maximum*, VACFAR : *V. farnesiana.*

Il y a des variations de la teneur en ADL selon l'espèce et le mois (**Figure 23**). Chez *H. contortus, L. leucocephala* et *V. farnesiana,* la teneur en ADL varie significativement dans le temps (**Figure 23**). En effet, concernant *H. contortus*, au mois d'avril la teneur est la plus élevée comparée aux mois de mars (P-value= 0, 0206*) au mois de mai (P-value <0,001***) et au mois de juin (P-value <0,001***). Pour *L. leucocephala*, la teneur en ADL est plus importante au mois d'avril comparée au mois de mars (P-value <0,001 ***) et mai (P-value<0,001 ***) et est également plus importante au mois de juin comparée au mois de mars (P-value= 0,0302 *) et mai (P-value <0,001 ***). Enfin, chez *V. farnesiana,* les teneurs en ADL sont significativement peu différentes au mois de mars, avril et mai. Celle-ci chute significativement au mois de juin.

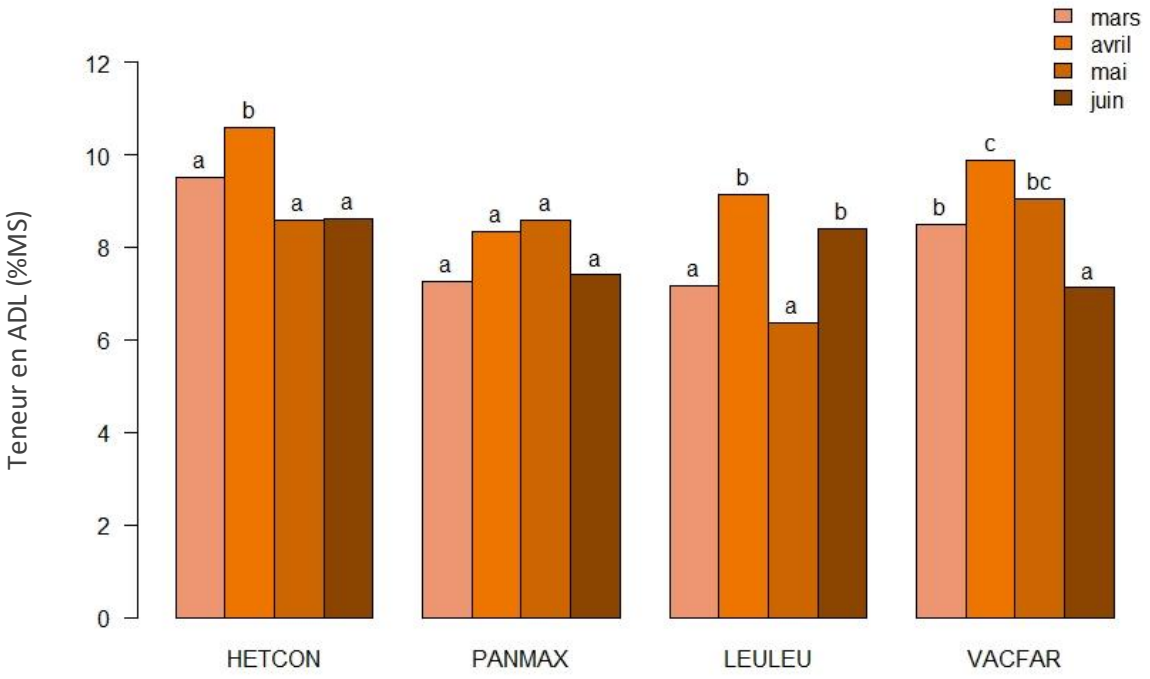


Figure 23. Evolution dans le temps de la teneur en ADL des espèces végétales dominantes de la savane du Cap La Houssaye. HETCON : *H. contortus*, LEULEU : *L. leucocephala*, PANMAX : *P. maximum*, VACFAR : *V. farnesiana.* sur la zone haute. (Test de comparaison multiple avec Tukey, (n=117).

3.2 Evolution dans le temps des matières azotées telles que les protéines brutes et la digestibilité des 4 espèces végétales dominantes

La teneur en protéines brutes chez les espèces ne varie pas selon le site considéré. Celle-ci varie selon l'espèce considérée (P-value < 2e-16 ***)(**Figure 24**). Les teneurs les plus élevées en protéines sont chez les Fabaceae *(L. leucocephala* et *V. farnesiana*) avec en moyenne une teneur en protéines brutes d'environ 22%, comparée à une teneur de 5% chez les Poaceae. Cette différence entre Fabaceae et Poaceae est significative (**Figure 24**, **Tableau 7**).

Tableau 7. Tableau des P-values des comparaisons entre espèces pour la teneur en protéines brutes.

Protéines brutes	P-values
HETCON-PANMAX	NS
HETCON-LEULEU	<0,001 ***
HETCON-VACFAR	<0,001 ***
PANMAX-LEULEU	<0,001 ***
PANMAX-VACFAR	<0,001 ***
VACFAR-LEULEU	NS

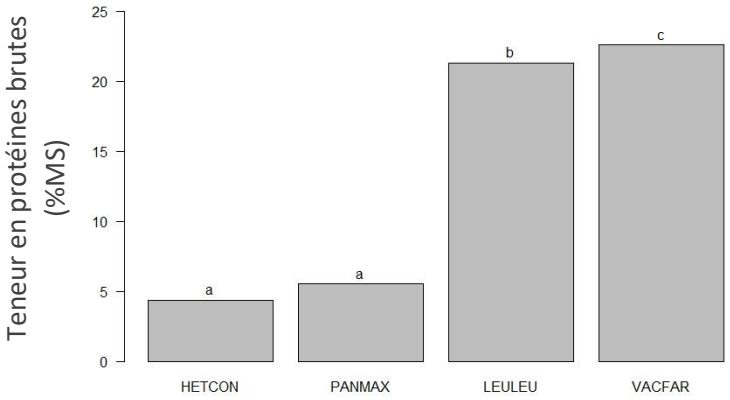


Figure 24. Variation de la teneur moyenne en protéines brutes pour les 4 espèces végétales dominantes de la savane du Cap La Houssaye tous temps confondus, sur la zone haute. (Test de comparaison multiple avec Tukey, n=117). HETCON : *H. contortus*, LEULEU : *L. leucocephala*, PANMAX : *P. maximum*, VACFAR : *V. farnesiana*.

La teneur en protéines brutes varie dans le temps chez toutes les espèces sauf chez *L. leucocephala* (**Figure 25**). En effet, chez cette dernière la teneur en protéine au mois de mars, avril, mai et juin n'est significativement pas différente (P-value= NS). Chez les 3 autres espèces, aucune variation majeure n'est observée entre les 4 mois (**Figure 25**).

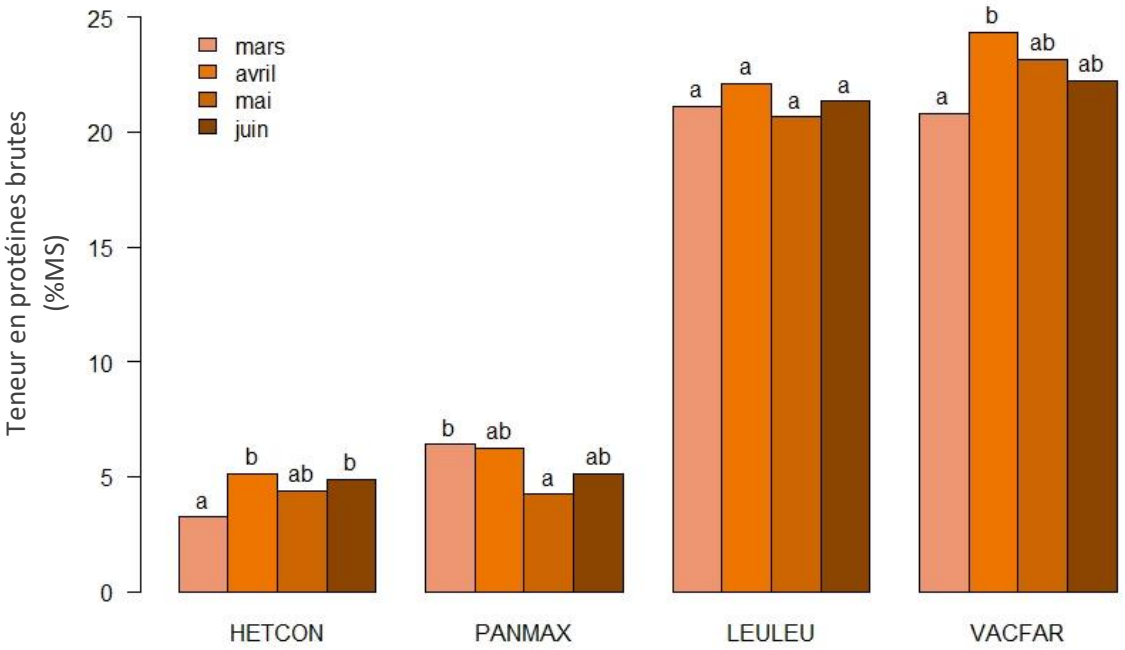


Figure 25. Evolution dans le temps de la teneur en protéines brutes des espèces végétales dominantes de la savane du Cap La Houssaye. HETCON : *H. contortus*, LEULEU : *L. leucocephala*, PANMAX : *P. maximum*, VACFAR : *V. farnesiana*. sur la zone haute. (Test de comparaison multiple avec Tukey, (n=117).

La digestibilité de la matière sèche (MS) des espèces ne varie pas selon le site considéré (P-value=NS). Celle-ci varie selon l'espèce considérée (P-value <2e-16 ***) (**Figure 26**). La digestibilité de la MS est plus élevée chez les Fabaceae (*L. leucocephala* et *V. farnesiana)* où elle atteint 70%, comparée aux Poaceae (*H. contortus* et des *P. maximum)* où celle-ci atteint environ 35% (**Tableau 8**).

Tableau 8. Tableau des P-values des comparaisons entre espèces pour la digestibilité de la matière sèche (MS).

Digestibilité MS	P-values
HETCON-PANMAX	< 1e-08 ***
HETCON-LEULEU	< 1e-08 ***
HETCON-VACFAR	< 1e-08 ***
PANMAX-LEULEU	< 1e-08 ***
PANMAX-VACFAR	< 1e-08 ***
VACFAR-LEULEU	3,4e-08 ***

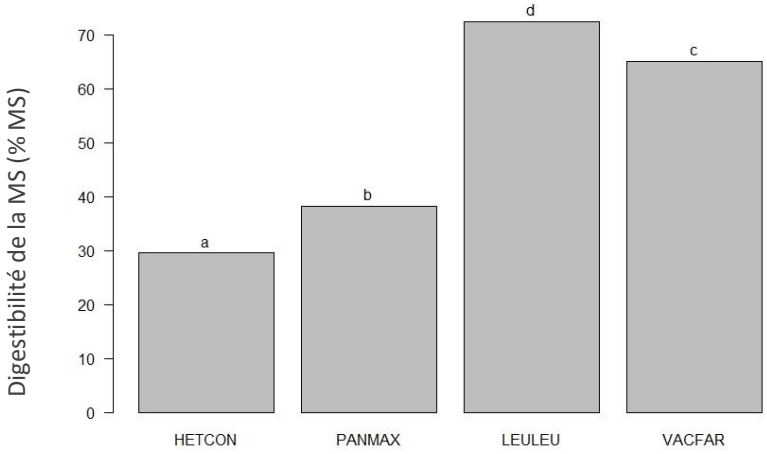


Figure 26. Variation de la digestibilité de la matière sèche pour les 4 espèces végétales dominantes de la savane du Cap La Houssaye tous temps confondus sur la zone haute. (Test de comparaison multiple avec Tukey, n=117). HETCON : *H. contortus*, LEULEU : *L. leucocephala*, PANMAX : *P. maximum*, VACFAR : *V. farnesiana.*

La digestibilité de la matière sèche des Poaceae varie peu dans le temps (**Figure 27**). Aucune variation majeure n'est observée dans le temps chez *H. contortus* et *P. maximum*. Cependant chez les ligneux, pour *L. leucocephala,* la digestibilité de la MS est significativement plus élevée au mois de avril, mai et juin en comparaison au mois de mars. Les P-values sont inférieures à 0,001 ***. Chez *V. farnesiana*, la digestibilité est plus forte au mois de juin, comparée au mois de mars, avril et mai. Les P-values sont comprises entre 0,0364 et 0,001 ***.

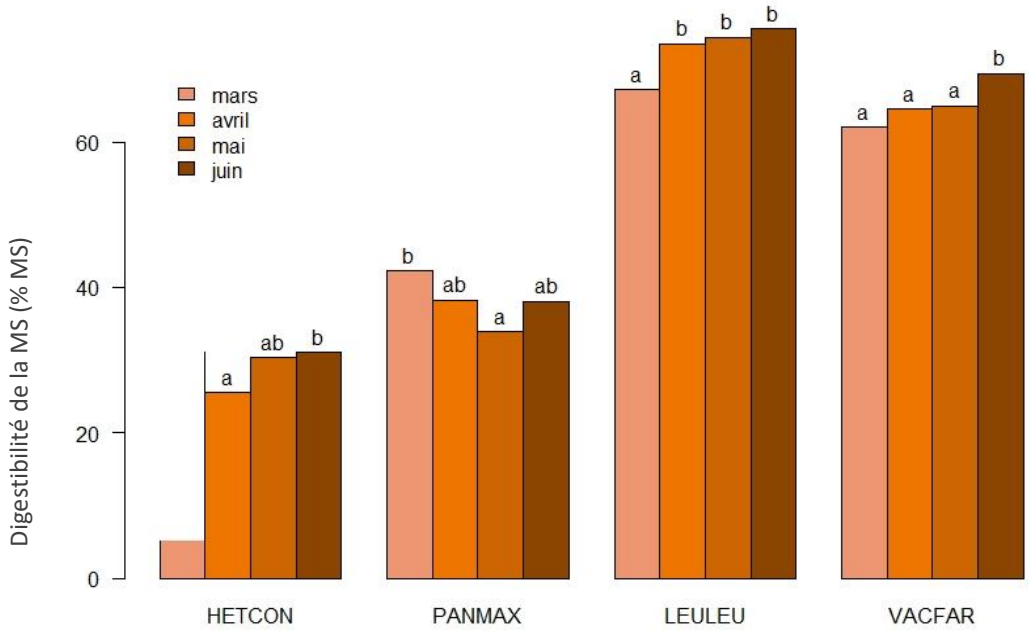


Figure 27. Evolution dans le temps de la digestibilité de la MS des espèces végétales dominantes de la savane du Cap La Houssaye. HETCON : *H. contortus*, LEULEU : *L. leucocephala*, PANMAX : *P. maximum*, VACFAR : *V. farnesiana.* sur la zone haute. (Test de comparaison multiple avec Tukey, (n=117).

La qualité fourragère des 4 espèces végétales dominantes de la savane dépend de l'espèce ou de la famille considérée. L'ACP ci-dessous confirme les résultats obtenus auparavant (**Figure 28**). Les deux premiers axes de cette ACP explique 81,84% de la variance totale (axe 1 = 63,50%, axe 2 = 17,84%). 3 variables étudiées (teneurs en NDF, en protéines brutes et la digestibilité de la MS) expliquent le plus le premier axe et différencient les espèces végétales en deux groupes distincts : les Fabaceae à gauche avec *L. leucocephala* (LEULEU) et *V. farnesiana* (VACFAR) puis les Poaceae à droite *H. contortus* (HETCON) et *P. maximum* (PANMAX). La teneur en protéines (PROTEIN) et la digestibilité (DMSauf) sont corrélés et la teneur en lignine (ADL) est opposée à ces dernières. La teneur en NDF est aussi opposée à la teneur en protéines et à la digestibilité (**Figure 28**).

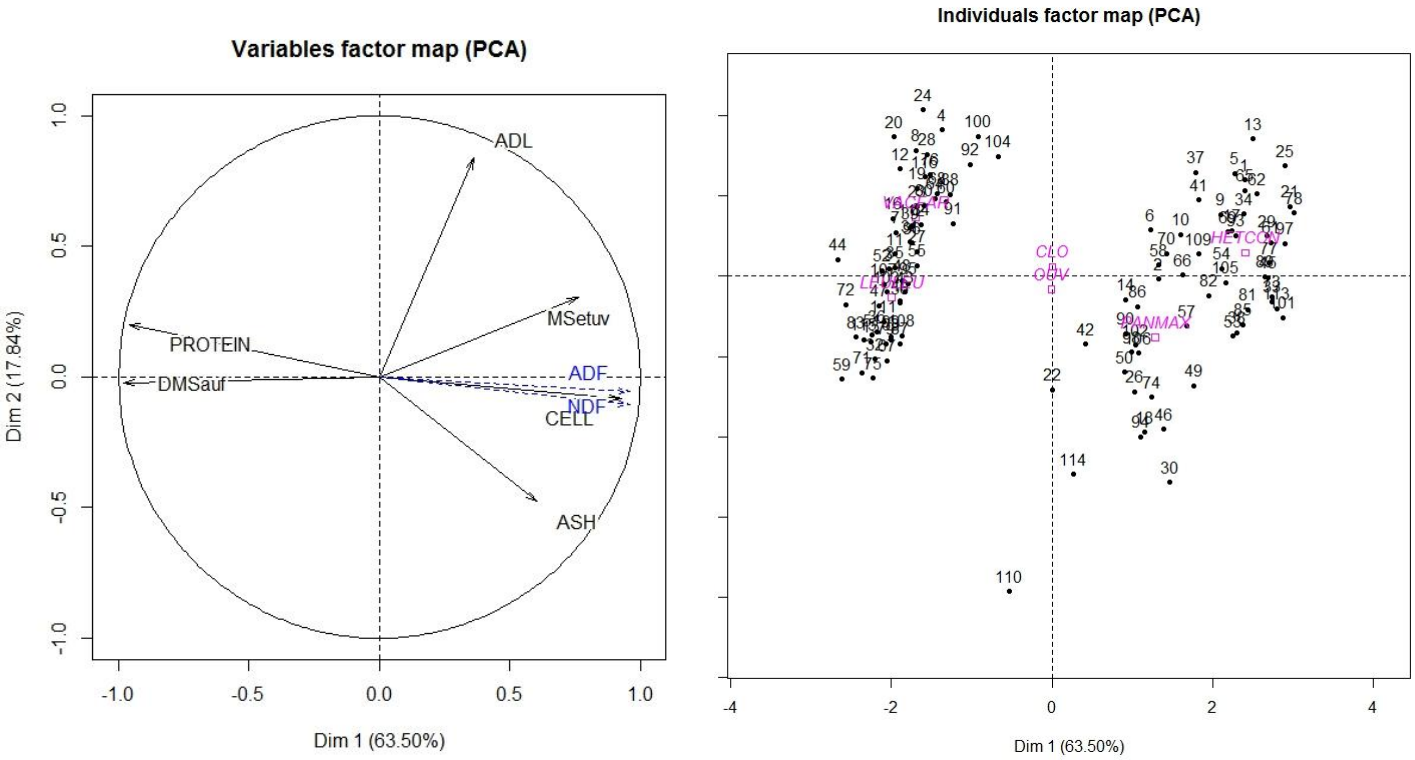


Figure 28. Analyse en composante principale (ACP) des paramètres physico-chimiques des 4 espèces végétales dominantes de la savane du Cap La Houssaye. NDF : teneur en cellulose+lignine+hemicellulose, ADL : teneur en lignine, PROTEIN : teneur en protéines brutes, DMSauf : Digestibilité de la MS. Les autres paramètres n'ont pas été traités lors de cette étude. CLO correspond à la partie supérieure de la zone haute et OUV correspond à la partie inférieure de la zone haute. HETCON : *H. contortus*, PANMAX : *P. maximum*, LEULEU : *L. leucocephala*, VACFAR : *V. farnesiana.*

3.3 Valeurs nutritives des espèces végétales dominantes de la savane

Les besoins d'entretien d'une vache tarie ont été estimés à 3,5 UFL/j et d'une vache en lactation à 3,9 UFL/j (**Tableau 9**). Un supplément de 20% a été ajouté pour tenir compte des besoins de déplacements pour le pâturage. Leurs besoins en PDI (protéines digestibles dans l'intestin) ont été estimés à 257 g par jour.

Les 4 espèces dominantes de la savane du Cap La Houssaye ne permettent pas toutes de couvrir les besoins d'entretien d'une vache allaitante type Moka. Concernant *H. contortus*, cette espèce de Poaceae, consommée seule, ne peut pas couvrir les besoins d'une vache tarie, en terme d'énergie puisque l'énergie apportée par ce fourrage est inférieure à ses besoins d'entretien (2,76 < 3,5 UFL/j) (**Tableau 10**). Ce fourrage ne couvre pas non plus les besoins en protéines. Le

paramètre «BalPDI » indiquant l'équilibre entre les PDIN et les PDIE est négatif (BalPDI = -20,88) et montre qu'il y a un déficit en azote. Ce déficit est principalement lié aux PDIN qui sont limitantes (**Tableau 11**). Ainsi, l'apport PDIN du fourrage est inférieur aux besoins en protéines (131,49 <257 g). A fortiori, ce fourrage ne peut permettre à une vache allaitante de race Moka de produire du lait. En effet, les valeurs de production de lait sont négatives. (**Tableau 10** et **Tableau 11**). La seconde Poaceae, *P. maximum*, peut couvrir les besoins d'entretien d'une vache tarie (3,74>3,5 UFL/j), mais ne peut couvrir les besoins d'une vache en lactation (3,74 <3,9 UFL/j) (**Tableau 11**). Il est retrouvé également une carence en PDIN chez ce fourrage, entrainant ainsi un déficit en protéines (BalPDI : -15,09). Cependant, cet apport en PDIN est suffisant pour couvrir les besoins d'entretien en protéines d'une vache tarie et en lactation (272,38 > 257 g) (**Tableau 11**). L'apport du fourrage en énergie ne permet pas à la vache de produire du lait (**Tableau 11**) mais l'apport en protéines le pourrait à la condition d'apporter un complément énergétique. Ainsi, une production d'environ 8L et 5L sont permises, respectivement, par l'apport PDIE et PDIN du fourrage (**Tableau 11**). Les deux espèces de Fabaceae peuvent couvrir les besoins d'entretien des vaches taries et des vaches en lactation. En effet, chacune des deux espèces apporte une énergie supérieure aux besoins de la vache tarie: de 6,82 UFL/j pour les *L. leucocephala* et de 6,86 UFL/j pour les *V. farnesiana* (**Tableau 10**). Ces espèces couvrent également les besoins en protéines puisque les valeurs PDIN sont supérieures aux valeurs des besoins d'entretien (**Tableau 11**). De plus, aucun déficit en PDIN n'est observé. Une production de 5 à 6 litres est permise par l'énergie de ces 2 fourrages et une production théorique de 22 à 23 litres est possible par l'apport en protéines (**Tableau 10** et **Tableau 11**).

Tableau 9. Besoins d'entretien d'une vache allaitante type "bœuf moka" estimés à partir de l'ouvrage d'Agabriel (2010) basée sur une vache à viande française.

Poids de la vache (kg)	Besoins vache tarie, en gestation (UFL/j)	Besoins vache en lactation (UFL/j)	Protéines PDI (g/j)
340	3,5	3,9	257

Tableau 10. Apports énergétiques des espèces végétales dominantes de la savane du Cap La Houssaye au mois de mars, pour une vache allaitante.

	Espèces	Energie (UFL/kgMS): UFL	Encombrement (sd) : UEL	Capacité d'ingestion (kg/MS)	Energie apportée par fourrage (UFL/j)	Production lait permise/ UFL (L/j)
Poaceae	***H. contortus***	0,43	1,37	6,37	2,76	-2,59
	P. maximum	0,56	1,30	6,70	3,74	-0,37
Fabaceae	***L. leucocephala***	0,80	1,03	8,48	6,82	6,63
	V. farnesiana	0,76	1,05	8,26	6,26	5,37

Tableau 11. Apports en azote des espèces végétales dominantes de la savane du Cap La Houssaye au mois de mars, pour une vache allaitante.

	Espèces	PDIE (g)	PDIN (g)	BalPDI (g)	Apports PDIE du fourrage (g)	Apports PDIN du fourrage (g)	Production lait permise/ PDIE (L/j)	Production lait permise/ PDIN (L/j)
Poaceae	***H. contortus***	49,40	20,65	-20,88	314,50	131,49	1,20	-2,61
	P. maximum	59,20	40,64	-15,09	396,75	272,38	8,27	5,67
Fabaceae	***L. leucocephala***	115,93	133,45	17,77	983,44	1132,04	20,49	23,58
	V. farnesiana	114,46	131,62	16,97	945,28	1086,98	19,69	22,65

Les besoins d'entretien estimés d'une chèvre laitière péï, d'un poids moyen de 56 kg, sont présentés dans le **Tableau 12**. Ses besoins en énergie sont de 0,73 UFL/j et de 46 g de PDI. La quantité maximale de matière sèche (MS) que peut ingérer une chèvre laitière est de 1,38 kgMS/j. Les 4 espèces dominantes de la savane semblent pouvoir couvrir les besoins d'entretien d'une chèvre laitière péï, à l'exception de *H. contortus*. En effet, cette Poaceae, ne peut pas couvrir les besoins de la chèvre en termes d'énergie puisque l'énergie apportée par ce fourrage est inférieure aux besoins (0,60 < 0,73 UFL/j) (**Tableau 13**). La carence en azote, décrite précédemment, est liée également aux PDIN qui sont limitantes. De plus, l'apport PDIN du fourrage est inférieur aux besoins en protéines (28,50 <46 g) (**Tableau 14**). Ainsi, ce fourrage, en termes d'énergie et de protéines, ne permet pas à une chèvre peï de produire du lait (**Tableau 13** et **Tableau 14**). L'autre Poaceae, *P. maximum*, peut couvrir les besoins d'entretien d'une chèvre laitière (0,77>0,73 UFL/j) (**Tableau 13**). Il est retrouvé également une carence en PDIN chez ce fourrage, entrainant ainsi un déficit en protéines déjà décrit précédemment. Cependant, cet apport en PDIN est suffisant pour couvrir les besoins d'entretien en protéines d'une chèvre laitière (56,09> 46 g) (**Tableau 14**). L'apport du fourrage en énergie et en protéines, permet à la chèvre de produire du lait. Une production de 0,10 kg/j de lait est permise par l'énergie et de 0,22 kg/j par les protéines (**Tableau 13** et **Tableau 14**). Enfin, les deux espèces de Fabaceae peuvent couvrir les besoins d'entretien des chèvres laitières. En effet, chacune des deux espèces apporte une énergie supérieure aux besoins de la chèvre: de 1,11 UFL/j pour les *L. leucocephala* et de 1,05 UFL/j pour les *V. farnesiana* (**Tableau 13**). Ces espèces couvrent également les besoins en protéines puisque les valeurs PDIN sont supérieures aux valeurs des besoins d'entretien (**Tableau 14**). De plus, aucun déficit en PDIN n'est observé.

Tableau 12. Besoins d'entretien d'une chèvre laitière, estimés à partir de l'ouvrage d'Agabriel (2010).

Poids de la chèvre laitière (kg)	Energie (UFL/j)	Protéines PDI (g/j)	MS ingérée (kg/j)
56	0,73	46	1,38

Tableau 13. Apports énergétiques des espèces végétales dominantes de la savane du Cap La Houssaye au mois de mars, pour une chèvre laitière.

	Espèces	Energie (UFL/kgMS): UFL	Encombrement(sd) : UEL	Capacité d'ingestion (kg/MS)	Energie apportée par fourrage (UFL/j)	Production de lait permise par énergie (kg/j)
Poaceae	***H. contortus***	0,43	1,37	1,38	0,60	-0,34
	P. maximum	0,56	1,30	1,38	0,77	0,10
Fabaceae	***L. leucocephala***	0,80	1,03	1,38	1,11	0,98
	V. farnesiana	0,76	1,05	1,38	1,05	0,82

Tableau 14. Apports en azote des espèces végétales dominantes de la savane du Cap La Houssaye au mois de mars, pour une chèvre laitière

	Espèce	PDIE (g)	PDIN (g)	BalPDI (g)	Apports PDIE du fourrage (g)	Apports PDIN du fourrage (g)	Lait permis par PDIE du fourrage (kg/j)	Lait permis par PDIN du fourrage (kg/j)
Poaceae	***H. contortus***	49,40	20,65	-20,88	68,17	28,50	0,49	-0,39
	P. maximum	59,20	40,64	-15,09	81,70	56,09	0,79	0,22
Fabaceae	***L. leucocephala***	115,93	133,45	17,77	159,99	184,16	2,53	3,07
	V. farnesiana	114,46	131,62	16,97	157,96	181,64	2,49	3,01

Une estimation des apports d'associations d'espèces végétales telles que des Poaceae et des Fabaceae pour couvrir les besoins des vaches en pâturage a été réalisée (**Tableau 15**). 20% ou 30% de Fabaceae sont nécessaires en association avec *H. contortus* pour couvrir les besoins d'une vache allaitante. Tandis qu'il faut uniquement 10% de Fabaceae en association avec *P. maximum* pour couvrir les besoins d'une vache en pâturage.

Tableau 15. Estimation des apports d'associations d'espèces végétales pour couvrir les besoins alimentaires journaliers d'une vache allaitante type Moka de 340 kg, lors d'un pâturage itinérant.

	Besoins pour une vache allaitante (340 kg)	Energie apportée par fourrage (UFL/j)	Apports PDIE du fourrage (g)	Apports PDIN du fourrage (g)			Energie apportée par fourrage (UFL/j)	Apports PDIE du fourrage (g)	Apports PDIN du fourrage (g)
80%	*H. contortus*	2,21	251,60	105,19	**90%**	*P. maximum*	3,36	357,07	245,14
20%	*L. leucocephala*	1,36	196,69	226,41	**10%**	*L. leucocephala*	0,68	98,34	113,20
	Association	3,57	448,29	331,60		**Association**	4,04	455,42	358,35
70%	*H. contortus*	1,93	220,15	92,04	**90%**	*P. maximum*	3,36	357,07	245,14
30%	*V. farnesiana*	1,88	283,58	326,09	**10%**	*V. farnesiana*	0,63	94,53	108,70
	Association	3,81	503,74	418,14		**Association**	3,99	451,60	353,84

Concernant les chèvres laitières, différentes combinaisons sont possibles (**Tableau 16**). 30% de Fabaceae sont nécessaires en association avec *H. contortus* et *P. maximum* pour couvrir les besoins d'une chèvre laitière au pâturage.

Tableau 16. Estimation des apports d'associations d'espèces végétales pour couvrir les besoins alimentaires journaliers d'une chèvre péï, lors d'un pâturage itinérant.

	Besoins pour une chèvre laitière (56 kg)	Energie apportée par fourrage (UFL/j)	Apports PDIE du fourrage (g)	Apports PDIN du fourrage (g)			Energie apportée par fourrage (UFL/j)	Apports PDIE du fourrage (g)	Apports PDIN du fourrage (g)
70%	*H. contortus*	0,42	47,72	19,95	**70%**	*P. maximum*	0,54	57,19	39,26
30%	*L. leucocephala*	0,33	57,19	55,25	**30%**	*L. leucocephala*	0,33	48,00	55,25
	Association	0,75	104,91	75,20		**Association**	0,87	105,19	94,51
70%	*H. contortus*	0,42	47,72	19,95	**70%**	*P. maximum*	0,54	57,19	39,26
30%	*V. farnesiana*	0,31	47,39	54,49	**30%**	*V. farnesiana*	0,31	47,39	54,49
	Association	0,73	95,11	74,44		**Association**	0,85	104,58	93,75

DISCUSSION

La caractérisation de la végétation et de la composition floristique le long d'un court gradient altitudinal allant de 26 à 253 m au sein de la savane du Cap La Houssaye a montré que la composition floristique au sein de cette zone n'est pas homogène et que la diversité en plantes est la plus importante à 253 m d'altitude. Il s'agit principalement d'espèces herbacées puis suivie des espèces lianescentes et ligneuses. Ce résultat renforce bien la définition d'une savane tropicale énoncée par Prior *et al.* (2009). La zone haute étant plus hétérogène en termes de milieux par comparaison à la zone intermédiaire et la zone basse, elle abrite en effet divers micros-habitats pouvant favoriser l'installation d'un plus grand nombre d' espèces. De nombreuses espèces ligneuses ont été observées sur cette zone haute. Ces ligneux en interceptant les radiations solaires et les précipitations créent également un micro-habitat favorable à l'installation d'autres espèces. De plus, par leur racine, ils sont capables de capter l'eau en profondeur dans le sol ainsi que les nutriments (Ludwig *et al.*, 2004b; Vetaas, 1992). Ces ressources sont alors concentrées sous la canopée et peuvent faciliter la croissance des herbacées non lianescentes et lianescentes (Vetaas, 1992). Dans les savanes tropicales semi-arides, il a été reconnu que sous les arbres, la composition spécifique est différente de celle des milieux ouverts et que cette différence serait expliquée par un accroissement de la disponibilité en nutriments sous la canopée (Belsky, 1994; Ludwig *et al.*, 2004a) .

Un nombre moins important d'espèces a été observé sur la zone intermédiaire et la zone basse par comparaison à la zone haute. Les herbacées dominent ainsi que les lianes. La strate ligneuse est moins présente sur ces zones. Ces zones basses et intermédiaires sont caractérisées par la présence de blocs rocheux ou de sols nus. Ces blocs rocheux peuvent constituer des micro-habitats en créant de l'ombre et en favorisant une diminution de la température et en maintenant l'humidité du sol, ce qui permettrait et expliquerait l'installation de nouvelles espèces végétales (Moeslund *et al.*, 2013). Au contraire, les sols nus eux, constituent des milieux ouverts, directement exposés au soleil. Quelques espèces adaptées à ces conditions peuvent s'y implanter, comme *H. contortus* qui domine dans ces systèmes.

Les zones intermédiaire et basse sont plus exposées aux vents et aux embruns que la zone haute, où ces stress abiotiques sont moins importants. Les données édaphiques du sol n'ont pas été encore mesurées pour les zones basse et intermédiaire, ces données pourraient aussi apporter des éléments de réponse sur les différentes végétations observées par comparaison avec la zone haute.

Dans certains cas, la compétition entre la strate herbacée et ligneuse surpasse la facilitation (Ludwig *et al.*, 2004a). Le feu peut donc constituer un facteur pouvant retarder cette compétition entre les espèces herbacées et ligneuses par réduction de la biomasse arbustive par « *topkill* » ou en entrainant la mort totale des individus. Le feu peut également augmenter l'hétérogénéité du milieu ou générer des nouvelles niches et ainsi favoriser l'apparition d'espèces (Nepolo and Mapaure, 2012; Pausas and Ribeiro, 2017; Silverio *et al.*, 2013). On peut noter que les feux les plus récents ont eu lieu sur la zone haute où une plus forte diversité est observée, en lien avec Pausas and Ribeiro (2017).

Concernant la composition floristique, au sein de chaque zone d'étude dans les 3 altitudes étudiées, peu de variabilité a été observée entre les transects, à l'exception de la zone haute et basse. Sur la zone haute, deux transects, SAV 9 et SAV10, ont une composition floristique distincte des autres transects. Cette dissimilarité est principalement expliquée par un remplacement d'espèces. La zone haute est un milieu présentant une forte hétérogénéité. Les trois premiers transects (SAV 17, SAV 7, SAV8) sont situés sur des faibles pentes et sont plus exposés au soleil. Les deux derniers transects (SAV 9 et SAV 10) se situent sur des pentes plus fortes et de nombreux blocs rocheux ont été observés. De plus ces transects sont moins exposés au soleil dû à un fort recouvrement en ligneux. Les facteurs du milieu peuvent influencer la différence de composition floristique sur l'ensemble des 10 transects. La dissimilarité observée entre les transects au sein de la zone basse est également expliquée par un remplacement d'espèces. La zone basse est une zone homogène mais présente toutefois des pentes et un pourcentage de sol nul important. La composition floristique du transect SAV36 de la zone basse est différente des autres transects et est expliquée également par un remplacement d'espèces. Un fort pourcentage de sol nu (20%) a été observé sur l'ensemble de ce transect, avec également la présence de quelques blocs rocheux. Ces facteurs environnementaux peuvent donc influer sur la différence de composition floristique au sein d'une zone en lien avec l'étude de Balvanera *et al.*(2002).

La composition floristique des trois zones d'étude est ainsi dissimilaire au sein du type de végétation appelé savane. En effet une forte dissimilarité est observée entre la zone haute et basse et celle-ci est liée principalement à un remplacement d'espèces. Comme il a été décrit précédemment, la zone haute et la zone basse se sont avérés être des milieux très différents puisqu'il est relevé une plus forte hétérogénéité du milieu sur la zone haute que sur la zone basse. Comme précédemment et comme il a pu être montré, la remplacement d'espèces entre ces deux zones d'études peuvent être liées aux facteurs environnementaux tels que la pente, l'exposition au soleil et l'humidité du sol (Balvanera *et al.*, 2002). Dans le futur, il serait intéressant d'inclure des données sur les conditions édaphiques et l'étude de bioclimats distincts entre les zones littorales (basse et

intermédiaire) et la zone haute. La variation de composition végétale entre la zone intermédiaire et la zone haute est liée principalement à un gain d'espèces. Les mêmes espèces sont retrouvées mais en nombre différent. La zone intermédiaire serait alors un «sous-échantillon» de la zone haute, avec une richesse spécifique moins importante. Les feux ayant eu lieu plus récemment sur la zone haute, comparé à la zone intermédiaire et la zone basse, ils ont ainsi pu jouer un rôle sur la composition floristique, en permettant l'installation d'espèces (Nepolo and Mapaure, 2012; Pausas and Ribeiro, 2017; Silverio *et al.*, 2013). Des facteurs anthropiques pourraient aussi influer sur ces végétations. En effet, selon Boullet (2018) et Cadet (1977), des épisodes culturaux auraient eu lieu dans les savanes du Cap La Houssaye. Quelques espèces post-culturales telles que *Themeda quadrivalvis* ou des adventices de cultures comme *Euphorbia heterophylla,* ont été répertoriées en zone haute. *T. quadrivalvis* qui est une espèce de Poaceae possédant des graines qui peuvent se maintenir dans le sol des années après l'abandon des cultures (Boullet, 2018; Cadet, 1977). Après le passage des feux, cette espèce est substituée par *H. contortus* (HETCON). Une seconde Poaceae, *P. maximum* (PANMAX) peut tendre à remplacer *T. quadrivalvis.* Ainsi, les anciens usages de la savane du Cap La Houssaye peuvent contribuer à expliquer cette différence de répartition de la végétation au sein de ce système de savane. La différence de composition végétale entre la zone haute et intermédiaire peut s'expliquer par une seconde perturbation anthropique. La zone intermédiaire est proche d'un axe routier, qui a été construite 2009 et qui relie la commune de l'étang salé et de Saint-Paul (Route des Tamarins). Cette route coupe transversalement la savane du Cap La Houssaye et sa construction a nécessité l'apport de remblais. Des traces d'anciens chemins ont pu être observés sur cette zone probablement issues du chantier de construction. Les remblais ajoutés à la zone peuvent avoir impacter les propriétés des sols présents et donc influencer la végétation qui s'y installe et être sources de diaspores.

H. contortus, l'unique espèce indigène recensée, domine la savane du Cap La Houssaye sur les trois altitudes. Cette Poaceae est une espèce adaptée à des milieux souvent brulés. En effet, c'est une espèce dite pyrophile, dont la levée de dormance est activée par des composés chimiques présents dans la fumée (Adkins *et al.*, 2002; Leperlier *et al.*, 2018). D'autres espèces herbacées résistent également au passage des feux tels que *Indigofera linifolia* (INDLIN) et *T. purpurea* (TEPPUR) (Cadet, 1977).

La hauteur maximale des individus des ligneux exotiques envahissants est plus élevée au sein de la zone haute en comparaison à la zone basse et des conditions abiotiques différentes (sol, climat, pente, exposition…). Celle-ci peut être expliquée par une colonisation plus récente de ces individus sur la zone basse. Le nombre de ligneux exotiques est beaucoup moins important sur ces deux zones probablement lié à des conditions défavorables (climat semi-aride, et conditions de sol

etc.). Ainsi, par ces critères, la zone intermédiaire et la zone basse sont des zones à fortes potentialités de retour à une savane herbeuse. La mise en place des feux, suivie du pâturage permettrait d'éviter l'embroussaillement de ces zones.

L' étude de l'impact du feu sur la végétation de la zone haute (253 m) a été poursuivie au cours de cette étude faisant suite aux travaux de Gaud (2017). Au sein de la zone haute, la végétation est gouvernée par deux familles principales : les Fabaceae, suivie des Poaceae. Au sein des Fabaceae, les espèces les plus retrouvées sont les ligneux exotiques envahissants notamment *L. leucocephala* et dans le groupe des Poaceae, la plus dominante est *H. contortus*. Ces deux espèces sont dites pyrophiles ou pyrophytes. La germination de leurs semences est en effet induite par une augmentation de la température pour *L. leucocephala* (Tadros *et al.*, 2011b) et par des composés chimiques présents dans la fumée, concernant *H. contortus* (Adkins *et al.*, 2002), ce qui expliquerait en partie leur dominance au sein de ce système fréquemment brûlé. La richesse spécifique augmente et la composition végétale varie dès deux mois après le premier feu. Comme il a été discuté auparavant, les feux peuvent favoriser la croissance des herbacées (Pausas and Ribeiro, 2017) . Cependant, la saisonnalité est un facteur important à considérer ici. En effet, à l'Île de La Réunion, la saison des pluies s'étale de novembre à avril et la saison sèche de mai à octobre. Les précipitations et les températures chaudes peuvent favoriser la richesse spécifique (Richerson and Lum, 1980). Le second feu n'a pas eu d'effet considérable sur la richesse spécifique et sur la composition végétale. Cela est dû au brûlage n'ayant pas fonctionné correctement, avec pour résultat des zones non brûlées. Il est ainsi difficile d'étudier l'impact de ce second feu. De plus, il y a eu un délai important entre la mise en place en place du second feu et les relevés de la végétation après feu. Les relevés n'ont pu être commencés en mars, correspondant à 4 mois après le feu, ce qui expliquerait l'absence du pic de richesse spécifique observé sur les graphiques.

Enfin, le nombre d'individus de *L. leucocephala* (ligneux exotiques envahissants) a diminué a feux, en lien avec de nombreuses études (Higgins *et al.*, 2000; Joubert *et al.*, 2012; Prior *et al.*, 2010; Twidwell *et al.*, 2016). Cependant, le nombre d'individus de *V. farnesiana* n'a pas été impacté par les feux. Dans les savanes brulées fréquemment, des espèces ligneuses révèlent des moyens de résistances pour éviter la mort par « *topkill* » en augmentant l'épaisseur de leur écorce (Lawes *et al.*, 2011). Cela pourrait expliquer les résultats obtenus pour *V. farnesiana*. En effet, l'épaisseur de l'écorce permettrait aux individus de se protéger des blessures cambiales pouvant être causées par le feu. D'autres études ont montré que la résistance des ligneux aux feux peut se faire selon les propriétés de l'écorce, c'est-à-dire par la proportion d'humidité contenu dans l'écorce de ces derniers (Higgins *et al.*, 2012). De plus, d'après l'étude de Joubert *et al.*(2012), Prior *et al.* (2010) et de Williams *et al.* (1999), la survie des tiges des individus est corrélée positivement avec le diamètre

de ces dernières. Afin d'évaluer le processus de résistance aux feux de *V. farnesiana,* il serait donc intéressant par la suite, d'évaluer l'effet du diamètre des tiges sur leur mortalité après passage du feu. Il serait souhaitable de choisir au sein de la zone haute d'étude, un patch d'arbre de l'espèce concernée (*V. farnesiana*), où le marquage des individus serait réalisé et de mesurer le DBH (diamètre à hauteur de poitrine) de chaque individu, tous les mois après le feu. Le nombre et la hauteur des individus pourraient également être relevés comme lors de cette présente étude. Enfin, une autre stratégie de résistance aux feux est la capacité de certains ligneux à rejeter rapidement entre des épisodes de feux. Les rejets peuvent en effet persister après un feu en protégeant les bourgeons souterrains et en remobilisant le stockage des réserves dans le sol, tels que des glucides, pour favoriser la reprise de croissance de nouvelles tiges (Clarke *et al.*, 2013; Gignoux, 1997; Twidwell *et al.*, 2016). Dans les prochaines études, il serait intéressant d'évaluer cet effet-là, en étudiant le nombre de rejets de ligneux, après le passage du feu et en étudiant leur croissance dans le temps.

Il est important de souligner le fait que ces observations ont été faites un an et quatre mois après le passage d'un feu correct. L'effet du second est superficiel et peut donc expliquer le manque d'impact sur la densité des ligneux exotiques tels que *V. farnesiana*. N'ayant aucune perturbation pendant un délais de un an et quatre mois, les repousses des ligneux ont pu croître aisément. Ces résultats confirment donc qu'il serait nécessaire d'effectuer des feux fréquents et qu'ils soient suivis de pâturages comme observés dans les savanes africaines par Staver *et al.*, (2009).

La qualité fourragère des espèces dominantes de la savane du Cap La Houssaye a montré que la teneur en NDF (ou l'ensemble hémicellulose, cellulose et lignine) est plus élevée chez les Poaceae tandis que la teneur en protéines brutes ainsi que la digestibilité est plus élevée chez les Fabaceae. L'analyse en composante principale (ACP) a confirmé ce résultat, montrant que la teneur en protéines brutes et la digestibilité sont fortement corrélées et que ceux-ci sont opposés à la teneur en NDF. Ces résultats sont en lien avec ceux de nombreux auteurs ayant révélé que les Fabaceae sont des fourrages plus riches que les Poaceae. En effet, par leur capacité à assimiler l'azote atmosphérique grâce à une symbiose avec des bactéries du genre *Rhizobium*, les Fabaceae sont plus riches en protéines (Cesar *et al.*, 2004). De plus, il a été montré qu'à des stades comparables, les Fabaceae ont en moyenne une faible teneur en parois (ou NDF) rendant ainsi ces espèces moins encombrées dans leur rumen et donc plus digestibles par comparaison aux Poaceae, avec en moyenne une plus forte teneur en parois et un plus fort taux d'encombrement (Baumont *et al.*, 2009). Dans le rumen, les constituants des parois telles que l'hémicellulose et la cellulose, peuvent être dégradés lentement par les bactéries, champignons ou protozoaires mais cette dégradation est pratiquement impossible lorsque la lignine est présente (Harper *et al.*, 2015).

L'évolution dans le temps de l'ensemble des paramètres étudiés (NDF, ADL, teneur en protéines et digestibilité de la MS) est peu claire pour chaque espèce végétale étudiée au sein de la savane du Cap La Houssaye. Il n'y a pas de nette variation dans le temps de ces constituants. Ces résultats sont contraires à ceux obtenus lors des études réalisées dans les savanes de Madagascar, où une nette dégradation de la qualité fourragère d'*H. contortus* est observée au cours du temps, sur une période plus étalée (Ranaivoarivelo *et al.*, 2001). Cette étude a en effet montré que dès la floraison de cette espèce de Poaceae, la teneur en cellulose brute présente dans les parois végétales croît tandis que la teneur en matières azotées (dont les protéines) diminue. De plus, Baumont *et al.* (2008) a montré qu'en général, la teneur en parois et la digestibilité des espèces végétales évoluent dans le temps. En effet, lors de la croissance et du vieillissement des plantes, la teneur en parois augmente et la digestibilité diminue. Tandis que ce processus se fait linéairement chez les légumineuses, la diminution de la digestibilité et l'augmentation de la teneur en parois chez les Poaceae s'accentue dès la montaison (processus d'allongement des espaces entre nœuds) (Jung, 2012; Ranaivoarivelo *et al.*, 2001).

De nombreuses explications peuvent être apportées à cette non concordance des résultats. Premièrement, la récolte des espèces végétales dans la savane du Cap La Houssaye a eu lieu tardivement dans la saison (fin mars). Ainsi les plantes, étaient, pour les Poacées au stade d'épiaison et donc déjà une forte rigidité des parois établis par la présence de cellulose ou de lignine, et pour les Fabacées au stade de floraison et de fructification. Des études ont montré que la qualité fourragère des Poaceae dans les savanes tropicales, est meilleure en janvier lors de la saison des pluies (décembre, janvier), puis se dégrade tout au long de la saison sèche, à partir de mars (Corniaux *et al.*, 1994; Ranaivoarivelo *et al.*, 2001). Ainsi, afin de visualiser au mieux la variation de la qualité des fourrages dans le temps, il serait intéressant de suivre la qualité fourragère des espèces végétales dès le début de saison des pluies jusqu'à la saison sèche. Cela a été envisagé pour l'année prochaine par une équipe du « pôle élevage » du CIRAD. La mise en place d'un suivi de la qualité fourragère des espèces végétales dominantes dès le mois de janvier permettra de mieux connaitre l'évolution de la qualité fourragère à l'échelle d'une année et de décider de la période idéale pour faire pâturer le bétail. Deuxièmement, il existe des biais dans la récolte des espèces végétales. En effet, chez les Poaceae, la totalité de la plante a été récoltée. Il a pu être observé que chez celles-ci, notamment chez les *P. maximum* les parties hautes de la plante restaient plus longtemps vertes dans la saison que les parties basses (plus proches du sol). Cela pourrait donc expliquer l'hétérogénéité des résultats au cours du temps. De plus, lors de la récolte des Fabaceae, les feuilles ont été récoltés avec leur tiges principales donc contenant déjà de la lignine.

Il a été révélé qu' *H. contortus*, Poaceae dominante de la savane du Cap La Houssaye, ne couvre pas

les besoins d'entretien, en énergie et en protéines, d'une vache allaitante de type Moka et d'une chèvre péï. Néanmoins, les Fabaceae répondent aux besoins des animaux et permettent la production de lait. Etant donné que la savane du Cap La Houssaye est dominée majoritairement par les Poaceae et les Fabaceae, les repas des vaches type Moka et des chèvres seraient diversifiés et permettraient ainsi de combler ou d'équilibrer les manques en énergie et en protéines. Il faut au moins 20% de Fabaceae en mélange avec une Poaceae telle qu' *H. contortus* pour que celles-ci couvrent les besoins d'entretien d'une vache allaitante. Pour couvrir les besoins d'une chèvre laitière il faut au moins 30% de Fabaceae associé à *H. contortus*. L'effet de la diversification des repas par mélange Poaceae-Fabaceae a été étudié par Baumont *et al.* (2008). Il a montré l'existence d'effets positifs des associations entre Poaceae-Fabaceae sur l'ingestion de la matière sèche ou des parois végétales. En effet, l'ingestion est favorisée par une diminution du temps de séjour des aliments dans le rumen des animaux. Toutefois, ces calculs sont théoriques, car les animaux constituent eux-mêmes leur repas en choisissant les espèces. Ils permettent cependant de disposer de valeurs repères compte-tenu de l'abondance et de la disponibilité des espèces de la savane. Ainsi, sur la période couverte, on peut poser l'hypothèse que les espèces présentes dans la savane permettent à des vaches Moka et les chèvres peï de couvrir leurs besoins d'entretien et de production à partir d'un repas composé principalement de Poaceae et secondairement de Fabaceae arbustives, sans besoin d'apport complémentaire de concentré.

Ce suivi de la qualité fourragère a été réalisé uniquement sur 4 espèces dominantes. Lors d'une journée d'observation du comportement alimentaire d'une chèvre, au sein de la savane du Cap La Houssaye (sur une zone non étudiée ici), il a été remarqué que les animaux avaient un repas très diversifié (**Figure 29**). La chèvre étudiée a passé un temps important à s'alimenter de *P. maximum* et d'une espèce de la famille des Fabaceae, *Desmanthus virgatus* mais le reste du temps son repas est assez diversifié. Cette étude a été réalisée sur une seule journée. Il serait nécessaire de réitérer ce protocole afin d'avoir une base de donnée suffisante pour procéder à des analyses statistiques. De plus, il serait judicieux d'effectuer ces manipulations sur un plus grand nombre de chèvres et sur différents individus d'âges différents.

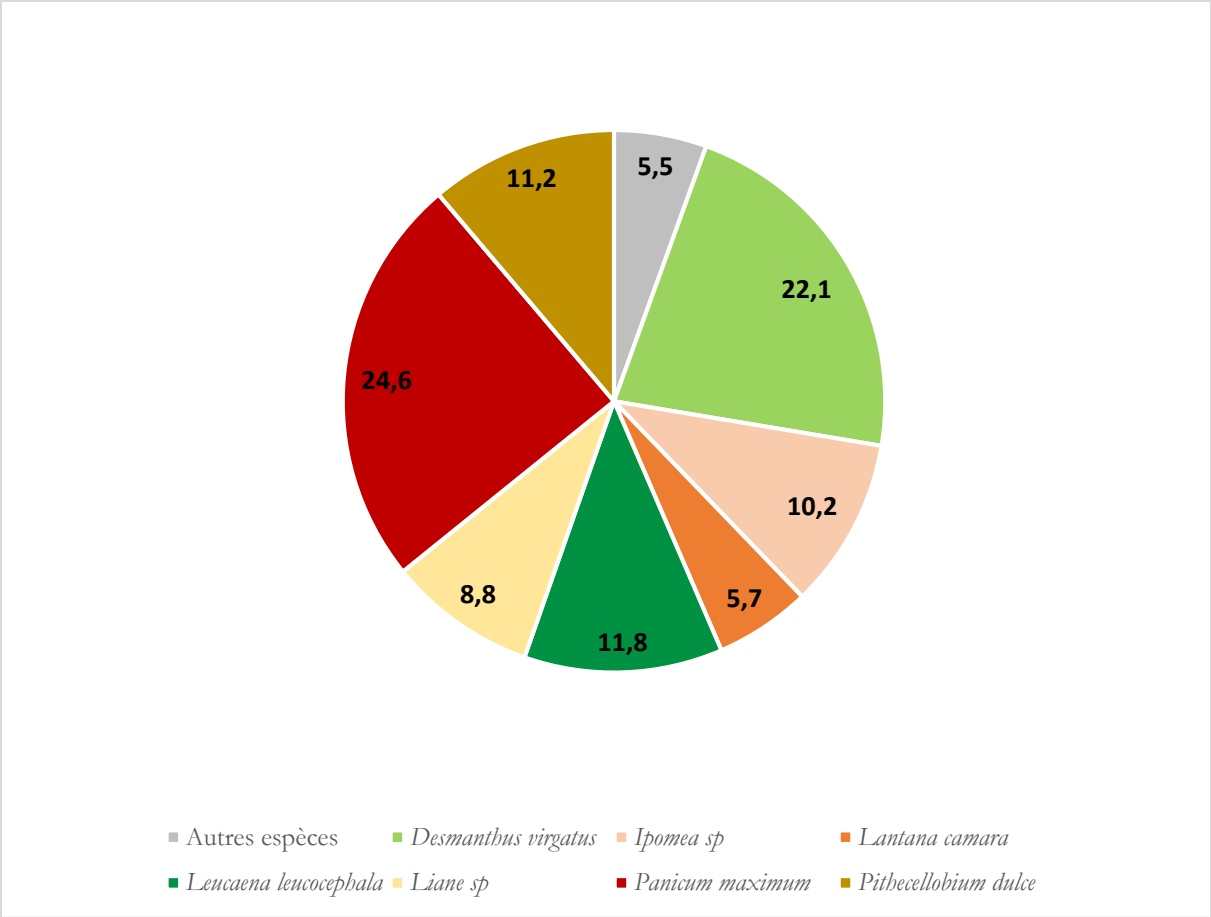


Figure 29. Représentation des pourcentages de temps qu'une chèvre du troupeau passe sur les diverses espèces végétales rencontrées dans la savane du Cap La Houssaye, le 27 juin 2018. Le suivi du comportement alimentaire a été réalisé dans la matinée, de 8h40 à 11h40. La chèvre s'est alimentée sur un temps total de 1h13.

La mise en place du pâturage itinérant n'est pas sans effets secondaires. En effet, le bétail peut à l'inverse jouer un rôle de création de trouées, par piétinement, permettant l'installation d'espèces ligneuses ou herbacées exotiques mais aussi favoriser la dispersion des graines par le biais des poils ou des fèces (Roques et al., 2001). Dans le cas où les chèvres et les bœufs Moka seraient dédiés à la production de viande dans le long terme (projet de valorisation de la viande locale d'une race *péi*), il faut s'attendre à ce que si l'on exerce une pression trop forte sur la végétation, la ressource fourragère tendrait à diminuer.

Des composés secondaires sont retrouvés dans les fourrages, en particulier chez les Fabaceae. Chez les *Leucaena leucocephala*, des substances polyphénoliques telles que des tanins sont retrouvées dans les feuilles (Tan *et al.*, 2011)). Les tanins inhiberaient l'activité des micro-organismes du rumen (ou panse = système digestif des ruminants) en formant des complexes protéines-tannins et limiteraient ainsi la dégradation des nutriments (Ahmed *et al.*, 2017). Les tanins ont également

été donné par le SPIR mais n'ont pas pu être analysés. Il serait donc intéressant d'étudier les potentiels risques de ces fourrages pour le bétail, pour éviter ou minimiser les risques de toxicité.

CONCLUSION ET PERSPECTIVES

Cette étude a permis d'avoir une première caractérisation de la végétation le long d'un court gradient altitudinal, des savanes du Cap La Houssaye à La Réunion. Ainsi, il a pu être remarqué, que la composition floristique de ces savanes n'est pas homogène au sein de ce gradient d'altitude du littoral jusqu'à 253 m. Cette étude a également permis de complémenter le premier diagnostic après feu de la végétation, réalisé en 2017. Le feu a eu un impact sur les individus de l'espèce ligneuse *L. leucocephala* tandis qu'il semble qu'une résistance aux feux a été observée chez *V. farnesiana*. Il faut donc amener des solutions durables et efficaces pour limiter son envahissement. Il est ainsi nécessaire de maintenir des feux fréquents afin d'éviter la croissance des rejets et des repousses des ligneux exotiques envahissants et complémenter les feux avec du pâturage afin d'exercer une pression sur la germination des graines. Enfin, l'étude ci-présente a constitué une première étape importante à la réalisation de la mise en place du pâturage dans les savanes de l'ouest. Notamment, les deux espèces dominantes de la savane (*H. contortus* et *L. leucocephala*) assemblées pourraient constituer la principale ressource du cheptel dans le cas d'un futur pâturage. Des coupes mécaniques pourraient être réalisées sur les ligneux exotiques tels que *L. leucaena* et *V. farnesiana* sur les zones où la mise en place du pâturage ne pourra pas être faite. Il serait intéressant dans les prochaines études, d'effectuer des suivis des surfaces terrières des ligneux exotiques ainsi que d'analyser des photographies aériennes de la savane du Cap La Houssaye afin d'étudier la vitesse de propagation de ces espèces envahissantes au sein de ce type de végétation. Cela pourrait permettre de mieux comprendre la dynamique d'envahissement de ces ligneux dans la savane du Cap La Houssaye et d'y associer le meilleur moyen de lutte.

BIBLIOGRAPHIE

Adkins, S.W., Bellairs, S.M., and Loch, D.S. (2002). Seed dormancy mechanisms in warm season grass species. Euphytica *126*, 13–20.

Agabriel, J. (2010). Alimentation des bovins, ovins et caprins. Besoins des animaux - Valeurs des aliments: Tables Inra 2010. Édition remaniée (Quae).

Ahmed, A.M.M., Sánchez, F.J.S., Ramírez y Avilés, L., Mahdy, R.E.E., and Camaal, J.B.C. (2017). Tannins and mimosine in Leucaena genotypes and their relations to Leucaena resistance against Leucaena Psyllid and Onion thrips. Agroforestry Systems *91*, 1–8.

Angassa, A. (2014). Effects of grazing intensity and bush encroachment on herbaceous species and rangeland condition in southern Ethiopia:: Grazing intensity and bush encroachment in Borana. Land Degradation & Development *25*, 438–451.

Archer, S.R. (2010). Rangeland Conservation and Shrub Encroachment: New Perspectives on an Old Problem. In Wild Rangelands, J.T. du Toit, R. Kock, and J.C. Deutsch, eds. (Chichester, UK: John Wiley & Sons, Ltd), pp. 53–97.

Asner, G.P., Archer, S., Hughes, R.F., Ansley, R.J., and Wessman, C.A. (2003). Net changes in regional woody vegetation cover and carbon storage in Texas Drylands, 1937–1999. Global Change Biology *9*, 316–335.

Augustine, D.J., and Mcnaughton, S.J. (2004). At the scale of individual Acacia.

Balvanera, P., Lott, E., Segura, G., Siebe, C., and Islas, A. (2002). Patterns of β-Diversity in a Mexican Tropical Dry Forest. Journal of Vegetation Science *13*, 145–158.

Barbet-Massin, V., Grimaud, P., Michon, A., and Thomas, P. (2004). Prairies / Guides techniques / Édition / Publications & ressources - Le Cirad à la Réunion et Mayotte (Ile de la Réunion: Union des Associations Foncières Pastorales de la Réunion, Cirad).

Bates, D., Mächler, M., Bolker, B., and Walker, S. (2014). Fitting Linear Mixed-Effects Models using lme4. ArXiv:1406.5823 [Stat].

Baumont, R., Aufrère, J., Niderkorn, V., Andueza, D., Surault, F., Peccatte, J.-R., Delaby, L., and Pelletier, P. (2008). La diversité spécifique dans le fourrage : conséquences sur la valeur alimentaire. Fourrages *194*, 189–206.

Baumont, R., Aufrère, J., and Meschy, F. (2009). La valeur alimentaire des fourrages : rôle des pratiques de culture, de récolte et de conservation. 21.

Baxter, P.W.J., and Getz, W.M. (2005). A Model-Framed Evaluation of Elephant Effects on Tree and Fire Dynamics in African Savannas. Ecological Applications *15*, 1331–1341.

Belsky, A.J. (1994). Influences of Trees on Savanna Productivity: Tests of Shade, Nutrients, and Tree-Grass Competition. Ecology *75*, 922–932.

Bond, W.J., Woodward, F.I., and Midgley, G.F. (2005). The global distribution of ecosystems in a world without fire. New Phytologist 525–538.

Boulanger, V. (2010). Pression d'herbivorie et dynamique des communautés végétales: Influence à court et moyen termes des populations de cervidés sur la diversité des communautés végétales en forêt.

Boullet, V. (2007). Habitats, Flore et Végétation: Diversité et originalité.

Boullet, V. (2018). La végétation des savanes de l'ouest de La Réunion (Île de La Réunion).

Cadet, L.J.T. (1977). La végétation de l'Île de La Réunion. Etude phytoécologique et phytosociologique. Université d'Aix-Marseille III.

Campus international de Baillarguet (2007). La spectroscopie dans le proche infrarouge. Montpellier: Cirad-.

Cen, H., and He, Y. (2007). Theory and application of near infrared reflectance spectroscopy in determination of food quality. Trends in Food Science & Technology *18*, 72–83.

Cesar, J., Ehouinsou, M., and Gouro, A. (2004). Production fourragère en zone tropicale et conseils aux éleveurs. 48.

Clarke, P.J., Lawes, M.J., Midgley, J.J., Lamont, B.B., Ojeda, F., Burrows, G.E., Enright, N.J., and Knox, K.J.E. (2013). Resprouting as a key functional trait: how buds, protection and resources drive persistence after fire. New Phytologist *197*, 19–35.

Cleland, E.E., Collins, S.L., Dickson, T.L., Farrer, E.C., Gross, K.L., Gherardi, L.A., Hallett, L.M., Hobbs, R.J., Hsu, J.S., Turnbull, L., et al. (2013). Sensitivity of grassland plant community composition to spatial vs. temporal variation in precipitation. Ecology *94*, 1687–1696.

Corniaux, C., Desvals, L., Dulieu, D., Grimaud, P., Houchot, A., and Toutain, B. (1994). Caractéristiques et valeurs alimentaires des fourrages de Nouvelle-Calédonie (Nouvelle-Calédonie: CIRAD-EMVT).

Cuvelier, C., and Dufrasne, I. (2015). L'alimentation de la vache laitière. 105.

Eldridge, D.J., Bowker, M.A., Maestre, F.T., Roger, E., Reynolds, J.F., and Whitford, W.G. (2011). Impacts of shrub encroachment on ecosystem structure and functioning: towards a global synthesis: Synthesizing shrub encroachment effects. Ecology Letters *14*, 709–722.

Frost, P., and Robertson, F. (1987). The Ecological Effects of Fire in Savannas. IUBS Monograph Series *3*.

Frost, P., Medina, E., Menaut, J.C., Solbrig, O.T., Swift, M., and Walker, B. (1986). Responses of savannas to stress and disturbance. *Special Issue 10*, 87.

Gaud, P. (2017). Dynamique post-incendie de la végétation et effets du feu sur la banque de graines: cas des savanes envahies par les ligneux exotiques à La Réunion. Projet de plan de gestion des savanes du Cap La Houssaye.

Gauvin, J., Orazio, C., Rivière, J.-N., and Tassin, J. (1995). Opération expérimentale de protection et d'amélioration de littoral - Zone Ouest -. Bilan de trois années d'expérimentations. (Trois bassins).

Gignoux, J. (1997). Alternative fire resistance strategies in savanna trees. Oecologia *110*, 576-583.

Goheen, J.R., Palmer, T.M., Keesing, F., Riginos, C., and Young, T.P. (2009). Large herbivores facilitate savanna tree establishment via diverse and indirect pathways. Journal of Animal Ecology *79*, 372–382.

Govender, N., Trollope, W.S.W., and Van Wilgen, B.W. (2006). The effect of fire season, fire frequency, rainfall and management on fire intensity in savanna vegetation in South Africa: Fire intensity in savanna. Journal of Applied Ecology *43*, 748–758.

Grytnes, J.A., Heegaard, E., and Ihlen, P.G. (2006). Species richness of vascular plants, bryophytes, and lichens along an altitudinal gradient in western Norway. Acta Oecologica *29*, 241–246.

Harper, K., McNeill, D., Harper, K.J., and McNeill, D.M. (2015). The Role iNDF in the Regulation of Feed Intake and the Importance of Its Assessment in Subtropical Ruminant Systems (the Role of iNDF in the Regulation of Forage Intake). Agriculture *5*, 778–790.

Higgins, S.I., Bond, W.J., and Trollope, W.S.W. (2000). Fire, resprouting and variability: a recipe for grass-tree coexistence in savanna. Journal of Ecology *88*, 213–229.

Higgins, S.I., Bond, W.J., February, E.C., Bronn, A., Douglas, I.W.E.-B., Enslin, B., Govender, N., Rademan, L., O'Regan, S., Potgieter, L.. A., et al. (2007). Effects of Four Decades of Fire Manipulation on Woody Vegetation Structure in Savanna Author(s): Steven I. Higgins, William J. Bond, Edmund C. February, Andries Bronn, Douglas I. W. Euston-Brown, Beukes Enslin, Navashni Govender, Louise Rademan, Sean O'Regan, Andre L. F. Potgieter, Simon Scheiter, Richard Sowry, Lynn Trollope and Winston S. W. Trollope. Ecology *88*, 1119–1125.

Hoffmann, W.A., and Solbrig, O.T. (2003). The role of topkill in the differential response of savanna woody species to fire. Forest Ecology and Management *180*, 273–286.

Hothorn, T., Bretz, F., Westfall, P., M. Heiberger, R., Schuetzenmeister, A., and Scheibe, S. (2017). Simultaneous Inference in General Parametric Models.

Joubert, D.F., Smit, G.N., and Hoffman, M.T. (2012). The role of fire in preventing transitions from a grass dominated state to a bush thickened state in arid savannas. Journal of Arid Environments *87*, 1–7.

Jung, H.-J.G. (2012). Forage Digestibility: The Intersection of Cell Wall Lignification and Plant Tissue Anatomy. 13.

Kraaij, T., and Ward, D. (2006). Effects of rain, nitrogen, fire and grazing on tree recruitment and early survival in bush-encroached savanna, South Africa. Plant Ecology *186*, 235–246.

Lacoste, M., and Picot, F. (2014). Cahiers d'habitats de La Réunion: étage mégatherme semi-xérophile. (Conservatoire Botanique National de Mascarin, Saint-Leu, Réunion).

van Langevelde, F., A. D. M. van de Vijver, C., Kumar, L., van de Koppel, J., de Ridder, N., van Andel, J., K. Skidmore, A., W. Hearne, J., Stroosnijder, L., Bond, W.J., et al. (2003). Effects of Fire and Herbivory on the Stability of Savanna Ecosystems. Ecology *84*, 337–350.

Lawes, M.J., Richards, A., Dathe, J., and Midgley, J.J. (2011). Bark thickness determines fire resistance of selected tree species from fire-prone tropical savanna in north Australia. Plant Ecology *212*, 2057–2069.

Lee, C.-B., Chun, J.-H., Song, H.-K., and Cho, H.-J. (2013). Altitudinal patterns of plant species richness on the Baekdudaegan Mountains, South Korea: mid-domain effect, area, climate, and Rapoport's rule. Ecological Research *28*, 67–79.

Leperlier, C., Riviere, J.-N.E., Allibert, A., Dessauw, D., Lacroix, S., and Fock-Bastide, I. (2018). Overcoming dormancy and light requirements in seeds of Heteropogon contortus, a target species for savanna restoration. Ecological Engineering *122*, 10–15.

Ludwig, F., Kroon, H., Prins, H.H.T., and Berendse, F. (2001). Effects of nutrients and shade on tree-grass interactions in an East African savanna. Journal of Vegetation Science *12*, 579–588.

Ludwig, F., Dawson, T.E., Prins, H.H.T., Berendse, F., and Kroon, H. (2004a). Below-ground competition between trees and grasses may overwhelm the facilitative effects of hydraulic lift. Ecology Letters *7*, 623–631.

Ludwig, F., de Kroon, H., Berendse, F., and Prins, H.H.T. (2004b). The influence of savanna trees on nutrient, water and light availability and the understorey vegetation. Plant Ecology (Formerly Vegetatio) *170*, 93–105.

Ludwig, F., De Kroon, H., and Prins, H.H.T. (2008). Impacts of savanna trees on forage quality for a large African herbivore. Oecologia *155*, 487–496.

Macias, D., Mazía, N., and Jacobo, E. (2014). Grazing and neighborhood interactions limit woody encroachment in wet subtropical savannas. Basic and Applied Ecology *15*, 661–668.

McCulloch, C.E. (2000). Generalized Linear Models. Journal of the American Statistical Association *95*, 1320–1324.

Moeslund, J.E., Arge, L., Bøcher, P.K., Dalgaard, T., and Svenning, J.-C. (2013). Topography as a driver of local terrestrial vascular plant diversity patterns. Nordic Journal of Botany *31*, 129–144.

Nepolo, E., and Mapaure, I. (2012). Short-Term Influence of Fire on Herbaceous Composition, Diversity and Grass Biomass Production in Semi-Arid Savanna Woodland in Windhoek, Namibia. International Journal of Ecosystem *2*, 154–160.

O'Connor, T.G., Puttick, J.R., and Hoffman, M.T. (2014). Bush encroachment in southern Africa: changes and causes. African Journal of Range & Forage Science *31*, 67–88.

Pausas, J.G., and Ribeiro, E. (2017). Fire and plant diversity at the global scale. Global Ecology and Biogeography *26*, 889–897.

Pellew, R.A.P. (1983). The impacts of elephant, giraffe and fire upon the Acacia tortilis woodlands of the Serengeti. African Journal of Ecology *21*, 41–74.

Prins, H.H.T., and van der Jeugd, H.P. (1993). Herbivore Population Crashes and Woodland Structure in East Africa. The Journal of Ecology *81*, 305.

Prior, L.D., Brook, B.W., Williams, R.J., Werner, P.A., Bradshaw, C.J.A., and Bowman, D.M.J.S. (2006). Environmental and allometric drivers of tree growth rates in a north Australian savanna. Forest Ecology and Management *234*, 164–180.

Prior, L.D., Murphy, B.P., and Russell-Smith, J. (2009). Environmental and demographic correlates of tree recruitment and mortality in north Australian savannas. Forest Ecology and Management *257*, 66–74.

Prior, L.D., Williams, R.J., and Bowman, D.M.J.S. (2010). Experimental evidence that fire causes a tree recruitment bottleneck in an Australian tropical savanna. Journal of Tropical Ecology *26*, 595–603.

Rakotoarimanana, V., Grouzis, M., and Floc'h, E.L. (2008). Influence du feu et du pâturage sur l'évolution de la phytomasse d'une savane à Heteropogon contortus de la région de Sakaraha (sud-ouest de Madagascar). *26*, 56–60.

Ranaivoarivelo, N., Milleville, P., Moizo, B., and Aubry, C. (2001). Exploitation pastorale des savanes de la région de Sakaraha (sud-ouest de Madagascar). 181–197.

Richerson, P.J., and Lum, K. (1980). Patterns of Plant Species Diversity in California: Relation to Weather and Topography. The American Naturalist *116*, 504–536.

R Core Team (2018). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL http://www.R-project.org/.

Roques, K.G., O'Connor, T.G., and Watkinson, A.R. (2001). Dynamics of shrub encroachment in an African savanna: relative influences of fire, herbivory, rainfall and density dependence. Journal of Applied Ecology *38*, 268–280.

Sankaran, M., Ratnam, J., and Hanan, N.P. (2004). Tree-grass coexistence in savannas revisited - insights from an examination of assumptions and mechanisms invoked in existing models. Ecology Letters *7*, 480–490.

Sankaran, M., Hanan, N.P., Scholes, R.J., Ratnam, J., Augustine, D.J., Cade, B.S., Gignoux, J., Higgins, S.I., Le Roux, X., Ludwig, F., et al. (2005). Determinants of woody cover in African savannas. Nature *438*, 846–849.

Sankaran, M., Ratnam, J., and Hanan, N. (2008). Woody cover in African savannas: the role of resources, fire and herbivory. Global Ecology and Biogeography *17*, 236–245.

Savadogo, P., Sawadogo, L., and Tiveau, D. (2007). Effects of grazing intensity and prescribed fire on soil physical and hydrological properties and pasture yield in the savanna woodlands of Burkina Faso. Agriculture, Ecosystems & Environment *118*, 80–92.

Scholes, R.J., and Archer, S.R. (1997). Tree-Grass Interactions in Savannas. Annual Review of Ecology and Systematics *2*, 517–544.

Silverio, D.V., Brando, P.M., Balch, J.K., Putz, F.E., Nepstad, D.C., Oliveira-Santos, C., and Bustamante, M.M.C. (2013). Testing the Amazon savannization hypothesis: fire effects on invasion of a neotropical forest by native cerrado and exotic pasture grasses. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences *368*, 20120427–20120427.

Staver, A.C., Bond, W.J., Stock, W.D., van Rensburg, S.J., and Waldram, M.S. (2009). Browsing and fire interact to suppress tree density in an African savanna. Ecological Applications *19*, 1909–1919.

Stevens, N., Lehmann, C.E.R., Murphy, B.P., and Durigan, G. (2017). Savanna woody encroachment is widespread across three continents. Global Change Biology *23*, 235–244.

Strasberg, D., Rouget, M., Richardson, D.M., Baret, S., Dupont, J., and Cowling, R.M. (2005). An Assessment of Habitat Diversity and Transformation on La Réunion Island (Mascarene Islands, Indian Ocean) as a Basis for Identifying Broad-scale Conservation Priorities. Biodiversity and Conservation *14*, 3015–3032.

Tadros, M.J., Samarah, N.H., and Alqudah, A.M. (2011a). Effect of different pre-sowing seed treatments on the germination of Leucaena leucocephala (Lam.) and Acacia farnesiana (L.). New Forests *42*, 397.

Tadros, M.J., Samarah, N.H., and Alqudah, A.M. (2011b). Effect of different pre-sowing seed treatments on the germination of Leucaena leucocephala (Lam.) and Acacia farnesiana (L.). New Forests *42*, 397–407.

Tan, H.Y., Sieo, C.C., Abdullah, N., Liang, J.B., Huang, X.D., and Ho, Y.W. (2011). Effects of condensed tannins from Leucaena on methane production, rumen fermentation and populations of methanogens and protozoa in vitro. Animal Feed Science and Technology *169*, 185–193.

Twidwell, D., Rogers, W.E., Wonkka, C.L., Taylor, C.A., and Kreuter, U.P. (2016). Extreme prescribed fire during drought reduces survival and density of woody resprouters. Journal of Applied Ecology *53*, 1585–1596.

Vetaas, O.R. (1992). Micro-site effects of trees and shrubs in dry savannas. Journal of Vegetation Science *3*, 337–344.

Wang, W., and Paliwal, J. (2007). Near-infrared spectroscopy and imaging in food quality and safety. Sens. & Instrumen. Food Qual. *1*, 193–207.

Werner, P.A. (2005). Impact of feral water buffalo and fire on growth and survival of mature savanna trees: An experimental field study in Kakadu National Park, northern Australia. Austral Ecology *30*, 625–647.

Williams, R.J., Cook, G.D., Gill, A.M., and Moore, P.H.R. (1999). Fire regime, fire intensity and tree survival in a tropical savanna in northern Australia. Austral Ecology *24*, 50–59.

ANNEXES

Annexe 1. Table des paramètres de valeurs alimentaires des fourrages obtenues par le SPIR : définitions, abréviations et unités.

Paramètres	Abréviations	Unités
Matière sèche mesurée étuve	MSetuv	% MV
Densité énergétique du fourrage	DEF	sd
Indice proximité tempéré tropical	CLASS	sd
Unité d'encombrement lait herbe en vert	UELhv	sd
Matières azotées digestibles	MAD	g/kgMS
Lait potentiel Vache 600kg (vert)	Lait pot vr	litr/jr
Ingestibilité jeune bovin 250kg (vert)	IngBO250	KgMS/j
Ingestibilité jeune bovin 600kg (vert)	IngVL600vr	KgMS/j
Protéines digestibles calculées sur l'énergie (vert)	PDIE	g/kgMS
Protéines digestibles calculées sur l'azote (vert)	PDIN	g/kgMS
Protéines digestibles intestin d'origine alimentaire (vert)	PDIA	g/kgMS
Unité fourragère lait fourrage vert	UFL	UFL/kgMS
Teneur en "Neutral Detergent Fiber" *(parois totales)*	NDF	% MS
Equilibre PDIN-PDIE	BalPDI	g/kgMS
Protéines brutes totales	PROTEIN	% MS
Digestabilité de la matière sèche (MS)	DMSauf	% MS
Digestabilité enzymatique de la MO	DMOauf	% MO
Matière sèche analytique	DM	% MS
Discrimination tempérée tropicale	IDtemp	indice
Cellulose de Weende	CELL	% MS
Teneur en "Acid Detergent Fiber" *(lignocellulose)*	ADF	% MS
Teneur en "Acid Detergent Lignin" *(lignine)*	ADL	% MS
Matières minérales totales	ASH	% MS

Annexe 2. Tableau récapitulatif des abbréviations des espèces répertoriées au sein de la savane du Cap La Houssaye en mai 2018.

Code espèces	Nom latin	Famille	Type biologique (H: herbacée, LI: liane, L: ligneux)
ABUsp	*Abutilon sp.*	Malvaceae	H
ARIADS	*Aristida adscensionis l.*	Poaceae	H
BOEDIF	*Boerhavia diffusa*	Nyctaginaceae	H
CAJSCA	*Cajanus scarabaeoides (L.) Thouars*	Fabaceae	LI
CASOCC	*Cassia occidentalis L.*	Fabaceae	H
CLITER	*Clitoria ternatea L.*	Fabaceae	LI
CROJUN	*Crotalaria juncea L.*	Fabaceae	H
CRORET	*Crotalaria retusa L.*	Fabaceae	H
DESINT	*Desmodium intortum (Mill.)Urb.*	Fabaceae	LI
DESVIR	*Desmanthus virgatus (L.) Willd.*	Fabaceae	H
EHRCYM	*Ehretia cymosa Thonn.*	Boraginaceae	L
EUPHET	*Euphorbia heterophylla*	Euphorbiaceae	H
HETCON	*Heteropogon contortus (L.) P.Beauv. ex Roem. & Schult.*	Poaceae	H
INDHIR	*Indigofera hirsuta L.*	Fabaceae	H
INDLIN	*Indigofera linifolia*	Fabaceae	H
IPOOBS	*Ipomoea obscura (L.) Ker Gawl*	Convolvulaceae	LI
IPOPUR	*Ipomoea purpurea*	Convolvulaceae	LI
IPOsp	*Ipomoea sp*	Convolvulaceae	LI
LANCAM	*Lantana camara L.*	Verbenaceae	L
LEULEU	*Leucaena leucocephala (Lam.) de Wit*	Fabaceae	L
LITGLU	*Litsea glutinosa (Lour.) C. Rob.*	Lauraceae	L
MACATR	*Macroptilium atropurpureum (DC.) Urb.*	Fabaceae	LI
PANMAX	*Panicum maxima (Jacq.) R.D. Webster*	Poaceae	H
PASFOE	*Passiflora foetida L.*	Passifloraceae	LI
PASSUB	*Passiflora suberosa L.*	Passifloraceae	LI
PITDUL	*Pithecellobium dulce (Roxb.) Benth.*	Fabaceae	L
SCHTER	*Schinus terebinthifolia Raddi*	Anacardiaceae	L
SIDRET	*Sida retusa*	Malvaceae	H
TEPPUR	*Tephrosia purpurea*	Fabaceae	H
THEQUA	*Themeda quadrivalvis (L.) Kuntze*	Poaceae	H
VACFAR	*Vachellia farnesiana (L.) Wight et Arn.*	Fabaceae	L

Annexe 3. Photographies des espèces végétales dominantes de la savane du Cap La Houssaye à La Réunion. A: Poaceae dominantes, en fin de saison des pluies : *H. contortus* à gauche; *P. maximum* à droite. B : Fabaceae dominantes : *L. leucocephala* à gauche et *V. farnesiana* à droite. (R. Solesse, P. Gaud)

A) Les Poaceae

B) Les Fabaceae

RÉSUMÉ

A La Réunion, depuis l'arrêt des activités pastorales, les savanes sont menacées par l'envahissement des ligneux exotiques, tels que *L. leucocephala* et *V. farnesiana*. Dans le cadre d'un projet de recherches pluridisciplinaires, une caractérisation de la végétation a été réalisée dans les savanes du Cap la Houssaye. Des relevés floristiques ont été faits sur 3 zones d'altitude différentes (zone haute à 253 m, zone intermédiaire à 185 m, zone basse à 26 m). La diversité alpha et beta ainsi que la structure de la végétation ont été reportées sur des transects de 100 m² le long de ce court gradient d'altitude. Ces relevés ont eu pour objectif de mieux caractériser la végétation au sein d'une bande altitudinale, communément appelée savane, et d'identifier des variations de la composition floristique et de la structure de ces végétations et les processus qui les affectent. En vue de la préparation d'une gestion par les feux et l'introduction de races locales de bœuf et de caprin, ce travail s'est intéressé à suivre l'effet du feu sur la végétation après deux brûlages dirigés consécutifs réalisés en 2016 et en 2017. Des relevés floristiques ont été réalisés à la suite de ces feux. La composition floristique et la hauteur des espèces ont été répertoriées ainsi que le nombre d'individus de ligneux. Enfin, en vue de promouvoir l'herbivorie et d'introduire des troupeaux dans ces milieux, la mesure de la qualité fourragère de 4 espèces végétales dominantes de la savane, 2 herbacées (*Heteropogon contortus et Panicum maximum)* et 2 ligneux, *(Leucaena leucocephala et Vachellia farnesiana*) a été faite par la méthode de spectrométrie dans le proche infrarouge (SPIR). Les résultats de cette étude pluridisciplinaire ont montré que la richesse spécifique est plus élevée au sein de la zone haute, avec un total de 30 espèces. Des différences de composition floristique (ou diversité β) ont été observées, notamment entre la zone basse et haute. Cette différence est principalement expliquée par un remplacement d'espèces entre les 2 zones, tandis que la dissimilarité observée entre la zone haute et la zone intermédiaire est liée à un enrichissement d'espèces. La végétation se structure différemment sur les 3 zones avec une dominance de la strate herbacée en zones basses et intermédiaire et une zone haute composée d'une strate ligneuse plus prononcée. Le feu a un effet positif sur la richesse spécifique ainsi que sur la composition floristique. A l'inverse, lors de périodes prolongées sans passage de feu efficace, ces résultats ne sont pas observés. Le nombre d'individus de *L. leucocephala* a fortement diminué dès le premier mois après le feu tandis qu'il n'y a pas eu d'effet considérable sur le nombre de *V. farnesiana*. Il serait ainsi nécessaire d'exercer une seconde pression sur ces ligneux envahissants telle que par la mise en place d'un pâturage. Troisièmement, la qualité fourragère des Fabaceae est meilleure que celle des Poaceae. Les Poaceae ont une teneur plus élevée en NDF (cellulose + lignine + hémicellulose) que les Fabaceae. Les Fabaceae sont plus riches en protéines brutes et ont une meilleure digestibilité que les Poaceae. Il n' a pas été observé au cours de ce suivi (mars à juin 2018) de variation évidente dans le temps de la qualité fourragère des 4 espèces dominantes. Les Poaceae seules, ne suffisent pas à couvrir les besoins d'entretien, en énergie et en protéines, d'une vache de race Moka ou d'une chèvre laitière locale. Cependant, en veillant lors du pâturage, à emmener les animaux où un fort recouvrement en Poaceae et en Fabaceae est observé, les besoins d'entretien de ces animaux peuvent être couverts au sein de la savane. Ces résultats vont permettre par la suite à la création du cheptel pour le pâturage et vont contribuer également au choix de la période et de la zone de pâturage. L'action combinée de feux dirigés et de l'herbivorie par un cheptel de races locales adaptées à ces milieux pourrait freiner l'envahissement par les espèces envahissantes de ligneux, en l'occurrence éliminer complètement les ligneux de ces zones ne permettrait pas une alimentation équilibrée au cheptel.

Mots clés : besoins d'entretien, cheptel, composition floristique, diversité alpha et beta, espèces ligneuses envahissantes, fermeture du milieu, feux dirigés, gradient altitude, nombre d'individus, qualité fourragère, savanes, *turnover*.

ABSTRACT

Since the end of pastoral activities, savannas of La Réunion Island are threatened by exotic woody encroachment such as *Leucaena leucocephala* and *Vachellia farnesiana.* In the framework of a multidisciplinary research, a characterisation of the vegetation was carried out in the savanna of Cap La Houssaye. Floristic inventories were conducted in 3 different areas along a short elevational gradient (high area at 253 m, intermediate zone at 185 m and lowland area at 26 m). Alpha and beta plant diversity and vegetation structure were recorded in transects of 100 m². These inventories provided a better characterisation of the vegetation, on this system commonly called savanna, and allowed to identify variation in species composition and vegetation structure and the underlying processes affecting them. In order to plan a management by fires and to introduce local breeds of beef and goat, this work studied the impact of fire on vegetation after 2 successive prescribed fires, which occurred in November 2016 and November 2017. Floristic inventories were conducted following the burning. Species composition, height of individuals and the number of woody species were recorded. Then, in order to promote herbivory and to introduce livestock in savanna systems, the measure of forage quality of 4 dominant species, 2 herbaceous (*Heteropogon contortus* and *Panicum maximum)* and 2 woody species *(Leucaena leucocephala* and *Vachellia farnesiana*) were realized by Near-InfaRed Spectroscopy (NIRS). Results of this pluridisciplinary study highlighted that species richness is more important in the highest studied area with a total of 30 species. Differences in floristic composition (or beta diversity) were revealed, in particular between the high and lower areas. This difference is mainly explained by species replacement between these 2 areas (high and low) whereas the dissimilarity between the high and intermediate areas is explained by species enrichment. Lastly, the vegetation structure was different across the 3 areas with a dominance of herbaceous *stratum* in the low and intermediate areas and a dominance of woody *stratum* in the higher area. Secondly, fire had a positive effect on species richness and floristic composition. Conversely, during periods without an effective fire, these results were not observed. The number of *L. leucocephala* strongly decreased during the first month after the fire whereas no effect was observed on the number of individuals for *V. farnesiana.* It will be necessary to apply a second pressure on these woody species, for example by grazing activity. Indeed, this study showed that the measure of forage quality of Fabaceae was greater than Poaceae. Poaceae have a higher NDF content (cellulose, hemicellulose, lignin) than Fabaceae. Fabaceae are richer in protein and have a better digestibility than Poaceae. No variation over time of the forage quality of these 4 species was recorded during this study (from March to June 2018). To feed local breed of beefs and dairy goats exclusively with Poaceae does not permit to meet their nutritional requirements in energy and protein. However, to lead up livestock to areas with an important abundance of Poaceae and Fabaceae ensure the nutritional requirements of the animals to be fulfilled. These types of results will contribute to compose a herd to pasture and will also allow selecting the better period and areas to graze on. Combined actions of prescribed fires and herbivory by local breed livestock adapted to these natural areas may inhibit encroachment by woody species. In contrast, removing totally these invasive woody species from these areas would not allow a balanced diet and the maintenance of livestock.

Keywords: alpha and beta diversity, elevational gradient, floristic composition, forage quality, herd, invasive woody species, livestock, local breeds, number of woody species, nutritional requirements, prescribed fire, savanna, woody encroachment.