

Zeitschrift:	Candollea : journal international de botanique systématique = international journal of systematic botany
Herausgeber:	Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève
Band:	45 (1990)
Heft:	2
Artikel:	Modèle de répartition horizontale des Ptéridophytes de long d'un gradient d'humidité lié à la topographie : le cas d'une forêt naturelle d'altitude à Madagascar
Autor:	Rakotondrainibe, F. / Guillerm, J.L.
DOI:	https://doi.org/10.5169/seals-879713

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

Download PDF: 12.01.2026

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

Modèle de répartition horizontale des Ptéridophytes le long d'un gradient d'humidité lié à la topographie: le cas d'une forêt naturelle d'altitude à Madagascar

F. RAKOTONDRAINIBE
&
J. L. GUILLERM

RÉSUMÉ

RAKOTONDRAINIBE, F. & J. L. GUILLERM (1990). Modèle de répartition horizontale des Ptéridophytes le long d'un gradient d'humidité lié à la topographie: le cas d'une forêt naturelle d'altitude à Madagascar. *Candollea* 45: 591-598. En français, résumés français et anglais.

Les auteurs présentent et analysent le modèle de répartition des Ptéridophytes de la forêt d'Ambohitantely le long d'un gradient d'humidité lié à la topographie. Deux types de secteurs floristiques sont opposés. Le premier, localisé sur les plateaux et les mi-versants, présente une composition floristique homogène imposée par l'existence d'une période de sécheresse annuelle de 5 mois. Le deuxième, localisé sur les bas de versant et le long des cours d'eau, dans des zones constamment humides, présente une structure floristique hétérogène de type "semi-continuum"; cette structure est la résultante du comportement individualiste de chaque espèce ou petit groupe d'espèces vis-à-vis des composantes du facteur humidité, à savoir la quantité d'eau liquide disponible, le degré d'humidité atmosphérique et la qualité du drainage.

ABSTRACT

RAKOTONDRAINIBE, F. & J. L. GUILLERM (1990). Distribution of Pteridophytes along a humidity gradient associated to topography within an upland forest in Central Madagascar. *Candollea* 45: 591-598. In French, French and English abstracts.

The authors here present and analyse the distribution model of Pteridophytes found in Ambohitantely forest. This is done along a humidity gradient associated to the topography. Two types of floristic zones are opposed. The first is located in the plateau and in the middle of hill slopes for which the homogeneous structure of the flora is imposed by the action of the dry season period of about 5 months. The second type is located in the valley and along the rivers, in continuously humid zones which display a heterogeneous floristic structure of "semi-continuum" type. This is due to the individualist behaviour of each species or each small group of species in relation to different humidity factors such as available quantity of running water, the amount of atmospheric humidity and the quality of drainage.

Les fougères, comme beaucoup de végétaux inférieurs, de par leur enracinement superficiel et leur petite taille, sont très sensibles à des microvariations de certains facteurs du milieu, notamment la lumière et l'humidité. A ce titre elles constituent des indicateurs précieux des différents microclimats forestiers. Une étude préliminaire menée dans une forêt naturelle d'altitude à Madagascar, la réserve d'Ambohitantely (RAKOTONDRAINIBE, 1985), a permis de mettre en évidence la très grande richesse de sa flore ptéridologique et de montrer que les différents taxons se répartis-

sent selon un gradient d'humidité lié à la topographie. Nous présentons et analysons ci-dessous le modèle de répartition des Ptéridophytes de cette forêt, le long de ce gradient.

La forêt d'Ambohitantely (latitude 18°10'S, longitude 47°17'E), forêt dense humide de montagne (GUILLAUMET & KOEHLIN, 1971), est située à une centaine de kilomètres au nord-ouest de Tananarive, à une altitude moyenne de 1400 m, dans le domaine phytogéographique du centre de la région orientale malgache (HUMBERT, 1955); elle s'étend sur une superficie de 1600 ha. La région est soumise à un climat tropical de type humide frais caractérisé par l'existence d'une saison chaude et pluvieuse de 7 mois et une saison sèche de 5 mois atténuée par la présence fréquente de brouillards matinaux.

Méthode d'étude

Les observations ont été effectuées le long de 15 transects répartis sur toute l'étendue de la forêt. Chacun d'eux débute sur un plateau ou un sommet, longe le versant et se termine au fond d'une vallée (fig. 1). Leur largeur est de 8 m, leur longueur varie entre 200 et 800 m en fonction de la topographie locale. Chaque transect est divisé en segments contigus de 10 × 8 m sur lesquels sont récoltées les données floristiques et écologiques. Cette méthode a permis de délimiter de façon très précise l'amplitude de répartition de chacun des 155 taxons de Ptéridophytes rencontrés dans la forêt.

Le calcul des quantités d'information apportées par la position des bornes de la répartition de chacun des taxons le long des différents transects, selon la méthode exposée par GODRON (1966, 1971) et FARINAS (1982), a permis de localiser les zones de discontinuités majeures dans la répartition des taxons et de diviser chaque transect en secteurs floristiques. Les zones de discontinuités floristiques correspondent en effet aux segments sur lesquels apparaissent ou disparaissent un certain nombre de taxons caractéristiques.

A l'intérieur des secteurs floristiques, les facteurs écologiques suivants: le sol, la pente, l'exposition, la distance séparant la zone d'étude du point d'eau le plus proche (cours d'eau ou marécage), le degré de recouvrement des strates arborescentes, ont été pris en compte pour expliquer le mode de répartition des différents taxons.

La diversité floristique de chaque secteur a été caractérisée par l'indice (H) de SHANNON-WEAVER (1948) dérivé de la théorie de l'information et a été représentée graphiquement par des diagrammes rang-fréquence sur lesquels sont portés en abscisse les espèces rangées par ordre d'abondance décroissante et en ordonnée les fréquences relatives de ces espèces (fig. 2).

Résultats

Trois secteurs topographiques et floristiques de répartition des fougères le long de chaque transect ont été ainsi mis en évidence (fig. 1):

1. Le secteur des plateaux, des hauts de versant et des mi-versants englobe des zones à pente nulle ou faible. Il est floristiquement le plus homogène mais aussi le plus pauvre; le peuplement de fougères y est peu dense et moyennement diversifié: on note une moyenne de 176 individus et 14 espèces sur 800 m². Le diagramme rang-fréquence (fig. 2a) montre qu'un petit nombre d'espèces, toujours les mêmes, sont particulièrement abondantes et marquent la physionomie du sous-bois; l'indice de diversité H a une valeur moyenne de 2.82. La sécheresse hivernale du mois de mai au mois de septembre constitue un facteur limitant pour de nombreuses fougères; c'est ainsi que l'on rencontre essentiellement des espèces reviviscentes telles *Hymenophyllum sibthorpioides* Mett., *Asplenium theciferum* (Kunth) Mett. et *Huperzia verticillata* (L. f.) Trev., des espèces à frondes épaisses: *Elaphoglossum, conforme* (Sw.) Schott, *Grammitis cryptophlebia* (Baker) Copel. et des espèces à frondes velues: *Elaphoglossum phanerophlebium* C. Chr. et *Ctenopteris excaudata* (Bonap.) Tard.

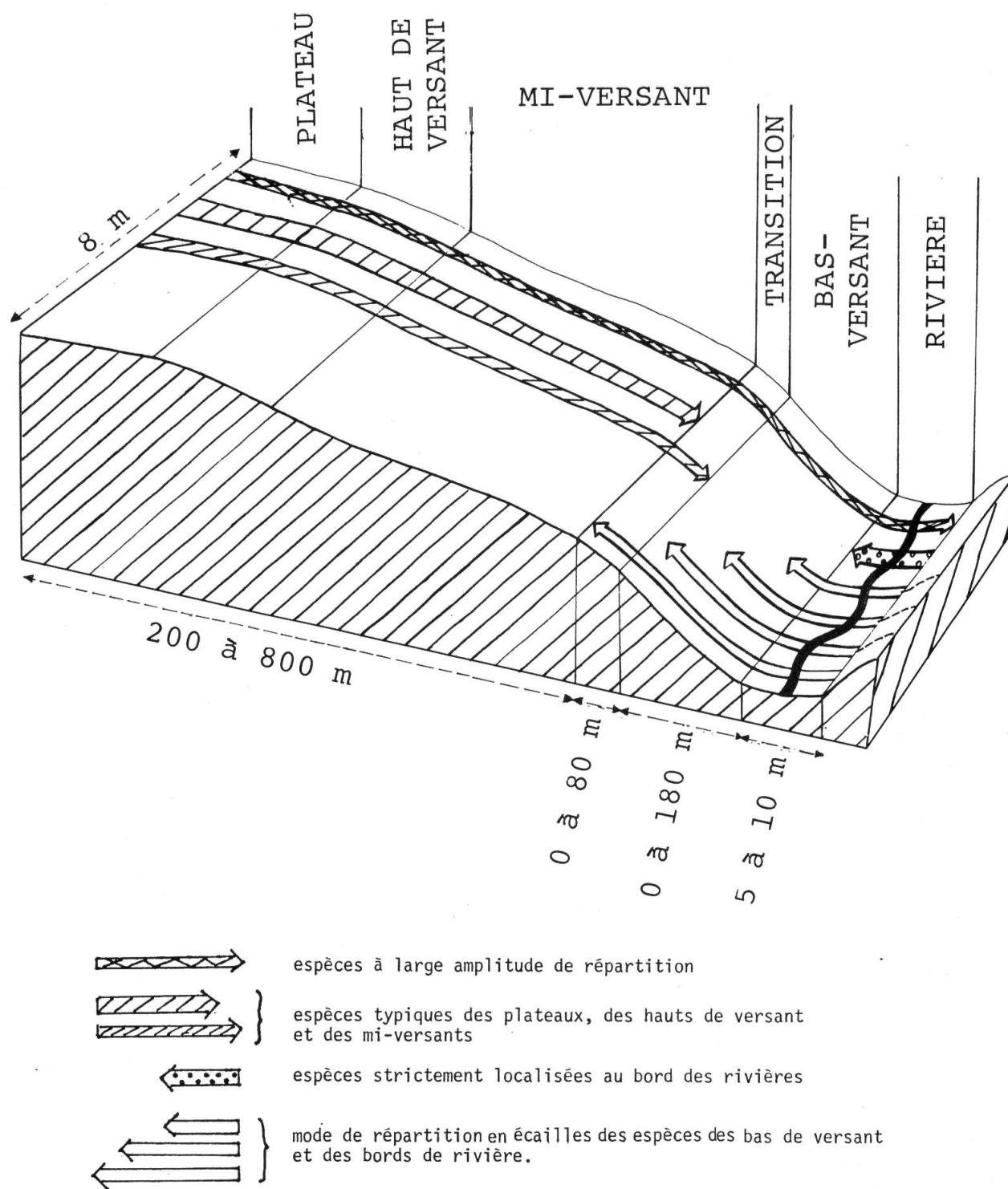


Fig. 1. — Représentation schématique de la structure horizontale de la répartition des Ptéridophytes dans chaque zone topographique de la forêt d'Ambohitantely.

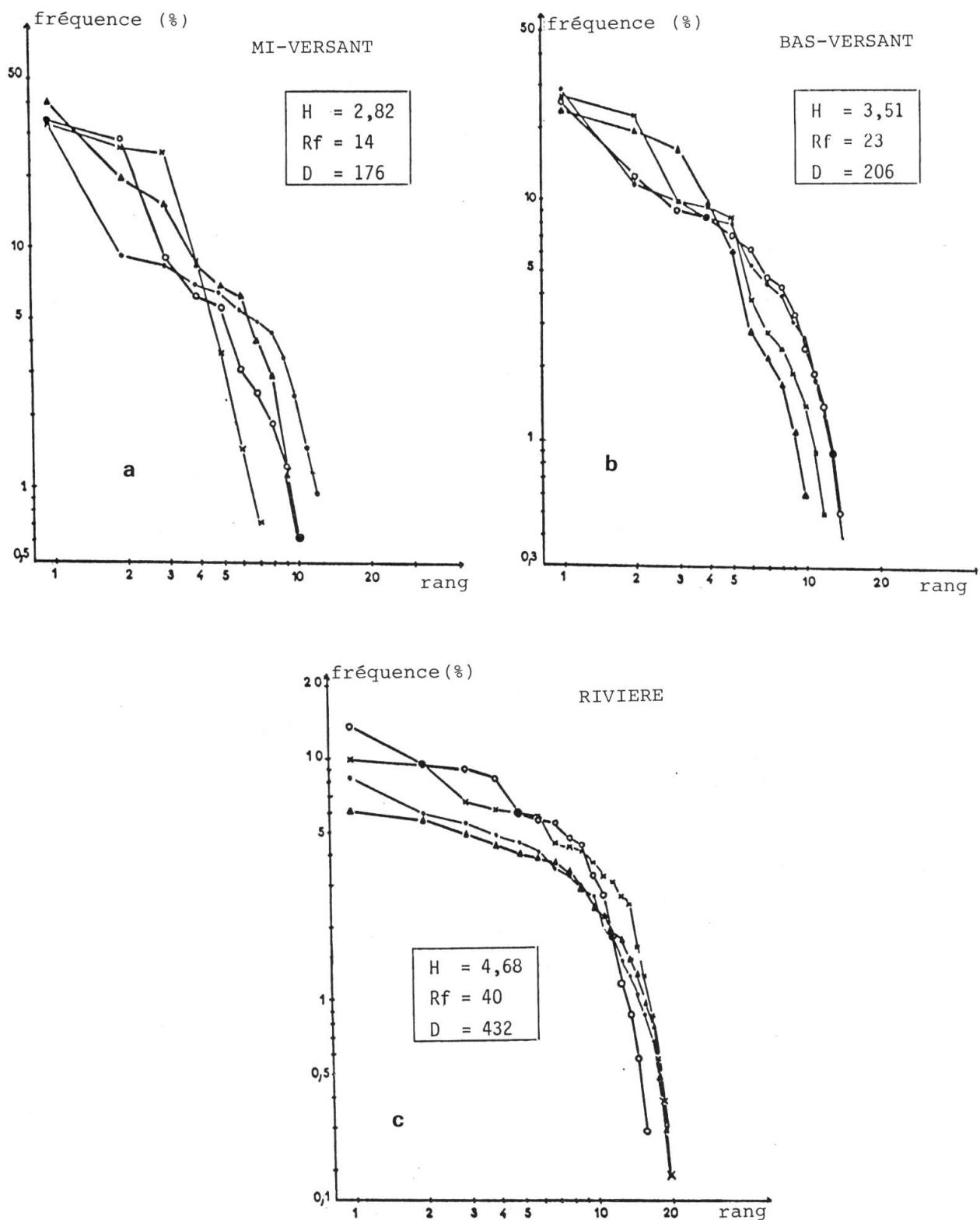


Fig. 2. — Diagramme rangs-fréquences obtenus sur des surfaces échantillons de 800 m^2 situées: a, sur 4 mi-versants; b, sur 4 bas-versants; c, le long de 4 cours d'eau.

Sur chaque diagramme sont indiquées les valeurs moyennes de l'indice de diversité (H), de la richesse floristique (Rf) et de la densité (D).

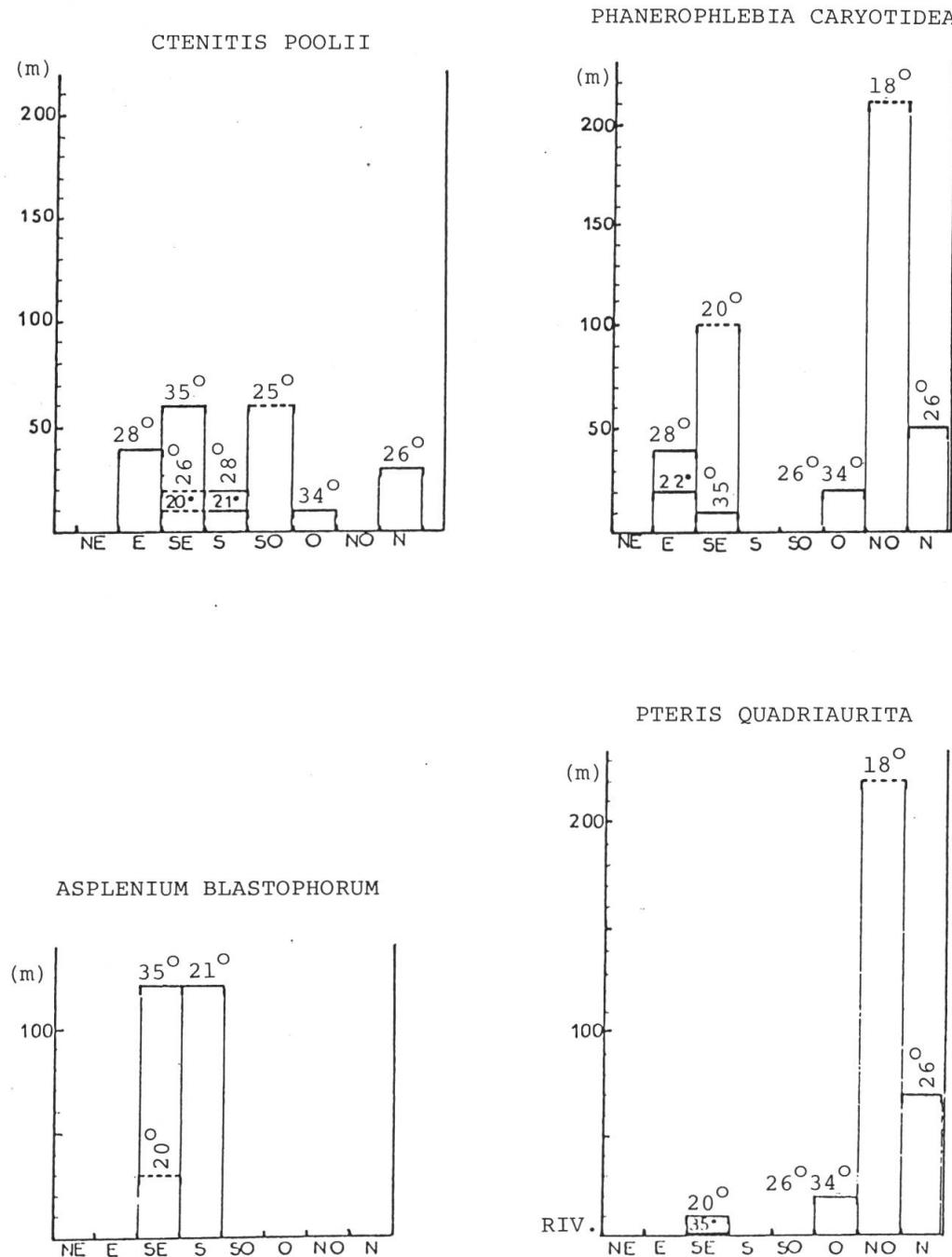


Fig. 3. — Histogramme des amplitudes de répartition sur les bas de versant de quelques espèces types, en fonction de l'exposition de la pente (en degré) du terrain. Les distances sont calculées à partir du bord de la rivière (RIV.); les traits pleins représentent les amplitudes de répartition sur l'arête des versants et les pointillés, sur le flanc des versants.

2. Les abords immédiats des cours d'eau constituent un secteur floristiquement très riche et très diversifié. On note une moyenne de 432 individus et 40 espèces sur 800 m². Les courbes rang-fréquence (fig. 2c) sont convexes et montrent que le peuplement est plus équilibré: un grand nombre d'espèces sont moyennement et également abondantes ce qui se traduit par une valeur élevée de l'indice de diversité: $H = 4.68$.
3. Les bas de versant représentent un secteur complexe, hétérogène, assez difficile à définir. Du point de vue topographique, les bas de versant sont à Ambohitantely des portions de territoire à pente moyenne à forte (15° à 25°) qui débutent à la suite des mi-versants, généralement au niveau d'une rupture de pente et se terminent dans une vallée occupée le plus souvent par une rivière. D'un point de vue floristique, le passage d'un mi-versant à un bas de versant est rarement brutal mais s'effectue par une bande de transition plus ou moins large suivant le transect, variant de 0 à 80 m. La longueur du bas de versant lui-même varie selon les transects de 0 à 180 m. Dans la bande de transition se rencontrent certaines espèces des bas de versant qui remontent plus haut que la majorité de leurs compagnes, parmi les plus fréquentes citons: *Dryopteris subcrenulata* (Baker) C. Chr., *Asplenium poolii* Baker, *Phanerophlebia caryotidea* (Wall.) Copel., ainsi que certaines espèces des mi-versants débordant de leur zone préférentielle, ce sont exclusivement: *Hymenophyllum sibthorpioides* Mett., *Elaphoglossum conforme* (Sw.) Schott, *E. acrostichoides* (Hook. & Grev.) Schelpe, *E. lepervanchii* (Fée) Moore, *E. phanerophlebium* C. Chr. et *Huperzia verticillata* (L. f.) Trev.

Dans ce secteur des bas de versant, le peuplement de Ptéridophytes est relativement dense et diversifié; on note une moyenne de 206 individus et 23 espèces sur 800 m². L'indice de diversité H a une valeur moyenne de 3.51. Les courbes rang-fréquence (fig. 2b) ont une pente forte ce qui traduit la présence d'un groupe d'espèces plus abondantes que les autres car mieux adaptées à leur milieu. Mais à l'inverse de ce qui se passe sur les mi-versants, ces espèces dominantes ne sont pas toujours les mêmes mais varient d'un transect à l'autre en fonction de la pente, de l'exposition et de la morphologie du versant.

L'étude du comportement de chacune des espèces fréquentes sur les bas de versant permet de mieux comprendre la structure floristique de cette zone. Pour chaque espèce s'éloignant de la rivière et remontant le long des bas de versant, nous avons tracé un histogramme des amplitudes de répartition le long des différents transects, en fonction de l'exposition, de la pente et de la forme du versant (flanc ou arête du versant). Les Ptéridophytes des bas de versant se répartissent ainsi en 4 groupes écologiques désignés par le nom d'une espèce type (fig. 3):

- Le groupe à *Ctenitis poolii* (C. Chr.) Tard. dont les espèces ne s'éloignent jamais à plus de 100 m du bord de la rivière quelles que soient l'exposition et la pente du versant.
- Le groupe à *Phanerophlebia caryotidea* (Wall.) Copel. dont les espèces remontent plus haut sur les flancs bien arrosés que sur les arêtes des versants mais sont indifférentes à la valeur de la pente et à l'orientation du versant.
- Le groupe à *Asplenium blastophorum* Hieron. constitué par des espèces très sciaphiles colonisant essentiellement les versants sud ombragés, à pente forte donc bien drainés.
- Le groupe à *Pteris quadriaurita* Retz dont les espèces affectionnent les sols mouillés et ensoleillés. On les rencontre aux abords immédiats des cours d'eau ou sur les flancs de versant exposés à l'ouest ou au nord.

Ainsi chaque espèce ou groupe réduit à un petit nombre d'espèces présente un comportement individualiste vis-à-vis du facteur "humidité" c'est-à-dire que son amplitude de répartition remonte plus ou moins haut le long du versant suivant la valeur du degré d'humidité atmosphérique ou la quantité d'eau disponible. Les aires de distribution de ces espèces sont ainsi imbriquées en écailles (GODRON, 1967) et réalisent une structure en semi-continuum au sens de GOUNOT (1969), à l'intérieur du secteur topographique et écologique des bas-versants (fig. 1).

Conclusions

Le mode de répartition horizontale des Ptéridophytes dans la forêt d'Ambohitantely est dicté essentiellement par le facteur limitant complexe "humidité". Celui-ci dépend de la distance qui sépare la zone considérée d'un point d'eau (rivière ou marécage) ce qui conditionne le niveau de la nappe phréatique, de la pente et de la morphologie du terrain qui règlent l'écoulement de l'eau, de l'exposition et de la pente qui limitent ou accentuent l'évaporation.

C'est ainsi que s'opposent dans cette forêt deux types de groupements floristiques:

- celui des plateaux, des hauts de versant et des mi-versants dont la structure homogène est imposée par la sécheresse annuelle de 5 mois et dont les espèces sont reviviscentes ou présentent des frondes épaisses et / ou velues;
- celui des bas de versant et des bords de cours d'eau, plus hétérogène, pour lequel le facteur complexe "humidité" n'est jamais limitant globalement mais dont les composantes, eau liquide, degré d'humidité atmosphérique, qualité du drainage, sont responsables de la structure horizontale "en écailles" de la répartition des Ptéridophytes. Ces dernières s'adaptent en effet aux variations des facteurs du milieu non par une structure morphologique ou anatomique particulière mais en modifiant leur amplitude de répartition.

Le passage entre ces deux types de groupement floristique est progressif et se fait par l'intermédiaire d'une zone de transition de largeur variable dans laquelle se rencontrent des espèces plus tolérantes vis-à-vis du facteur humidité.

Les conclusions concernant le rôle joué par le facteur lumière sur la composition floristique du sous-bois n'ont pas été développées ici. Ce rôle est en effet discret et ponctuel du fait des faibles variations d'intensité de lumière observées dans la forêt. Son action n'est sensible que dans les zones de chablis et au niveau des lisières où apparaissent en plus grande abondance des espèces héliophiles telles *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn et *Pellaea angulosa* (Bory) Baker.

Un autre comportement adaptatif a pu être également observé dans cette même forêt; il s'agit d'une "migration" verticale des espèces qui peuvent être soit terrestres, soit épiphytes à différents niveaux sur leur support, suivant les valeurs des différentes composantes du facteur humidité dans le biotope considéré. Des observations complémentaires, notamment dans des zones climatiques différentes, sont nécessaires pour mieux comprendre le phénomène.

Toutes les observations mentionnées dans cet article et concernant l'étude du mode de répartition des Ptéridophytes dans la forêt d'Ambohitantely confirment la qualité de ces végétaux en tant qu'indicateur de micro-climat.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

FARINAS, M. (1982). *Comparaison de plusieurs méthodes d'étude des structures horizontale et verticale de formations végétales; application au cas de deux anciennes friches languedociennes*. Thèse de doctorat 3^e cycle, U.S.T.L., Montpellier, 430 pp.

GODRON, M. (1966). Application de la théorie de l'information à l'étude de l'homogénéité et de la structure de la végétation. *Oecol. Plant. Paris* 1: 187-197.

GODRON, M. (1967). Les groupes écologiques imbriqués "en écailles". *Oecol. Plant. Paris* 1: 217-226.

GODRON, M. (1971). *Un essai d'approche probabiliste de l'écologie des végétaux*. Thèse d'Etat, U.S.T.L., Montpellier, 247 pp.

GOUNOT, M. (1969). *Méthodes d'étude quantitative de la végétation*. Masson, Paris, 314 pp.

GUILLAUMET, J. L. & J. KOECHLIN (1971). Contribution à la définition des types de végétation dans les régions tropicales (exemple de Madagascar). *Candollea* 26: 263-227.

HUMBERT, H. (1955). Les territoires phytogéographiques de Madagascar. In: Colloques internationaux du C.N.R.S. LIX: Les divisions écologiques du Monde. *Année Biol.*, 3^e sér. 31(5-6): 439-448.

RAKOTONDRAINIBE, F. (1985). Les Ptéridophytes d'une forêt naturelle d'altitude à Madagascar (réserve spéciale d'Ambohitantely): étude floristique et répartition. *Bull. Mus. Natl. Hist. Nat. Paris*, 4^e sér., *Adansonia* 4: 415-417.

SHANNON, C. E. & W. WEAVER (1948). *The mathematical theory of communication*. University Illinois Press, Urbana, 1963, éd., IV: 125 pp.