

Accumulation de la phytomasse végétale au cours de la succession forestière humide de Madagascar

Andry Randrianarison^{1*}, Alexandre Buttler^{2,3,4}, Samuel Razanaka⁵, Vonjison Rakotoarimanana¹, Stéphanie M. Carrière⁶, Dominique Hervé⁶

Résumé

L'abattis-brulis est pratiquée par des millions d'agriculteurs dans le monde. Après abandon des cultures, la végétation se reconstitue en passant par différents stades de régénération forestière formant la succession forestière. Des changements de compositions floristiques et de structures de la végétation caractérisent ces stades. Par contre, l'évolution de la phytomasse des recrûs forestiers est peu connue. Ce travail analyse (i) les dynamiques de la phytomasse aérienne des recrûs post-agricoles en forêt humide et (ii) les effets de l'historique culturel des parcelles et des paramètres physico-chimiques des sols sur ces dynamiques. Les travaux ont été réalisés dans le corridor forestier de Fianarantsoa sur des jachères de 1-30 ans sélectionnées dans trois sites : Ambendrana (1115-1269 m d'altitude), Sahabe (897-1084 m) et Ambalavero (579-662 m). Des enquêtes ont été réalisées auprès des propriétaires des parcelles pour connaître les historiques cultureux. La phytomasse a été évaluée par la méthode destructive sur des surfaces de 2x2 m². La phytomasse diffère entre les sites dans des proportions variables. A Ambendrana, la phytomasse varie de 35±4,9 t MS/ha (0-5 ans) à 98±18,4 t MS/ha (21-30 ans). A Sahabe, elle varie de 37±8,2 t MS/ha (0-5 ans) à 146±39,2 t MS/ha (21-30 ans). A Ambalavero, les parcelles de moins de 5 ans ont une phytomasse de 33±5,5 t MS/ha et gardent la même valeur de 34±5 t MS/ha pour des âges d'abandon de 5-20 ans. La phytomasse dans les jachères augmente globalement avec l'âge d'abandon et sa vitesse d'accumulation est ralentie par la durée d'exploitation de la parcelle et par le nombre de cycles de culture. Les paramètres physico-chimiques des sols affectent peu la phytomasse des jachères même si elle semble augmenter avec la teneur en phosphore assimilable.

Mots clés : Abattis-brûlis, âge d'abandon, forêt ombrophile, phytomasse, recrû forestier

Abstract

The slash-and-burn agriculture is practiced by millions of people around the world. After plots abandonment, forest recovery occurs through natural regeneration forming the "forest secondary succession". Changes in species distribution and vegetation structure characterize these stages. However, little is known about the phytomass dynamics during secondary succession. This paper analyses (i) dynamics of fallows phytomass and (ii) the effects of plots history and soils on these dynamics. The field-work was carried out in the wet forest corridor of Fianarantsoa (Madagascar) on 1-30 years old fallows sampled in three sites: Ambendrana (1115-1269 m a.s.l.), Sahabe (897-1084 m a.s.l.) and Ambalavero (579 -662 m a.s.l.). Interviews were conducted with fallow owners to document the former cultivation practices of the plots. The phytomass was evaluated by the destructive method on 2x2 m² plots. In Ambendrana, phytomass varies from 35±4.9 t dry matter/ha (0-5 years) to 96±19.6 t DM/ha (11-20 years) and 98±18.4 t DM/ha (21-30 years). In Sahabe phytomass varies from 37±8.2 t DM/ha (0-5) to 146±39.2 t DM/ha (21-30 years). In Ambalavero, <5 years fallows have a phytomass of 33±5.5 t DM/ha and 5-20 years fallows are associated to phytomass amount of 34 ± 5 t DM/ha. The phytomass globally increased with fallow age and its accumulation is slowed down by crop duration and by the number of crop/fallow cycles. Soils proprieties effects on fallow phytomasse were negligible even if it seems that phytomasse increase with exchangeable phosphorus.

Keywords : evergreen rain forest, fallow age, phytomass, secondary vegetation, slash-and-burn agriculture

¹Département de Biologie et Ecologie Végétale, Faculté des Sciences, BP 906. Université d'Antananarivo, Madagascar

²Ecole Polytechnique Fédérale de Lausanne (EPFL), School of Architecture, Civil and Environmental Engineering, Laboratoire des systèmes écologiques (ECOS), Station 2, CH-1015 Lausanne, Switzerland

³WSL Swiss Federal Research Institute, Site Lausanne, Station 2, CH-1015 Lausanne, Switzerland

⁴Laboratoire de Chrono-environnement, UMR CNRS 6249, UFR des Sciences et Techniques, 16 route de Gray, Université de Franche-Comté, F-25030 Besançon, France

⁵Centre National de Recherche pour l'Environnement - CNRE, Fiadanana, BP 1739, 101 Antananarivo, Madagascar

⁶UMR 220 GRED (IRD, UPV-UM3), Institut de Recherche pour le Développement. Université Paul Valéry-Montpellier III, France

*Auteur correspondant : arandrianarison@yahoo.fr

Svp citer cet article comme suit : Randrianarison A. et al., 2016. Accumulation de la phytomasse végétale au cours de la succession forestière humide de Madagascar. *Akon'ny Ala* 33 : 7-18.

1. Introduction

La pratique de l'abattis-brûlis touche 37-500 millions de personnes (National Academy of Sciences, 1980 ; Lanly, 1985 ; Brady, 1996, Giller et Palm, 2004, Sanchez *et al.*, 2005). Après abandon des cultures, la végétation naturelle se reconstitue jusqu'à une végétation pseudo-climacique, en passant par différents stades qui constituent ce que l'on appelle « succession forestière ». La culture sur brûlis conduit à des mosaïques de cultures, forêts matures et forêts secondaires de différents âges.

Une augmentation de la surface des forêts secondaires est observée dans les pays tropicaux, principalement en raison des activités humaines (Brown et Lugo, 1982, 1990, Skole et Tucker, 1993, Corlett, 1995, Finegan 1996, Guariguata et Osterag, 2001, Chazdon *et al.*, 2007, FAO, 2010), notamment suite à la demande économique mondiale en produits forestiers ligneux, due à la croissance démographique (Nguenang *et al.*, 2010), à l'agriculture sur brûlis et à l'industrie minière. A Madagascar, avec 13 millions d'hectares, la forêt ne couvre plus qu'environ 20% du territoire (Ministère des eaux et forêts, 1998 citée par Blanc-Pamard et Ramiarantsoa, 2003). Le taux de déforestation atteint 1% par an et les forêts humides ne couvrent plus que 5,6 millions d'hectares (Harper *et al.*, 2007). La superficie des forêts humides de l'Est de Madagascar a été estimée à 4,5 millions d'hectares en 2005, 4,4 millions d'hectares en 2010 et 4,3 millions d'hectares en 2013. Le taux de déforestation annuel a augmenté de 0,5% à 0,9% entre les deux périodes (Rakotomalala *et al.*, 2015)

Nguenang *et al.* (2010) soulignent l'importance des formations secondaires et que leur aménagement durable maintient la diversité biologique, dans la mesure où elles permettent de réduire les diverses contraintes qui pèsent sur les forêts tropicales ombrophiles, tout en augmentant la fourniture de biens et services aux populations. Les forêts secondaires offrent aux communautés locales de nombreuses ressources économiques à travers les produits forestiers non ligneux (Brown et Lugo, 1990). Selon les estimations de l'Organisation Mondiale de la Santé, 80% des personnes qui vivent dans les pays en développement utilisent des plantes sauvages pour satisfaire certains de leurs besoins en matière de santé et d'alimentation (Tinde Van, 2006). Ainsi, des milliards de personnes, notamment celles qui vivent en milieu rural dans les pays en développement utilisent quotidiennement des produits forestiers autres que le bois d'œuvre. De plus, les études des formations secondaires peuvent se justifier par leur contribution à la dynamique du piégeage du carbone.

Dans cette étude, nous appelons « phytomasse » l'ensemble de la matière végétale sèche incluant la litière et les bois morts. L'abattis-brûlis modifie la structure et les fonctions des écosystèmes, notamment la capacité de séquestration du carbone (Read et Lawrence, 2003; Lawrence, 2005; Lawrence *et al.* 2007). Les objectifs de cet article sont d'évaluer (1) l'évolution de la valeur de la phytomasse aérienne des formations au cours de la succession forestière et (2) les effets de la nature du sol et de l'historique d'exploitation des parcelles sur l'accumulation de la phytomasse.

2. Méthode

2.1. Sites d'étude

Les trois sites sont localisés dans trois communes du corridor forestier de Fianarantsoa, situées entre le parc national (PN) de Ranomafana et le PN d'Andringitra. Ce sont les sites d'Ambendrana (21°22'43''S; 47°18'32''E) dans la commune d'Androy, de Sahabe (21°55'5''S; 47°12'24''E) dans la commune d'Ambohimahamasina et celui d'Ambalavero (21°30'9''S; 47°26'19''E) dans la commune de Tolongoina (figure 1). Les parcelles observées dans chaque site sont situées respectivement entre 1115-1269 m d'altitude, entre 897-1084 m d'altitude, et entre 579-662 m d'altitude.

Les sites d'étude sont soumis à l'influence d'un climat de type tropical d'altitude, avec une alternance de deux saisons bien distinctes. Pendant la saison de pluie (novembre-mars), dans les zones de basse altitude (<1000 m), les précipitations annuelles peuvent atteindre 1800-2000 mm, avec une température moyenne de 28°C (Serpantié *et al.* 2007). Dans les zones de moyenne altitude (1000-1300 m), les précipitations annuelles atteignent environ 1370 mm et la température moyenne est de 17,7°C (Randriamalala *et al.* 2007). La végétation naturelle dans les sites d'étude est classée selon Humbert et Cours Darnes (1965) comme des forêts humides denses ombrophiles de basse altitude (0-800 m) et moyenne altitude (800-1800 m).

2.2. Choix des parcelles de relevé

Dans chacun des trois sites, les parcelles observées ont été réparties dans 4 classes selon l'âge d'abandon : classe I=0-5 ans, classe II=6-10 ans, classe III=11-20 ans, classe IV=21-30 ans. Pour chaque classe et selon la disponibilité des parcelles, 5 répétitions ont été visées, ce qui a conduit à un nombre de placettes compris entre 1 (pas de répétition possible) et 6. Les relevés ont été réalisés entre mars 2011 et juin 2012.

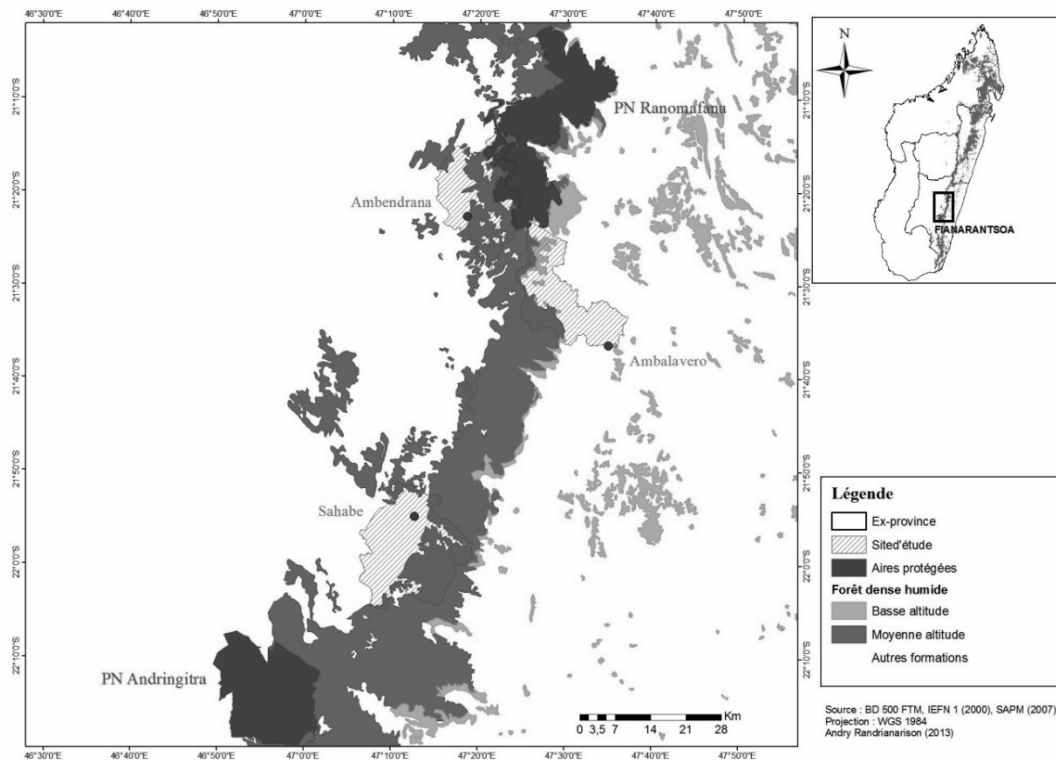


Fig. 1. Localisation des sites d'étude dans le corridor forestier de Fianarantsoa.

2.3. Enquêtes sur l'historique d'exploitation des parcelles

Des enquêtes auprès des propriétaires des parcelles ont été réalisées pour connaître l'historique d'exploitation des parcelles, et plus précisément pour déterminer : (1) la date de la première défriche, (2) la date du dernier abandon de culture (qui donne l'âge du recrû actuel), (3) le nombre de mises en culture et la durée cumulée des périodes de culture depuis la première défriche jusqu'au dernier abandon de culture, (4) le nombre de mises en jachère et la durée cumulée des périodes de jachère avant le dernier abandon de culture. Lors des enquêtes, pour avoir une date la plus précise possible, les dates d'évènements politiques (élections présidentielles, campagnes électorales nationales ou locales, etc.), de catastrophes naturelles (cyclones...), ou d'évènements familiaux (naissance d'enfant, mariage, enterrement...) ont été utilisées comme points de repère. Dans la localité d'Ambendrana, l'enquête a consisté à mettre à jour des historiques des recrûs forestiers élaborés par Randriamalala *et al.* (2007).

Avec les réponses à ces questions, les indicateurs suivants ont été construits : (1) l'âge des recrûs, qui correspond à l'âge depuis la dernière récolte ou abandon de culture, (2) l'âge des parcelles, qui correspond à l'âge depuis la première défriche, (3) la durée d'exploitation des parcelles, qui correspond au

temps compris entre la première défriche et le dernier abandon de la culture, (4) le nombre d'années cumulées de culture, (5) le nombre d'années cumulées de jachère à l'exclusion de la jachère finale ou dernier abandon de culture, (6) le nombre de cycles de culture-jachère.

2.4. Evaluation de la phytomasse

La méthode directe dite destructive a été utilisée pour la mesure de la phytomasse. Cette méthode consiste à couper au ras du sol tous les individus des plantes présentes dans une surface donnée. Une surface de prélèvement de 2x2 m² a été placée aléatoirement dans chaque parcelle. Les échantillons ont été compartimentés en arbres (feuilles, branches et troncs), arbustes jusqu'à 2m, lianes, herbes, fougères, bois mort et litière et les poids frais mesurés sur le terrain. Des sous-échantillons par compartiment ont été prélevés, séchés à l'étuve à 85°C pendant 3 jours pour déterminer les poids des matières sèches (MS) correspondantes.

2.5. Etude des sols

Dans chaque parcelle, trois fosses pédologiques de 1x1 m³, placées de façon diagonale, ont été creusées. Le sol de la zone d'étude est ferrallitique rouge. Pour chaque horizon organo-minéral (horizon A) et minéral (horizon B), des échantillons ont été prélevés. Sur chaque parcelle, les trois échantillons de

chaque horizon sont mélangés dans un récipient. Un échantillon composite d'environ 250 g par horizon est prélevé pour analyse au laboratoire. Les échantillons provenant de l'horizon A, prélevés à <20 cm de profondeur, ont été analysés en laboratoire. Les éléments analysés sont : (i) le *pH eau*, qui permet de mesurer l'acidité du sol, le (ii) *pH KCl* pour évaluer l'acidité totale ou l'acidité de réserve du sol, (iii) l'*azote total* et (iv) le *carbone organique*, dont le rapport C/N renseigne sur le degré d'évolution de la matière organique et son potentiel de fourniture d'azote, ainsi que les éléments majeurs indispensables à la croissance et au développement des végétaux que sont (v) le *phosphore échangeable* et (vi) le *potassium échangeable*. A la vue de l'acidité élevée, la disponibilité de ces éléments dans le sol peut être perturbée par (vii) le taux d'*aluminium échangeable* qui a également été analysé. Des analyses texturales ont également été réalisées pour connaître les proportions en argile, limon et sable de chaque échantillon. Les échantillons de sol ont été analysés au laboratoire de radio-isotope (LRI) à Antananarivo (Madagascar).

2.6. Analyses des données

Les analyses statistiques ont été réalisées en utilisant le logiciel R v2.15.1. (R foundation for statistical computing, Vienne, AT). En premier lieu, une analyse en composantes principales (ACP) a été faite sur la base des phytomasses associées (i) aux formes biologiques (arbres, arbustes, herbes, lianes, fougères), (ii) aux bois morts et (iii) à la litière. Ensuite, des analyses de variance (ANOVA) par rapport à l'âge d'abandon ont été réalisées sur la phytomasse aérienne totale pour observer d'éventuelles variations significatives de sa moyenne au cours de la succession forestière. D'autres ANOVA par rapport au site ont été appliquées sur les paramètres physico-chimiques des

sols. Enfin, des analyses de redondances (RDA) ont été réalisées sur les données de phytomasse (arbres, arbustes, herbes, lianes, fougères, bois mort et litière) sous contrainte des données concernant le sol (pH eau et KCl, aluminium échangeable, carbone totale, azote totale, le rapport carbone/azote, phosphore assimilable et potassium échangeable) et l'historique d'exploitation des parcelles (âge d'abandon des parcelles, nombre de cycles de culture, durée d'exploitation et le rapport jachère/culture). La RDA élabore des régressions linéaires entre les variables liées à la phytomasse et celles liées aux sols d'une part et à celles associées à l'historique des parcelles d'autre part. L'importance de la dépendance entre les groupes de variables peut être mesurée par un coefficient de détermination r^2 et le degré de signification p correspondant.

3. Résultats

3.1. Répartition de la phytomasse

La répartition par forme biologique, bois mort et litière, est variable selon les classes d'âge et selon les sites. Ces formes biologiques se succèdent dans les recrûs forestiers dès leur plus jeune âge (Classe I). Dans le site d'Ambendrana, contrairement à la phytomasse des ligneux, la phytomasse des espèces herbacées diminue au cours de la succession forestière (Tableau 1). En effet, la dominance d'espèces ligneuses observée dans les parcelles au cours de la succession forestière empêche le développement d'espèces herbacées. Les phytomasses des bois morts et de la litière atteignent leurs valeurs maximales dans la classe II. La phytomasse des lianes diminue dans les 20 premières années de la succession, mais augmente ensuite. La phytomasse des fougères suit également la tendance de celle des lianes.

Tab. 1. Répartition de la phytomasse aérienne sèche par forme biologique, litière et bois mort au cours de la succession forestière dans les 3 sites. Les parcelles sont étiquetées selon le site (D: Ambendrana; S: Sahabe; V: Ambalavero) et numérotées selon la classe d'âge d'abandon (classe I: 0-5 ans ; classe II: 6-10 ans ; classe III: 11-20 ans ; classe IV: 21-30 ans), n représente le nombre de répétitions et les chiffres entre parenthèses indiquent les écart-types.

Site	Ambendrana				Sahabe				Ambalavero		
	D-I (n=5)	D-II (n=4)	D-III (n=5)	D-IV (n=5)	S-I (n=6)	S-II (n=4)	S-III (n=4)	S17 (n=1)	V-I (n=5)	V-II (n=4)	V-III (n=5)
Herbes (t/ha)	1,27 (1)	0,56 (0,25)	0,54 (0,58)	0,47 (0,35)	1,21 (1,18)	0,82 (0,37)	1,86 (2,46)	1,93	3,11 (2,22)	0,42 (0,21)	0,31 (0,31)
Lianes (t/ha)	0,69 (1,21)	0,42 (0,84)	0,36 (0,24)	0,82 (1,43)	0,45 (1,04)	0,23 (0,29)	0,29 (0,24)	0,36	0,11 (0,24)	0,11 (0,21)	0,25 (0,27)
Fougères (t/ha)	1,13 (1,61)	0,49 (0,48)	0,14 (0,30)	1,34 (2,84)	0,47 (0,76)	1,50 (2,7)	0,32 (0,46)	0,00	0,11 (0,16)	0,56 (0,65)	2,50 (4,81)
Litières (t/ha)	4,06 (2,32)	6,40 (0,46)	5,56 (1,88)	3,57 (1,29)	3,73 (2,72)	4,88 (1,73)	2,64 (0,75)	0,62	3,44 (1,47)	3,38 (1,25)	4,42 (1,74)
Bois morts (t/ha)	4,04 (3,9)	9,31 (10,05)	6,50 (7,92)	6,95 (5,11)	2,43 (1,16)	1,65 (1,81)	2,32 (0,5)	0,87	0,61 (0,67)	1,18 (0,82)	0,40 (0,22)
Ligneux (t/ha)	24,04 (16,72)	29,45 (5,28)	82,71 (31,55)	84,55 (24,42)	28,48 (19,71)	43,79 (23,31)	70,42 (41,83)	142,00	25,55 (17,96)	28,46 (4,83)	25,75 (20,53)

Dans le site de Sahabe, la phytomasse des ligneux augmente régulièrement l'âge d'abandon des parcelles. La phytomasse des espèces herbacées diminue dans la classe II et augmente ensuite jusqu'à la classe IV. L'espèce pionnière, *Harungana*

madagascariensis Lam. ex Poirét, se développe en quasi-mono dominance dans les classes I et II et dépérit peu à peu laissant la place à des espèces herbacées et à quelques espèces ligneuses. La phytomasse des lianes suit la même tendance, sauf

que celle dans la classe IV (0,36t MS/ha) est inférieure à la celle enregistrée dans la classe I (0,45t MS/ha). Les fougères n'apparaissent pas en classe IV. Dans les autres classes, la phytomasse des fougères est très variable. La phytomasse des bois morts est également très variable selon les classes.

Dans le site d'Ambalavero, la phytomasse des ligneux ne change pas beaucoup au cours de la succession forestière et la phytomasse des herbacées est élevée dès les cinq premières années de la succession (dominance d'*Aframomum angustifolium* (Sonn.) K.Schum). La phytomasse des lianes reste stable au cours des 10 premières années de la succession alors que celle des fougères augmente. La phytomasse de la litière dans la classe I est légèrement supérieure à celle de la classe II, mais inférieure à celle de la classe III. La phytomasse des bois morts est variable selon les classes d'âge.

Sur l'ensemble de la zone d'étude, la tendance des phytomasses est résumée sur la figure 2 qui représente le premier plan factoriel de l'ACP. Les axes 1 et 2 absorbent 50,1% de la variabilité totale. L'effet site ne se distingue pas sur la répartition de la phytomasse dans les recrûs forestiers. Toutefois, l'effet de l'âge des recrûs est observé suivant l'axe 2. L'ordonnée positive regroupe les parcelles jeunes (0-10 ans) et l'ordonnée négative regroupe les parcelles âgées (11-30 ans). L'axe 1 sépare les formations à dominance herbacée et les formations à dominance ligneuse (fougère, arbustes et arbres). Ainsi, trois états de la succession forestière au niveau de la phytomasse peuvent être distingués démontrant l'évolution de la formation secondaire. (i) Un stade à dominance herbacée dans les parcelles jeunes suivie (ii) d'un stade composé de fougère avec beaucoup de litière et (iii) un stade ligneux avec les lianes et les bois mort dans les recrûs âgés.

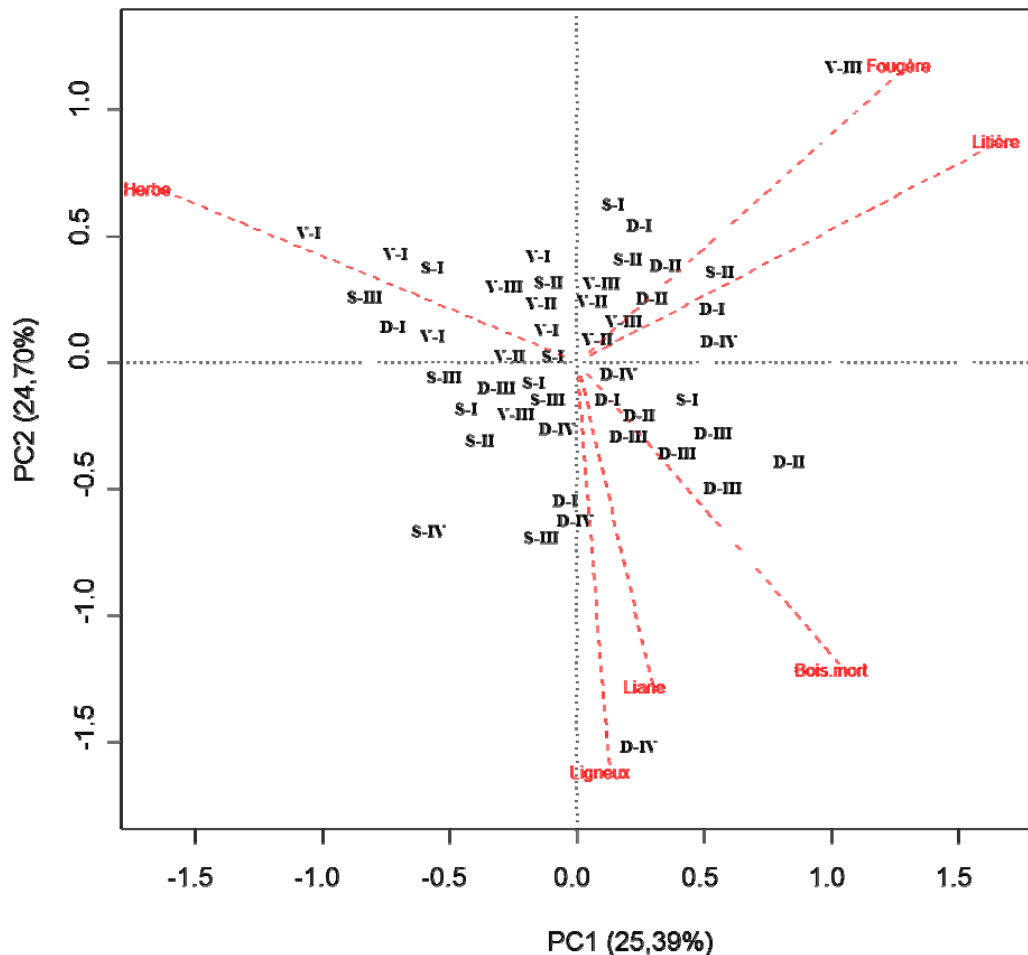


Fig. 2. Premier plan factoriel de l'ACP représentant la dispersion des parcelles en fonction de la valeur de la phytomasse des formes biologiques litière et bois mort. Les parcelles sont étiquetées selon le site (D: Ambendrana S: Sahabe; V: Ambalavero) et numérotées selon la classe d'âge d'abandon (classe I: 0-5 ans ; classe II: 6-10 ans ; classe III: 11-20 ans ; classe IV: 21-30 ans)

3.2. Phytomasse totale au cours de la succession secondaire

A Ambalavero, aucune variation significative de la moyenne de la phytomasse totale n'est observée au cours de l'intervalle de temps étudié (0-20 ans ; figure 3). Par contre, à Ambendrana, une différence

significative est observée entre la phytomasse des recrûs forestiers de 0-10 ans et celle des recrûs de 11-30 ans (figure 3). A Sahabe, la moyenne des phytomasses totales augmente globalement avec l'âge d'abandon même si celles des recrûs forestiers de 0-5 ans et 6-10 ans sont statistiquement homogènes (figure 3).

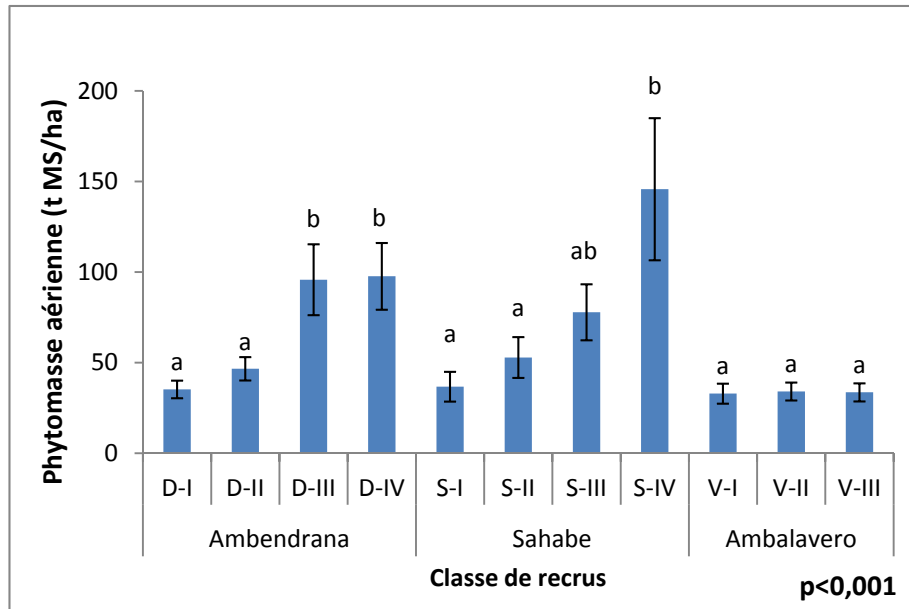


Fig. 3. Evolution de la phytomasse au cours de la succession forestière dans les 3 sites.

Les parcelles sont étiquetées selon le site (D: Ambendrana; S: Sahabe; V: Ambalavero) et numérotées selon la classe d'âge d'abandon (classe I: 0-5 ans ; classe II: 6-10 ans ; classe III: 11-20 ans ; classe IV: 21-30 ans). Les classes d'âge présentant une lettre différente sont statistiquement différentes.

3.3. Influence des caractéristiques pédologiques sur les phytomasses

Les caractéristiques physico-chimiques des sols des recrûs forestiers varient plus avec les sites qu'avec l'âge d'abandon. Le pH est globalement acide (environ 4,7 ; Tableau 2). Les teneurs moyennes en carbone total et en potassium échangeable ne varient pas significativement au cours de la succession forestière. La teneur moyenne en phosphore assimilable augmente globalement avec l'âge d'abandon mais varie surtout avec les sites. A Ambendrana, il reste stable dès la classe II. A Sahabe, la valeur du phosphore est la plus élevée (8 mg/kg) après l'abandon des parcelles mais diminue du fait de la dominance d'*H. madagascariensis* qui appauvrit le sol en éléments nutritifs. A Ambalavero, le phosphore, qui est la plus faible des trois sites, reste stable (2 mg/kg).

Concernant l'azote total dans le sol, dans le site de Sahabe et d'Ambalavero, l'azote reste stable (18 g/kg). Ceci est dû à la dominance respective d'*H. madagascariensis* et d'*A. angustifolium*. Contrairement à Ambendrana où l'azote évolue. Toutefois, d'une manière générale, les caractères physico-chimiques des sols ne varient pas beaucoup au cours de la succession forestière. Les résultats de la RDA des données sol sur la phytomasse de la végétation montrent que le sol n'explique que faiblement la répartition de la phytomasse ($R^2=0,14$; $p\text{-value}=0,13$). Néanmoins, on peut observer sur la figure 4 la corrélation positive de la phytomasse ligneuse avec le phosphore échangeable, le carbone et sa corrélation négative avec les pH eau et KCl. Cette corrélation démontre une augmentation de la phytomasse des ligneux avec le retour de la fertilité du sol.

Tab. 2. Caractéristiques des éléments chimiques du sol dans les recrûs forestiers des sites d'étude. *Ntot* : Azote total, *Ctot* : Carbone total, *C/N* : rapport Carbone total sur Azote total, *K.éch* : Potassium échangeable, *Al.éch* : Aluminium échangeable, *P.éch* : Phosphore assimilable

Site	Age	pH eau	pH KCl	P Olsen (mg/kg)	Al éch (mg/kg)	N tot (g/kg)	C.O (g/kg)	C/N	K éch. (mg/kg)
Ambendrana	D-I	4,70	4,23	3	6,15	9,36	42,88	6,50	38,37
	D-II	5,24	4,15	3,79	8,30	13,5	61,05	4,63	43,14
	D-III	4,93	4,16	5,52	8,23	7,98	73,46	9,63	55,78
	D-IV	4,64	4,14	5,69	9,76	8,81	81,64	12,18	41,37
Sahabe	S-I	4,35	4,01	8,21	13,08	17,48	64,1	3,67	56,07
	S-II	4,61	4,05	4,50	12,9	18,21	69,75	4,14	47,23
	S-III	4,32	4,18	5,12	12,02	18,01	41,31	2,40	60,7
Ambalavero	V-I	5,04	4,67	2,01	1,50	20,31	59,38	3,07	58,09
	V-II	4,74	4,33	2,47	5,00	18,49	41,5	2,28	46,38
	V-III	4,71	4,21	2,68	7,02	17,09	47,72	2,83	42,54
p-value		<0,001	<0,001	<0,01	<0,001	<0,001	<0,05	<0,001	>0,05

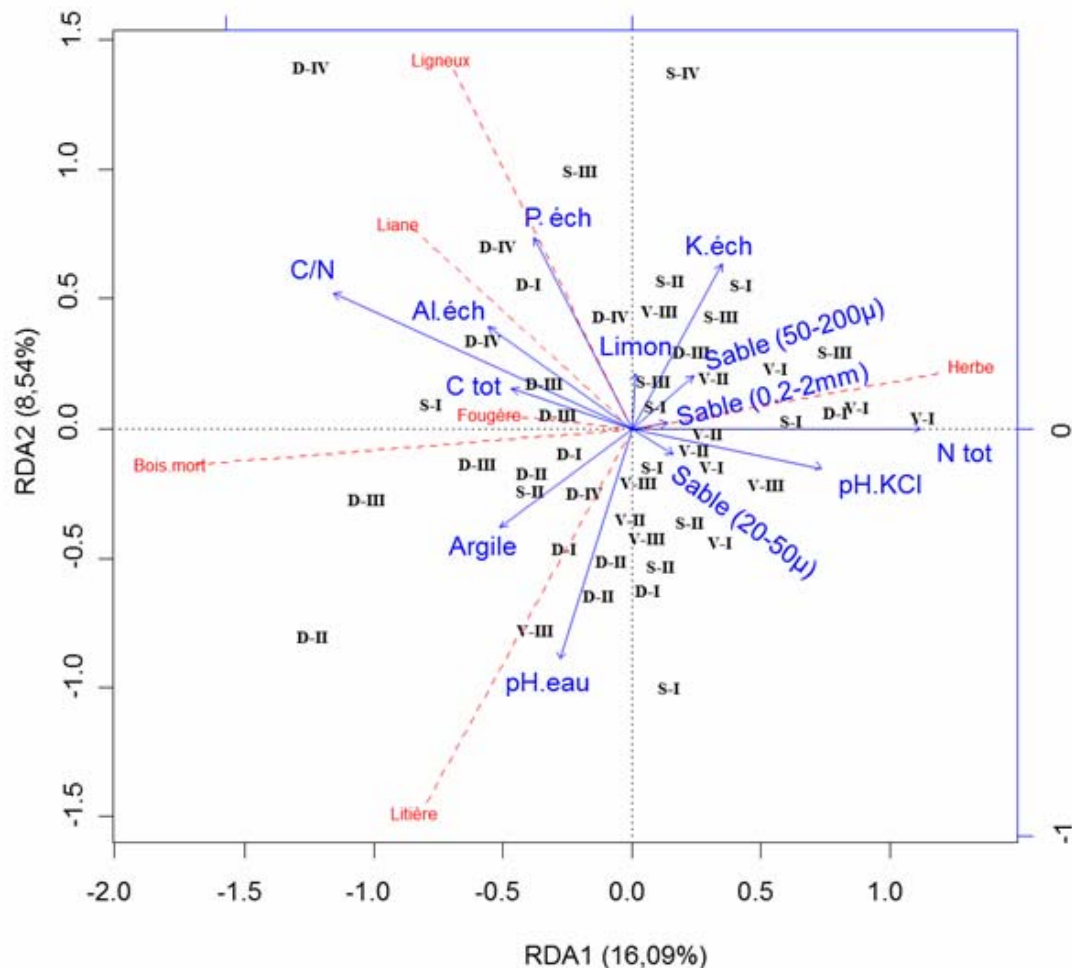


Fig. 4. Carte factorielle de la RDA des parcelles décrites par les phytomasses des catégories de plantes et propriétés du sol. Les parcelles sont étiquetées selon le site (D: Ambendrana; S: Sahabe; V: Ambalavero) et numérotées selon la classe d'âge d'abandon (classe I: 0-5 ans ; classe II: 6-10 ans ; classe III: 11-20 ans ; classe IV: 21-30 ans)

3.4. Influence de l'historique des parcelles sur les phytomasses

Les premiers défrichements ont eu lieu dans les années 1970, principalement dans les parcelles situées à basse altitude dans le site d'Ambalavero. La plupart du temps, le riz ou le manioc sont les premières plantes à être cultivées, après 2-3 cycles de culture, les légumineuses, les plantes à tubercules ou la canne à sucre sont été plantées. En moyenne altitude, les premiers défrichements ont commencé dans les années 1980 et étaient souvent suivis par des plantations de canne à sucre ou des cultures de légumineuses. L'analyse de redondance de la phytomasse expliquée par l'historique des parcelles exposée dans la figure 5 montre que la répartition de la phytomasse est expliquée par l'historique des

parcelles ($R^2=0,56$; $p\text{-value}<0,001$). Le premier plan factoriel (13,7% de la variabilité totale, $F=1,8281$; $P=0,021$) est représenté presque entièrement par l'axe 1 (12,5%, $F=6,30$, $P=0,001$). L'axe 1 est corrélé positivement avec la phytomasse ligneuse et l'âge d'abandon ($F=5,45$; $P=0,001$) et celle corrélé négativement, avec la durée d'exploitation. Avec l'âge, la phytomasse herbacée diminue en faveur de celles des fougères, des lianes, des bois mort et celle des ligneux. Les parcelles âgées sont caractérisées par une phytomasse de ligneux élevée, et une quantité plus importante de bois mort. Dans les parcelles jeunes, le nombre de cycles de culture, la durée d'exploitation et le rapport jachère/culture sont corrélés positivement et ces parcelles sont caractérisées par une phytomasse herbacée importante. L'historique des parcelles n'affecte pas sur la phytomasse de la litière.

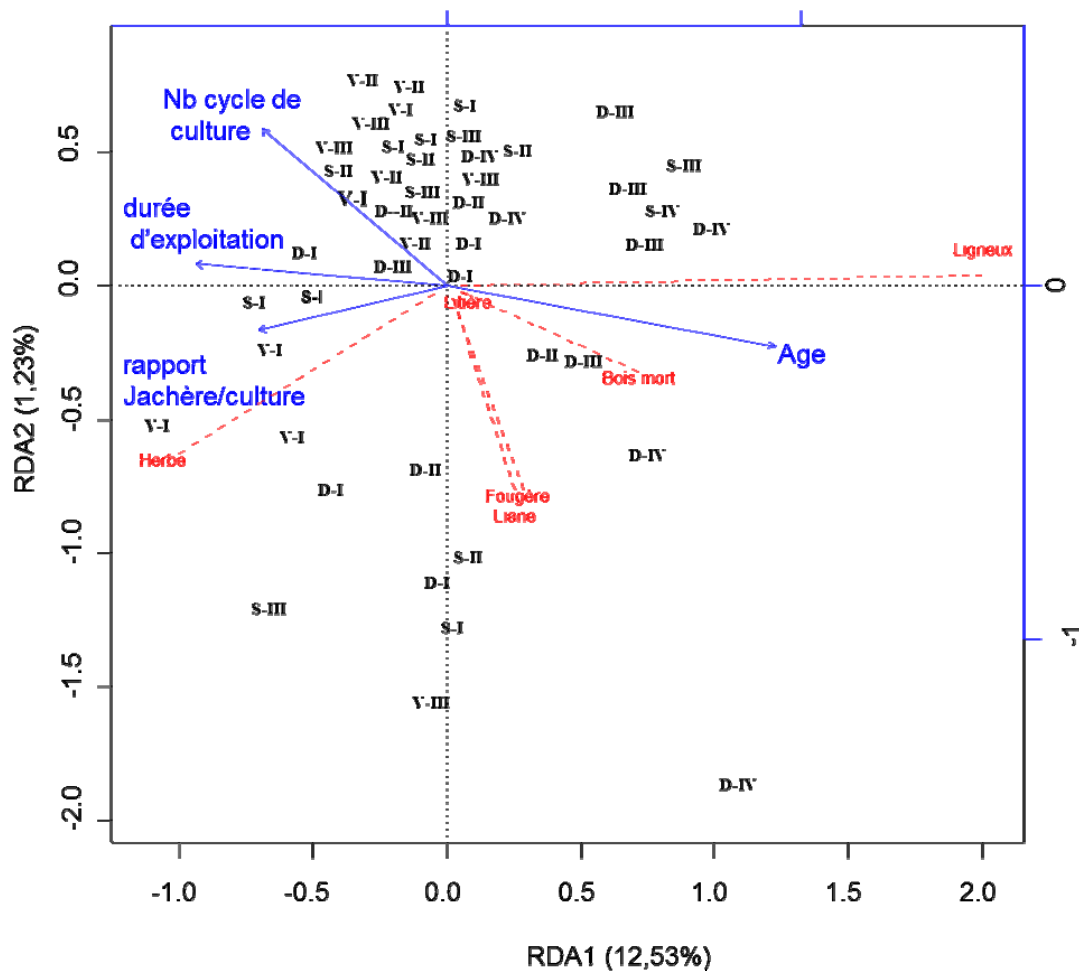


Fig. 5. Carte factorielle de la RDA des parcelles décrites par les phytomasses dans les catégories de plantes et expliquées par l'historique des parcelles. Les parcelles sont étiquetées selon le site (S: Sahabe; D: Ambendrana; V: Ambalavero) et numérotées selon la classe d'âge d'abandon (classe I: 0-5 ans ; classe II: 6-10 ans; classe III: 11-20 ans ; classe IV: 21-30 ans)

4. Discussion

4.1. Accroissement de la phytomasse au cours de la succession forestière

L'hétérogénéité des propriétés du milieu (climat, altitude) et des pratiques agricoles dans les trois sites étudiés conduit à une tendance non uniforme de l'évolution de la phytomasse au cours de la succession végétale. Dans les recrûs forestiers de basse altitude, représentés par le site d'Ambalavero, les valeurs de phytomasse devraient être plus élevées mais on constate qu'elles sont plus basses que celles des recrûs forestiers de moyenne altitude. De plus, ces valeurs sont stables au cours de la succession forestière considérée (3-20 ans d'abandon). A Ambalavero, la dominance d'*A. angustifolium* et de *Clidemia hirta* (L.) D. Don. limitent par compétition (lumière et nutriments) la croissance des espèces ligneuses au cours des premières années (5 ans) de la succession. Entre 5 et 10 ans, ces espèces persistent et restent dominantes. Après 10 ans d'abandon, ces espèces commencent à dépérir et sont remplacées graduellement par des espèces ligneuses. La phytomasse reste stable tant que les espèces ligneuses ne sont pas abondantes. Jepsen (2006) a fait le même constat dans les recrûs forestiers de Malaisie.

Dans les recrûs forestiers de moyenne altitude, la phytomasse augmente au cours de la succession végétale secondaire. Dans le site de Sahabe, la présence voire la dominance et la persistance des espèces ligneuses pionnières (ex. *H. madagascariensis*) accroît continuellement la phytomasse végétale au cours de la succession. Au final, la phytomasse des recrûs forestiers âgés de Sahabe (Classe IV) est plus élevée que celle des deux autres sites. Dans le site d'Ambendrana, la

phytomasse se stabilise vers dix ans d'abandon de culture. A la différence de Sahabe, les espèces pionnières dans les parcelles d'Ambendrana sont en co-dominance avec les autres espèces forestières depuis les premières années d'abandon. Les espèces pionnières arborées et arbustives (*Psiadia altissima* (DC) Benth et Hook, *Dodonaea viscosa* (L.) Jacq., *H. madagascariensis*, *Trema orientalis* Linn.) et non pionnières (ex : *Schefflera* spp., *Abrahamia ditimena* (H.Perrier) Randrian.& Lowry, *Psychotria* spp) se développent ensemble. D'après Randrianarison *et al.* (2015a), la dominance des espèces pionnières inhibe l'installation d'autres espèces ligneuses qui devraient contribuer à l'augmentation de la phytomasse.

Au cours de la succession forestière, la phytomasse évolue selon la dominance des formes biologiques des plantes. La phytomasse des recrûs forestiers appartenant à la classe I est surtout apportée par des espèces herbacées dominantes. Dans les classes II, la phytomasse est surtout apportée par les espèces arbustives et les fougères et dans les classes III et IV, la phytomasse est surtout apportée par les espèces arborées et les lianes.

4.2. Contribution des recrûs forestiers à l'accumulation de la phytomasse

Le tableau 3 compare quelques références de phytomasse de recrûs forestiers.

Nos résultats montrent une augmentation significative de la phytomasse des recrûs forestiers au cours de la succession de 30-150 t MS/ha sauf pour la forêt humide de basse altitude (Ambalavero) où la phytomasse plafonne à 30 t MS/ha.

Tab. 3. Comparaison de la valeur obtenue des phytomasses totales (t/ha) par classe d'âge aux résultats d'autres études

Auteurs	Localités	Classe d'âge (ans)					
		0-5	6-10	11-20	21-30	31-40	>40
Présente étude	Formation humide (<800 m d'altitude)	33	34	34	-	-	-
	Formation humide (800-1800 m d'altitude)	35-37	46-53	78-96	98-146	-	-
Bebwa (1993)	Zaire (forêt équatoriale)	2-31	36-48	-	-	-	-
Orihula-Belmonte <i>et al.</i> (2013)	Mexico, forêt humide (180-1300m d'altitude)	48	87,4	123,6-134,4	187,4-210,8	194,4	-
Raharimalala <i>et al.</i> , (2012)	Madagascar, forêt sèche de l'ouest (<300m)	0,4	1,19	2,49	17,38	41,1	66,94

Une forêt équatoriale du Zaïre (Bebwa, 1993) accumule un peu plus de phytomasse entre 5-10 ans qu'entre 0-5 ans mais la quantité de phytomasse autour de 50 t MS/ha, est comparable à ce qui a été mesuré en forêt malgache de moyenne altitude (46-53 t MS/ha).

La phytomasse estimée par Orihuela-Belmonte *et al.* (2013) dans la forêt humide du Mexique sur un intervalle plus large d'âge d'abandon a des valeurs plus élevées qu'à Madagascar, entre 50-200 t MS/ha, avec un effet de seuil à 40 ans.

On ne dispose pas de données de phytomasse en forêt humide au-delà de 40 ans. Par contre Raharimalala *et al.* (2012) ont mesuré dans les forêts denses sèches de l'ouest malgache une augmentation de phytomasse au-delà de 40 ans jusqu'à environ 70 t MS/ha.

Nous avons constaté la persistance des espèces pionnières dans des recrûs de 20 ans en traçant des courbes asymptotiques imaginaires à partir de 4 points, 4 classes d'âge d'abandon. D'autres points entre 20 et 40 ans permettraient de conclure sur la possibilité ou non de retrouver une certaine diversité spécifique, tout en arrivant probablement au même seuil de phytomasse maximum autour de 50 ans.

La phytomasse des successions forestières varie avec les propriétés du milieu (climat et altitude) et l'historique de l'utilisation des terres. Ces résultats ont été acquis par une méthode directe d'évaluation de la phytomasse.

En ce qui concerne les valeurs absolues d'accumulation de phytomasse, le projet « Forêts engagées comme réservoirs de carbone » (FORECA en 2010) estime la phytomasse moyenne des forêts de Madagascar à 194,2 t MS/ha. Mais dans certains sites, la phytomasse peut être beaucoup plus élevée. A Makira, le projet « Réduction des émissions dues à la déforestation et la dégradation des forêts » (REDD) estime la phytomasse des forêts humides à environ 354 t MS/ha en moyenne altitude et 230 t MS/ha en basse altitude.

Lawrence et Foster (2002) et Urquiza-Hass *et al.* (2007) rapportent que la phytomasse à 25 ans ne représente que 39-40 % de la phytomasse des forêts tropicales matures. En ce qui concerne nos résultats, la moyenne des 6 recrûs de 20-25 ans donne 104,14 t MS/ha. Ce chiffre représente 54% de la moyenne malgache estimée par le projet FORECA.

Toutefois, Turner *et al.* (2001) ont montré qu'à environ 25 ans d'abandon, les recrûs accumulent environ 80% de la phytomasse observée dans les forêts matures, résultat presque identique à celui d'Orihuela-Belmonte *et al.* (2013), qui trouvent 89 % de phytomasse des forêts matures dans les parcelles de jachère de 21-25 ans.

4.3. Relations sol, historique d'exploitation et phytomasse

L'accumulation de la phytomasse des recrûs forestiers est plus liée à l'historique de l'utilisation des parcelles qu'à la nature du sol. Il a par ailleurs été démontré que l'accumulation de la phytomasse dans les forêts secondaires varie selon leur âge (Read et Lawrence, 2003), l'historique de l'utilisation des parcelles en particulier le nombre de cycles culturels (Van der Wal, 1999, Eaton et Lawrence, 2009).

De Castilho *et al.* (2006) indiquent pour des sols ferrallitiques que la topographie, la nature du sol et sa fertilité affectent indirectement la phytomasse végétale par le changement de la composition floristique et la dynamique de la végétation. Selon Iwara *et al.* (2011), la fertilité de sols ferrallitiques limono-sableux dépend essentiellement du pH, du phosphore et de la capacité d'échange cationique (CEC).

Le rapport C/N augmente avec l'âge d'abandon des parcelles, comme le pH (baisse de l'acidité) et la teneur en phosphore. Ces hausses ne sont cependant pas significatives. Ces éléments de fertilité du sol apparaissent sont liés à la phytomasse des ligneux selon Randrianarison *et al.* (2015b).

Selon Styger *et al.* (2007) et Randriamalala *et al.* (2012), une forte exploitation du milieu conduit au développement des espèces herbacées après abandon. En effet, après 3-5 cycles de culture, la fertilité du sol est réduite. La phytomasse d'une parcelle abandonnée après un ou deux cycles de culture serait ainsi plus importante que celle d'une parcelle ayant subi 4 cycles. Eaton et Lawrence (2009), Hughes *et al.* (2000) et Steininger (2000) respectivement dans la forêt sèche d'Yacatan (Mexique) et dans les forêts humides de Bolivie et du Brésil ont montré qu'il n'y a pas de différence significative entre les phytomasses des parcelles qui ont subi entre 1-4 cycles de culture. Une diminution de la phytomasse est observée après 4 cycles de culture (Lawrence, 2005).

Nous avons mis en évidence, dans notre zone d'étude, que la phytomasse produite au bout de 20-25 ans atteignait déjà 50% de la phytomasse potentielle d'une forêt mature dans les mêmes conditions, mais sans doute avec une limitation édaphique liée au phosphore disponible. L'effet de l'historique des parcelles qui apparaît significatif au niveau statistique se traduit par des retards ou des limitations dans l'accumulation de la phytomasse, en particulier du fait de l'intensité d'exploitation des parcelles avant leur abandon.

5. Conclusion

Au cours de la succession forestière considérée (0-30 ans), la phytomasse de la végétation augmente avec

l'âge d'abandon et dépend essentiellement des caractéristiques du milieu (altitude et climat) et de l'historique des parcelles.

Suivant l'âge d'abandon, des formes biologiques se succèdent selon les classes d'âges considérées. Les plantes herbacées (herbes, fougères, lianes) et arbustives dominent les classes I et II et les plantes arborées dominent les classes III et IV.

La phytomasse des recrûs forestiers augmente ainsi au cours de la succession mais suivant des rythmes variés. Toutefois, dans les formations de basse altitude, la phytomasse n'augmente significativement pas. La phytomasse des classes I et II y provient surtout d'*A. angustifolium* et de *C. hirta* qui sont les espèces dominantes. La succession secondaire y semble être bloquée par *Aframomum*.

En moyenne altitude, la phytomasse des recrûs de plus de 10 ans représente 54% de la phytomasse accumulée par les forêts matures, telle qu'elle a été estimée par le projet FORECA. Des recrûs forestiers de 10-20 ans pourraient donc produire une phytomasse déjà importante. Il faudrait vérifier leur diversité floristique et l'état de fertilité du sol atteint pour savoir si un cycle de régénération de cette durée ne serait pas pénalisant du point de vue de la biodiversité et de la fertilité, de manière à préserver les forêts plus âgées.

6. Bibliographie

- Bebwa, B., 1993. *Ecologie quantitative de jeunes stades de la reconstruction forestière en région équatoriale (Ile Kongolo, Masako, Zaïre)*. Thèse de Doctorat. Université libre de Bruxelles.
- Blanc-Pamard, C., Ramiarantsoa, R.H., 2003. Madagascar : les enjeux environnementaux. L'Afrique. In Lesourd M (Coord.). *Vulnérabilité et défis*. Collection question de géographie, Nantes (France). Edition du temps. 354-376.
- Brady, N.C., 1996. Alternatives to slash and burn: a global imperative. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 58 (1-2), 3-11.
- Brown, S., Lugo, A.E., 1982. The storage and production of organic matter in tropical forests and their role in the global carbon cycle. *Biotropica* 14, 161-187.
- Brown, S., Lugo, A.E., 1990. Tropical secondary forests. *Journal of Tropical Ecology* 6:1-32.
- Chazdon, R.L., Letcher, S.G., Van Bruegel, M., Mart'Inezramos, M., Bongers, F., Finegan, B. 2007. Rates of change in tree communities of secondary Neotropical forests following major disturbances. *Philosophical Transactions of the Royal Society Series B –Biological Sciences* 362, 273-289.
- Corlett, R.T., 1995. Tropical secondary forests. *Progress in Physical Geography* 19 :159-172.
- De Castilho, C.V., Magnusson, W.E., de Araùjo, R.N.O., Luizão, R.C.C., Luizão, F.J., Lima, A.P., Higuchi, N., 2006. Variation in aboveground tree live biomass in a central Amazonian forest: Effects of soil and topography. *Forest Ecology and Management* 234, 865-96.
- Eaton, J.M., Lawrence, D., 2009. Loss of carbon sequestration potential after several decades of shifting cultivation in the Southern Yucatán. *Forest Ecology and Management* 258, 949-958.
- FAO, 2010. *Evaluación de los recursos forestales mundiales 2010*. Informe nacional México. FRA2010/132, Roma, 98 p.
- Finegan, B., 1996. Patterns and process in Neotropical secondary rain forests : the first 100 years of succession. *Trends in Ecology and Evolution* 11,119-124.
- Giller, K.E., Palm, C.A., 2004. Cropping systems : Slash-and-burn cropping systems of the tropics. In :GOODMAN R.M. (sous la dir.). *Encyclopedia of plant and crop science*. New York : Marcel Decker,p. 363-366.
- Guariguata, M.R., Ostertag, R., 2001. Neotropical secondary succession: changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management* 148:185-206.
- Harper, G., Steininger, M.K., Tucker, C.J., Juhn, D., Hawkins, F. 2007.fifty years of deforestation and forest fragmentation in Madagascar. *Environmental Conservation*, 34, 1-9.
- Hughes, R.F., Kauffman, J.B., Cummings, D.L., 2000. Fire in the Brazilian Amazon: 3. Dynamics of biomass, C and nutrient pools in regenerating forests. *Oecologia* 124, 574-588.
- Humbert, H., Cours Darne, G., 1965. *Carte internationale du tapis végétal et des conditions écologiques*. 3 coupures au 1/1000 000 de Madagascar. Travaux de la section scientifique et technique de l'institut Français de Pondichéry (hors série).
- Iwara, A.I., Gani, B.S., Njar,G..N., Deekor, T.N., 2011. Influence of soil physic-chemical propertiers on the distribution of woody tree/shrub species in south-southern Nigeria. *Journal of Agricultural Science* 2(2), 69-75.
- Jepsen, M.R., 2006. Above-ground carbon stocks in tropical fallows, Sarawak, Malaysia. *Forest Ecology and Management*, 255, 287-295.
- Lanly, J.P. 1985. Comment définir et mesurer l'agriculture itinérante. *Unasylva* 37(1), [en ligne, accès le 12/04/2005 sur http://www.fao.org/documents/show_cdr.asp?url_file=/docrep/r1340F/r1340F00.htm].
- Lawrence, D., 2005. Biomass accumulation after 10-200 years of shifting cultivation in Bornean rain forest. *Ecology* 86, 26-33.
- Lawrence, D., D'Odorico, P., Diekmann, L., DeLonge, M., Das, R., Eaton, J., 2007. Ecological feedbacks following deforestation create the potential for a catastrophic ecosystem shift in tropical dry forest. *PNAS* 104 (52), 20696-20701.

- Lawrence, D., Foster, D., 2002. Changes in forest biomass, litter dynamics and soils following shifting cultivation in southern Mexico: an overview. *Interciencia* 27, 400–408.
- National Academy of Sciences, 1980. Conversion of Moist Tropical Forests. National Academy of Sciences, Washington, D.C.
- Nguenang, G.M., Fongnzossie Fedoung, E., Nkongmeneck, B.A., 2010. Importance des forêts secondaires pour la collecte des plantes utiles chez les Badjoué de l'Est Cameroun. *Tropicultura* 28 (4), 238-245.
- Orihula-Belmonte, D.E., De Jong, B.H.L., Mendoza-Vega, J., Van der Wal, J., Paz-Pellat, F., Soto-Pinto, L., Flamenco-Sandoval, A., 2013. Carbon stocks and accumulation rates in tropical secondary forests at the scale of community, landscape and forest type. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 171, 72-84.
- Raharimalala, O., Buttler, A., Schlaepfer, R., Gobat, J.-M. 2012. Quantifying biomass of secondary forest after slash and burn cultivation in Central Menabe. *Journal of tropical Forest Science* 24(4), 474-489
- Rakotomalala, F.A., Rabenandrasana, J.C., Andriambahiny, J.E., Rajaonson, R., Andriamalala, F., Burren C., Rakotoarijaona, J.R., Parany, B.L.E., Vaudry, R., Rakotoniaina, S., Ranaivosoa, R., Rahagalala, P., Randrianary, T., Grinand C., 2015. Estimation de la déforestation des forêts humides à Madagascar utilisant une classification multirate d'images Landsat entre 2005, 2010 et 2013. *Revue française de photogrammétrie et de télédétection*, n°211-212, 11-23.
- Rakotomaro, N.J. 2002. *Estimation de la biomasse référence pour le projet de piégeage et de conservation du corridor Makira-Anjamaharibe-Sud*. Rapport USAID/Madagascar. EPIQ IQC, PCE-I-00-96-00002-00, Task Order No.839
- Randriamalala R.J., Hervé D., Randriamboavonjy J.C. & Carrière S.M., 2012.- Effects of tillage regime, cropping duration and fallow age on diversity and structure of secondary vegetation in Madagascar. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 155 : 182-193.
- Randriamalala, R.J., Serpantié, G., Carrière, S. 2007. Influence des pratiques agricoles sur les successions végétales en lisière ouest du couloir RA. In G. Serpantié, Rasolofoharinoro, S. Carrière. *Transitions agraires, dynamiques écologiques et conservation : Le "corridor" Ranomafana-Andingitra Madagascar*. Actes du séminaire GEREM. Antananarivo, 9-11 novembre 2006. pp. 107-116.
- Randrianarison A., Razanaka S., Rakotoarimanana V., Buttler A., Carrière S.M., Hervé D., 2015a. Succession floristique de forêts secondaires humides du sud-est de Madagascar. In Hervé D., Carrière S.M., Razanaka S., Rafamantanantsoa F. (eds). *Transition agraires au sud de Madagascar. Résilience et validité, deux facettes de la conservation*. Actes du séminaire de synthèse du projet FPPSM "forêts, parcs, pauvreté au sud de Madagascar" 10-11/06/2013. Antananarivo, IRD-SCAC/Parrur, ed.mye. pp. 15-30.
- Randrianarison A., Schlaepfer R., Mills R., Hervé D., Razanaka S., Rakotoarimanana V., Carrière S.M., Buttler A., 2015b. Linking historical land use to present vegetation and soil characteristics under slash-and-burn cultivation in Madagascar. *Applied Vegetation Science*. DOI : 10.1111/avsc.12202. Mis en ligne le 07 octobre 2015.
- Read, L., Lawrence, D., 2003. Recovery of biomass following shifting cultivation in dry tropical forests of the Yucatán. *Ecology. Applied*. 13, 85–97.
- Sanchez, P.A., Palm, C.A., Vosti, S.A., Tomich, T.P., Kasyoki, J., 2005. Alternative to slash and burn: Challenge and approaches of an international consortium. In Palm C.A., Vosti S.A., Sanchez P.A., Ericksen P.J. (eds.). *Slash-and-burn agriculture: The search for alternatives*. New York : Columbia University Press, 3-40.
- Serpantié, G., Rakotonirina, A., Carrière, S., Rakotondramanana, M., Ramarozana, B., 2007. Origines climatiques et humaine des couloirs forestiers. In Serpantié, G., Rasolofoharinoro, Carrière S. (eds). *Transitions agraires, dynamiques écologiques et conservation : Le "corridor" Ranomafana-Andingitra. Madagascar* Antananarivo, 9-11 novembre 2006. pp. 47-56.
- Skole, D., Tucker, C., 1993. Tropical deforestation and habitat fragmentation in the Amazon: satellite data from 1978 to 1988. *Science* 260 (5116), 1905–1910.
- Steininger, M., 2000. Secondary forest structure and biomass following short and extended land-use in central and southern Amazonia. *Journal of Tropical Ecology* 16, 689–708.
- Styger, E., Rakotondramasy, H.M., Pfeffer, M.J., Fernandes, E.C.M., Bates. D.M., 2007. Influence of slash-and-burn farming practices on fallow succession and land degradation in the rainforest region of Madagascar. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 119, 257-269.
- Tinde Van, A. 2006. *Les produits forestiers autres que le bois d'oeuvre: la valeur des plantes sauvages*. Agrodok, 39. Fondation Agromisa et CTA, Wageningen. 80 p.
- Turner, B.L., Villar, S.C., Foster, D., Geoghegan, J., Keys, E., Klepeis, P., Lawrence, D., Mendoza, P.M., Manson, S., Ogneva-Himmelberger, Y., Plotkin, A.B., Salicrup, D.P., Chowdhury, R.R., Savitsky, B., Schneider, L., Schmook, B., Vance, C., 2001. Deforestation in the southern Yucatán peninsular region: an integrative approach. *Forest Ecology Management* 154, 353–370.
- Urquiza-Haas, T., Dolman, P.M., Peres, C.A., 2007. Regional scale variation in forest structure and biomass in the Yucatan Peninsula, Mexico: effects of forest disturbance. *Forest Ecology Management* 247, 80–90.
- Van der Wal, H., 1999. Chinantec Shifting Cultivation: Interactive Landuse. A case-study in the Chinantla, México, on Secondary Vegetation, Soils and Crop Performance under Indigenous Shifting Cultivation. *Treemail Publishers, Heelsum*, The Netherlands 162.